RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

BOTANICHESKII ZHURNAL

Volume 107

№ 1

MOSCOW
2022

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. Bityukova (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),
M. J. Tikhodeeva (Candidate 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

2022

© Russian Academy of Sciences, 2022
© Compilation Editorial board
of "Botanicheskii Zhurnal", 2022

СОДЕРЖАНИЕ

Том 107, номер 1, 2022

НЕКРОЛОГ 3

ОБЗОРЫ

Триэция у цветковых растений
В. Н. Годин 4

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Лишайники в полярных пустынях северной оконечности архипелага Новая Земля
С. С. Холод, Л. А. Конорева 18

СООБЩЕНИЯ

Acarospora fuscata and *A. umbilicata* (Acarosporaceae, Ascomycota) in Belarus
K. Knudsen, A. Tsurykau, E. Hodková, V. Golubkov, P. Bely, and J. Kocourková 38

Березовые леса Северо-Западного Приладожья
М. А. Макарова 47

Alien aquatic plant species in European Russia
A. V. Shcherbakov, E. V. Ershkova, A. A. Khapugin, and N. V. Lyubeznova 70

Влияние деятельности бобров на флору заповедника “Калужские засеки”
М. П. Ягодовская, Н. М. Решетникова 81

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Phragmites altissimus и *Lemna turionifera* – новые виды для флоры Европейского Северо-Востока России
Б. Ю. Тетерюк, А. А. Панюков, Е. В. Князева 95

Находки новых и редких видов *Alchemilla* в Республике Мордовия (Россия)
А. В. Чкалов, Е. В. Письмаркина, Г. Г. Чугунов, А. М. Агеева, Т. Б. Силаева, И. В. Кирюхин, Е. В. Ершкова 100

Contents

Vol. 107, No. 1, 2022

OBITUARY 3

REVIEWS

Trioecy in flowering plants
V. N. Godin 4

ORIGINAL ARTICLES

Lichens in the polar deserts of the northern tip of the Novaya Zemlya archipelago
S. S. Kholod, L. A. Konoreva 18

COMMUNICATIONS

Acarospora fuscata and *A. umbilicata* (Acarosporaceae, Ascomycota) in Belarus
K. Knudsen, A. Tsurykau, E. Hodková, V. Golubkov, P. Bely, J. Kocourková 38

Birch forests of the North-Western Ladoga region
M. A. Makarova 47

Alien aquatic plant species in European Russia
A. V. Shcherbakov, E. V. Ershkova, A. A. Khapugin, N. V. Lyubeznova 70

Influence of beaver activity on the flora of the Kaluzhskiye Zaseki Nature Reserve
M. P. Yagodovskaya, N. Ì. Reshetnikova 81

FLORISTIC RECORDS

Phragmites altissimus and *Lemna turionifera*, new species to the flora of the European North-East of Russia
B. Yu. Teteryuk, A. A. Panyukov, E. V. Knyazeva 95

Records of new and rare species of *Alchemilla* in the Republic of Mordovia (Russia)
A. V. Chkalov, E. V. Pismarkina, G. G. Chugunov, A. M. Ageeva, T. B. Silaeva, I. V. Kiryukhin, E. V. Ershkova 100

НЕКРОЛОГ

DOI: 10.31857/S0006813622010112

2 ноября 2021 г. на шестьдесят пятом году жизни
после тяжелой непродолжительной болезни скончался
главный редактор “Ботанического журнала”

АНДРЕЙ ЛЬВОВИЧ БУДАНЦЕВ

доктор биологических наук,
главный научный сотрудник – руководитель лаборатории
растительных ресурсов Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН,
вице-президент Русского ботанического общества

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 1, с. 4–17

ОБЗОРЫ

Посвящается светлой памяти моего учителя
в области полового полиморфизма растений
Евгении Ивановне Демьяновой (1936–2020)

ТРИЭЦИЯ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

© 2022 г. В. Н. Годин

Московский педагогический государственный университет
Малая Пироговская ул., 1, стр. 1, Москва, 119991, Россия
e-mail: vn.godin@mpgu.su

Поступила в редакцию 26.09.2021 г.
После доработки 14.10.2021 г.
Принята к публикации 26.10.2021 г.

Популяции триэцичных растений состоят из особей с тычиночными, пестичными и обоеполыми цветками. Триэция очень редка у покрытосеменных растений, и сведения о ней крайне немногочисленны. На основе литературных данных и собственных исследований составлен список триэцичных растений в рамках мировой флоры, который включает 80 видов из 46 родов, относящихся к 33 семействам и 21 порядку цветковых растений. У покрытосеменных растений триэция встречается у 7.9% семейств, 0.3% родов и 0.03% видов. Триэцичные виды в настоящее время не выявлены в группе базальных покрытосеменных, единично встречаются у магнолиид и довольно немногочисленны в группе однодольных растений. Подавляющее большинство (87.5% всех видов) триэцичных растений относятся к группам Superrosids (30 видов) и Superasterids (40 видов). Наибольшее число триэцичных видов выявлено в семействах Rosaceae (9 видов из 2 родов), Caprifoliaceae (7 видов из 1 рода), Scrophulariaceae (7 видов из 1 рода), Caryophyllaceae (6 видов из 2 родов) и Celastraceae (6 видов из 2 родов). Чуть меньше половины выявленных триэцичных видов встречается в пяти родах: *Fragaria* L. (8 видов), *Valeriana* L. (7), *Buddleja* L. (7), *Maytenus* Molina (5), *Silene* L. (5). Проанализирована связь триэции с такими биологическими и экологическими характеристиками как жизненная форма, способ опыления, окраска околоцветника, консистенция околоплодника, наличие двудомных родственных видов в пределах рода, широтное расположение, распространение по флористическим фитохорионам. Обсуждаются лабильность половой дифференциации ряда триэцичных растений, соотношение половых форм в популяциях, возможная связь с полиплоидией, а также механизмы самоподдержания и эволюции триэции у цветковых растений.

Ключевые слова: триэция, половая дифференциация, цветковые растения

DOI: 10.31857/S0006813622010033

В 2022 году исполняется 100 лет с момента выхода в свет исследования сестер Ямпольских (Yampolsky, Yampolsky, 1922), Cecil и Helen, которое до настоящего времени остается зачастую единственным источником представлений о распространении разных форм половой дифференциации у цветковых растений. Одна из таких половых форм – триэция – литературные сведения о которой крайне ограничены. Триэция (или трехдомность) характеризуется наличием в популяциях у одного и того же вида особей, несущих только обоеполые, либо пестичные или тычиночные цветки. По сведениям ряда авторов (Richards, 1997; Demyanova, 2011[1]; Renner, 2014; Godin, 2017), данная половая форма очень редка среди покрытосеменных растений. A.J. Richards (1997) на основе анализа работы C. Yampolsky и H. Yampolsky (1922) сообщает, что полигамных растений (включая субдиэцичные и триэцичные) насчитывается в мировой флоре 3.6%. Значительно реже триэция встречается, по данным Е.И. Демьяновой (Demyanova, 2011), в локальной флоре Урала – 0.17%. По сведением В.Н. Година (Godin, 2017), во флоре Сибири таких видов насчитывается 0.11%.

К. Линней (Linnæi, 1735) впервые в своей классификации половых форм выделил полигамные, или триэцичные, растения. К последним он отнес виды, у которых в пределах одной особи или на разных особях, кроме обоеполых цветков, отмечаются и однополые. Ему было известно два вида таких растений – *Ceratonia siliqua* L. и *Ficus carica* L.

[1] [Demyanova] Демьянова Е.И. 2011. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья). – Бот. журн. 96 (10): 1297–1315. https://doi.org/10.1134/S1234567811100016

Ч. Дарвин (Darwin, 1877), анализируя группу полигамных растений (наличие одновременно у вида обоеполых и однополых цветков), описанную К. Линнеем (Linnæi, 1735), приходит к выводу о необходимости выделения в ней двух подгрупп. К первой подгруппе полигамных растений он отнес виды, у которых обоеполые, тычиночные и пестичные цветки встречаются на разных особях, сохранив для них название триэцичные, или трехдомные (trioicous, позднее ставшие в англоязычной литературе trioecious). Во вторую подгруппу он включил виды, у которых обоеполые, тычиночные и пестичные цветки встречаются в пределах одной особи, назвав их однодомными (monicous, в последнее время именуемые как polygamononoecious). Ч. Дарвину было известно о четырех триэцичных видах: *Euonymus europaeus* и трех видах рода *Fragaria*.

В последние несколько десятилетий триэция описана у представителей совершенно разных семейств и не только цветковых растений. Тем не менее, триэция как явление изучена совершенно недостаточно. Мало известно о ее приуроченности к разным таксонам цветковых растений, распространении внутри отдельных семейств, ее экологических корреляциях. В связи с этим цель данной работы – составление списка триэцичных видов в рамках мировой флоры и выявление экологических корреляций триэции у цветковых растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Триэция и субдиэция на первый взгляд довольно сходные понятия и зачастую многие авторы ошибочно относят триэцичные виды к субдиэцичным и наоборот. Следуя традиционному определению (Cruden, Lloyd, 1995; Godin, 2007[2]), под субдиэцичными понимаются такие популяции, которые состоят из особей с пестичными цветками и особей с тычиночными цветками, на которых иногда могут формироваться обоеполые цветки. Формально субдиэцичные популяции могут состоять из трех типов особей – женских, мужских и / или мужских с немногочисленными обоеполыми цветками – однако встречаемость последних крайне мала (Ehlers, Bataillon, 2007). При составлении списка к числу триэцичных растений мною отнесены виды только с тремя типами особей в популяциях (мужскими, женскими и гермафродитными).

На основании литературных сведений и собственных наблюдений составлен список триэцичных растений, встречающихся в разных флористических районах Земли. Для этого в поисковых системах Web of Science (WOS, https://www.webofknowledge.com), Scopus (https://www.scopus.com/) и Google scholar (https://scholar.google.com/) осуществлялся поиск по таким ключевым словам, как “trioecy”, “trioecious”, а также по производным этих слов в разных языках. Для характеристики антэкологических особенностей многих видов использованы разнообразные обзоры по биологии цветения и опыления (Knuth, 1898, 1899, 1904) или первоописания видов.

Для каждого вида из списка указаны следующие его характеристики: жизненная форма (Raunkiær, 1934; Serebryakov, 1962[3]), способ опыления (биотическое, абиотическое, автофилия), окраска венчика или околоцветника, консистенция околоплодника (сухой или сочный), наличие диэцичных родственных видов в пределах рода, широтное расположение, распространение по флористическим фитохорионам (районирование по Takhtajan, 1986). Выбор определенных эколого-биологических признаков для анализа (жизненная форма, способ опыления, консистенция околоплодника, географическое распространение) связан с традиционным подходом, сложившимся при анализе любой флоры, и адекватном сопоставлении полученных результатов с имеющимися в литературе. Все виды из составленного списка отнесены к пяти группам жизненных форм (Raunkiær, 1934): фанерофитам, хамефитам, гемикриптофитам, криптофитам и терофитам, а также к четырем группам жизненных форм по классификации И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962): древесные (деревья, кустарники, кустарнички), полудревесные (полукустарники, полукустарнички), наземные (поли- и монокарпики) и водные травы. Консистенция околоплодника (сухие или сочные плоды) приведена по работе А.В. Боброва и др. (Bobrov et al., 2009[4]). Способ опыления и окраска цветков большинства видов даны по сводке P. Knuth (1898, 1899, 1904). Типы широтного распространения видов указаны согласно методическим рекомендациям, приведенным в работе J. Ollerton et al. (2006): к умеренному поясу отнесены регионы между широтами 64–40°, субтропическому – от 39 до 30°, тропическому – от 29 до 0°. Отнесение ареала к широтной зоне проводилось на основе преимущественного распространения вида в конкретном климатическом поясе. В литературе по целому ряду анализируемых параметров существуют вероятностные предположения о соотношении древесных и травянистых жизненных форм (Fitz-John et al., 2014), биотически и абиотически опы-

[2] [Godin] Годин В.Н. 2007. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия. – Журн. общ. биол. 68 (2): 98–108.

[3] [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. Москва. 378 с.

[4] [Bobrov et al.] Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. 2009. Морфогенез плодов Magnoliophyta. Москва. 400 с.

ляемых видах (Ollerton et al., 2011), распределении видового богатства цветковых растений в умеренных, субтропических и тропических регионах Земли (Kier et al., 2005; Ollerton et al., 2011). Поэтому есть возможность проанализировать не просто частоту встречаемости триэцичных видов с определенными экологическими и биологическими параметрами, но и более или менее точно оценить связь триэции с этими параметрами. Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставлении частот триэцичных видов с определенным параметром использован критерий χ^2 (Sokal, Rohlf, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Представленный список не претендует на исчерпывающий охват объектов, у которых отмечена триэция. Однако, к настоящему времени в рамках мировой флоры он, вероятно, наиболее полон. Семейства в приведенном списке и виды в пределах семейства даны в алфавитном порядке.

Amaranthaceae. *Rhagodia triandra* (G. Forst.) Aellen (для *Chenopodium triandrum* G. Forst.) (Knuth, 1904), *Salsola orientalis* S.G. Gmel. (Shamsutdinova, 2016[5]), *Spinacia oleracea* L. (Vitale, Freeman, 1986)

Anacardiaceae. *Filicium longifolium* (H. Perrier) Capuron (для *Pseudoprotorhus longifolia* H. Perrier) (Perrier, 1946).

Araliaceae. *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim. (Elumeev, 1978[6]).

Asteraceae. *Baccharidiopsis pohlii* (Baker) G.M. Barroso (Barroso, 1975), *Centaurea jacea* L. (Knuth, 1898).

Bromeliaceae. *Catopsis nutans* (Sw.) Griseb., *C. sessiliflora* (Ruiz et Pav.) Mez (Palací, 1997).

Boraginaceae. *Cordia monoica* Roxb., *C. sinensis* Lam. (Warfa, 1988).

Burseraceae. *Commiphora wightii* (Arn.) Bhandari (Tandon et al., 2010).

Cactaceae. *Echinocereus mombergerianus* G. Frank (Rebman, 2003), *Opuntia robusta* J.C. Wendl. (Castillo, Argueta, 2009), *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britton et Rose (Fleming et al., 1994).

Caprifoliaceae. *Valeriana dinorrhiza* Graebn. (Kutschker, 2011), *V. effusa* Griseb. (Novara, 2008), *V. magellanica* Hombr. et Jacq. ex Decne. (для *Aretiastrum magellanicum* (Decne.) Skottsb.) (Weberling, Stützel, 2006), *V. montana* L. (Knuth, 1898), *V. ruizlealii* Borsini (Kutschker, 2011), *V. saxatilis* L. (Knuth, 1898), *V. tucumana* Borsini (Novara, 2008).

Caricaceae. *Carica papaya* L. (Storey, 1953), *Vasconcellea pubescens* A. DC. (для *Vasconcellea cundinamarcensis* V.M. Badillo) (Gschwend et al., 2012).

Caryophyllaceae. *Honckenya peploides* (L.) Ehrh. (для *Halianthus peploides* Fr.) (Warming, 1886), *Silene acaulis* (L.) Jacq., *S. dioica* (L.) Clairv. (для *Melandrium rubrum* Garcke), *S. saxifraga* L. (Knuth, 1898), *S. suecica* (Lodd.) Greuter et Burdet (для *Viscaria alpina* (L.) G. Don) (Warming, 1886), *S. vulgaris* (Moench) Garcke (Knuth, 1898).

Celastraceae. *Euonymus europaeus* L. (Knuth, 1898), *Maytenus buchananii* (Loes.) R. Wilczek, *M. dhofarensis* Sebsebe, *M. gracilipes* (Welw. ex Oliv.) Exell, *M. obscura* (A. Rich.) Cufod., *M. parviflora* (Vahl) Sebsebe (Demissew, 1985).

Clusiaceae. *Garcinia indica* (Thouars) Choisy (Joseph, Murthy, 2015).

Crassulaceae. *Sedum roseum* (L.) Scop. (для *Rhodiola iremelica* Boriss.) (Ishmuratova, 2002[7]), *Rhodiola rosea* L. (Knuth, 1898).

Elaeocarpaceae. *Aristotelia chilensis* (Molina) Stuntz (Rejmánek, 2015).

Euphorbiaceae. *Mercurialis annua* L. (Perry et al., 2012).

Fabaceae. *Ceratonia siliqua* L. (Loock, 1940).

Hydrocharitaceae. *Elodea canadensis* Michx. (Knuth, 1899), *Ottelia alismoides* (L.) Pers. (Cook et al., 1984).

Loranthaceae. *Ileostylus micranthus* Tiegh. (Ladley et al., 1997), *Tupeia antarctica* (G. Forst.) Cham. et Schltdl. (Engler, Krause, 1935).

Oleaceae. *Fraxinus excelsior* L. (Knuth, 1899).

Onagraceae. *Fuchsia procumbens* R. Cunn. (Godley, 1955).

Piperaceae. *Piper sibulanum* C. DC. (Quisumbing, 1930).

Poaceae. *Poa palmeri* Soreng et P.M. Peterson (Soreng, Peterson, 2012), *P. stebbinsii* Soreng (Giussani et al., 2016), *Thysanolaena latifolia* (Roxb. ex Hornem.) Honda (для *Thysanolaena maxima* (Roxb.) Kuntze) (Soriano et al., 2007).

Polygonaceae. *Coccoloba cereifera* Schwacke (Silva et al., 2008), *Rumex confertus* Willd., *R. pseudonatronatus* (Borbás) Murb. (Demyanova, 2011).

Rafflesiaceae. *Rhizanthes zippelii* (Blume) Spach (Banziger, Bertel, 2000).

Ranunculaceae. *Coptis japonica* (Thunb.) Makino (Akemine, 1935).

[5] [Shamsutdinova] Шамсутдинова Э.З. 2016. Особенности биологии цветения, разнообразие сексуальных типов и семенная воспроизводительная функция у солянки восточной *Salsola orientalis* S. G. Gmel. – Сельскохозяйственная биол. 51 (6): 951–960. https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.6.951rus

[6] [Elumeev] Елумеев Э.А. 1978. Распускание и цветение цветков Eleutherococcus senticosus (Araliaceae). – Бот. журн. 63 (1): 52–59.

[7] [Ishmuratova] Ишмуратова М.М. 2002. *Rhodiola iremelica* (Crassulaceae) на Южном Урале. – Бот. журн. 87 (5): 38–50

Rosaceae. *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. (*Potentilla fruticosa* L.) (Godin, 2002[8], 2008[9]), *Fragaria* × *ananassa* (Duchesne ex Weston) Duchesne ex Rozier (Staudt, 1967), *F. cascadensis* Hummer (Hummer, 2012), *F. chiloensis* (L.) Mill. (Staudt, 1967), *F. iturupensis* Staudt, *F. moschata* (Duchesne) Duchesne (Anmol, Singh, 2019), *F. orientalis* Losinsk., *F. vesca* L., *F. virginiana* Mill. (Staudt, 1967).

Salicaceae. *Salix myrsinifolia* Salisb. (Mirski, Brzosko, 2015)

Santalaceae. *Scleropyrum wallichianum* Arn. (для *Scleropyrum pentandrum* (Dennst.) Mabb. (Nianhe, Gilbert, 2003).

Sapindaceae. *Acer distylum* Siebold et Zucc., *A. glabrum* Torr., *A. griseum* (Franch.) Pax, *A. laurinum* Hassk., *A. mandshuricum* Maxim., *A. monspessulanum* L., *A. opalus* Mill. (Gleiser, Verdú, 2005), *A. pensylvanicum* L., *A. rubrum* L., *A. rufinerve* Siebold et Zucc., *A. saccharinum* L., *A. triflorum* Kom. (Rosado et al., 2018).

Scrophulariaceae. *Buddleja americana* L., *B. coriacea* Remy, *B. domingensis* Urb., *B. elegans* Cham. et Schltdl., *B. jamesonii* Benth., *B. rufescens* Willd. ex Roem. et Schult., *B. sessiliflora* Kunth (Norman, 2000).

Triuridaceae. *Triuris hyalina* Miers (Rübsamen-Weustenfeld, 1991).

Vitaceae. *Vitis amurensis* Rupr. (Elumeev, 1978), *V. vinifera* L. (Brizicky, 1965).

Анализ списка триэцичных растений позволяет сделать следующие обобщения.

Список триэцичных растений в настоящее время включает 80 видов из 46 родов и 33 семейств покрытосеменных растений мировой флоры. Триэция, скорее всего, возникла независимо в разных таксонах в ходе эволюции цветковых растений. Она встречается в разных группах, часто не связанных друг с другом. Тем не менее, в распределении обнаруживается вполне определенная закономерность: наибольшее число триэцичных видов встречается в группах суперрозид и суперастерид.

Из 64 порядков цветковых растений, признаваемых в системе APG IV, в 21 (32.8%) выявлены виды с триэцией. Оставшиеся 43 порядка, в которых не выявлены триэцичные виды, встречаются во всех группах цветковых растений: града ANA (базальные покрытосеменные), магнолииды (Magnoliids), однодольные (Monocots) и настоящие двудольные (Eudicots).

Триэция не обнаружена в группе базальных покрытосеменных растений (града ANA), а в группе магнолиид (Magnoliids) представлена одним видом. Группа однодольных растений (Monocots) характеризуется небольшим числом триэцичных видов – 8 из 6 родов и 4 семейств. Наибольшее число видов с триэцией у однодольных растений отмечено в группе коммелиниды (Commelinids), в порядке Poales, в семействах Poaceae (3 вида) и Bromeliaceae (2 вида).

У настоящих двудольных растений (Eudicots) частота встречаемости триэции выше, чем у однодольных. Среди настоящих двудольных растений трехдомностью обладают 28 семейств из признанных 312 (9.0%), 39 родов из 10289 (0.38%) и 71 вид из 212189 (0.033%). У базальных двудольных растений отмечен только 1 вид с триэцией – представитель семейства Ranunculaceae.

У высших настоящих двудольных растений (Core eudicots) число видов с триэцией в группе суперрозиды (Superrosids) меньше, чем у суперастерид (Superasterids), 30 и 40 видов соответственно.

В группе суперрозид отмечается значительное преобладание триэцичных видов у фабид (Fabids) по сравнению с мальвидами (Malvids), 21 и 5 видов соответственно. При этом у фабид виды с триэцией распределены более или менее равномерно: в пяти порядках из восьми. У мальвид триэцичные виды выявлены только в двух порядках из восьми, причем 4 из выявленных 5 видов характерны для порядка Sapindales и семейства Sapindaceae.

Среди базальных суперастерид особенно выделяется порядок Caryophyllales, в котором выявлено наибольшее число триэцичных видов – 17 из 5 семейств и 12 родов. В группах ламиид (Lamiids) и кампанулид (Campanulids) выявлено одинаковое число триэцичных видов – по 10 соответственно.

По степени встречаемости триэции семейства цветковых растений можно распределить следующим образом: Rosaceae (9 видов из 2 родов), Caprifoliaceae (7 видов из 1 рода), Scrophulariaceae (7 видов из 1 рода), Caryophyllaceae (6 видов из 2 родов) и Celastraceae (6 видов из 2 родов). В остальных 28 семействах обнаружены единичные триэцичные виды.

Чуть меньше половины триэцичных видов (32 из 80) встречается единично в пределах одного рода. Исключение составляют пять родов, в состав которых входит от пяти до восьми видов: *Fragaria* L. (8 видов), *Valeriana* L. (7), *Buddleja* L. (7), *Maytenus* Molina (5), *Silene* L. (5).

Подводя итог вышесказанному, следует подчеркнуть, что у покрытосеменных растений триэция встречается у 7.88% семейств, 0.34% родов и 0.03% видов. Следовательно, полученные данные

[8] [Godin] Годин В.Н. 2002. Половая структура ценопопуляций Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz в естественных условиях Горного Алтая. – Бот. журн. 87 (9): 92–98.

[9] [Godin] Годин В.Н. 2008. Половая структура ценопопуляций Potentilla fruticosa (Rosaceae) в Алтае-Саянской горной области. – Бот. журн. 93 (9): 1423–1444. https://doi.org/10.1134/S1234567808090073

демонстрируют чрезвычайно небольшое распространение триэции у цветковых растений особенно на видовом уровне, если сравнивать с другими половыми формами. Например, по данным S.S. Renner (2014), к диэцичным относятся 175 семейств (43.0%), примерно 987 родов (7.0%) и около 15600 видов (5–6%) цветковых растений. Гинодиэцию также можно рассматривать как более распространенную форму половой дифференциации, чем триэция: первая выявлена в настоящее время у 1598 видов из 368 родов и 99 семейств (Godin, 2019[10], 2020[11]). Обращает на себя внимание, что триэция, как правило, приурочена к строго определенным родам в пределах семейств. Другие половые формы растений обычно встречаются у более многочисленных родов в конкретных семействах. Возможные причины такой специфики триэции могут быть связаны как с ее высокой редкостью у цветковых растений, так и с ее эколого-биологическими корреляциями.

Жизненные формы. Триэцичные виды крайне неравномерно распределены в пяти группах жизненных форм (Raunkiær, 1934). Среди видов с триэцией преобладают фанерофиты (39 видов) и гемикриптофиты (32 вида). Хамефитов, криптофитов и терофитов встречается одинаковое число: по 3 вида в каждой группе. С учетом биологического спектра, предложенного в рамках мировой флоры (Raunkiær, 1934), частота встречаемости триэции среди фанерофитов, хамефитов, гемикриптофитов, криптофитов и терофитов не показывает какой-либо достоверной связи с какими-либо типами жизненных форм ($\chi^2 = 7.782$, $P = 0.100$). Тем не менее, на основе абсолютной и относительной частоты встречаемости чаще всего триэцичные виды представляют собой фанерофиты или гемикриптофиты.

Триэцичные виды встречаются во всех группах жизненных форм по классификации Серебрякова (Serebryakov, 1962). Однако, частота встречаемости триэции у видов с разными жизненными формами сильно варьирует. Триэция присуща в подавляющем большинстве древесным и наземным травянистым растениям, 39 и 38 видов соответственно. Среди полудревесных растений и водных трав выявлены единичные виды с триэцией. Среди древесных растений виды с триэцией чаще всего относятся к жизненной форме кустарник (61.5%) и реже – к деревьям (38.5%). В настоящее время этот вид половой дифференциации не выявлен среди растений с жизненной формой кустарничек. Подавляющее большинство наземных травянистых растений с триэцией представлено поликарпическими видами (92.1%) и крайне редко – монокарпиками. С учетом примерной оценки доли древесных и травянистых растений в рамках мировой флоры (45 и 55% соответственно, FitzJohn et al., 2014) получается, что частота встречаемости триэции у древесных и травянистых растений достоверно не различается ($\chi^2 = 0.568$, $P = 0.456$). Таким образом, чаще всего триэцичные растения характеризуются жизненными формами фанерофитов, дерева или кустарника либо представляют собой гемикриптофиты и травянистые поликарпические растения.

Способ опыления. Выявлено три способа опыления у триэцичных растений – биотическое, абиотическое и автофилия. Подавляющее большинство видов с триэцией (83.8%) характеризуется разнообразными вариантами биотического опыления, реже триэцичные виды опыляются абиотически (15.0%) и только у одного вида описана автофилия. Согласно данным J. Ollerton et al. (2011), в настоящее время среди цветковых растений нашей планеты насчитывается 87.5% видов, опыляющихся биотически. Учитывая данное оценочное соотношение между биотически и абиотически опыляемыми видами у всех покрытосеменных растений, среди триэцичных видов частоты таксонов, пыльца которых переносится живыми организмами и агентами неживой природы, совпадают с теоретически ожидаемым ($\chi^2 = 1.225$, $P = 0.268$). Сравнение частоты встречаемости двух основных способов опыления у древесных и травянистых растений показало, что и те и другие могут в равной степени опыляться биотически и абиотически ($\chi^2 = 3.810$, $P = 0.051$). При этом у древесных и травянистых растений численно преобладают виды с биотическим способом переноса пыльцы. Однако, древесные и травянистые жизненные формы различаются по соотношению видов с разными способами опыления. У древесных растений наблюдаемые частоты видов, которые опыляются биотически и абиотически, полностью совпадают с теоретически ожидаемыми ($\chi^2 = 1.938$, $P = 0.164$). У травянистых же растений увеличивается доля видов с абиотическим способом опыления и распределение достоверно отличается от теоретически ожидаемого ($\chi^2 = 3.989$, $P = 0.046$). Следовательно, у травянистых растений с триэцией отмечается небольшая связь с абиотическим способом опыления, хотя численно преобладают виды с биотическим опылением. Поэтому в дальнейшем древесные и травянистые растения с разными способами опыления и их корреляции с другими биологическими и экологическими особенностями будут рассматриваться отдельно. Таким образом, древесные и травянистые триэцичные виды чаще всего опыляются биотически, но среди травянистых растений увеличена частота встречаемости абиотически опыляемых видов.

[10][Godin] Годин В.Н. 2019. Распространение гинодиэции в системе APG IV. – Бот. журн. 104 (5): 669–683. https://doi.org/10.1134/S0006813619050053

[11][Godin] Годин В.Н. 2020. Распространение гинодиэции у цветковых растений. – Бот. журн. 105 (3): 236–252. https://doi.org/10.31857/S0006813620030023

Консистенция околоплодника. У триэцичных растений выявлены оба варианта строения околоплодника – сухой и сочный. В целом преобладают триэцичные виды с сухими плодами – 58.8%. К сожалению, в доступной литературе есть только крайне приблизительные данные о соотношении в рамках мировой флоры таксонов с сухими и сочными околоплодниками. Так, согласно исследованиям T.H. Fleming (1991), 28% из 281 семейства цветковых растений образуют сочные плоды, 20% из них включают виды с сухими и сочными плодами и 52% формируют сухие плоды. Поэтому, в настоящее время невозможно точно оценить встречаемость триэцичных видов с разными вариантами консистенции стенки плодов. Тем не менее, у триэцичных видов четко прослеживается зависимость между способом опыления, особенностями строения околоплодника и жизненными формами. У древесных триэцичных растений доли видов с сочными и сухими околоплодниками практически близки – 53.8 и 46.2% соответственно. Однако, у древесных растений с разными вариантами строения околоплодника 94.5% видов опыляются биотически и лишь немногочисленные виды характеризуются абиотическим опылением. При этом совершенно не выявлено древесных триэцичных видов с абиотическим опылением и сочными плодами. Иная картина отмечается у травянистых жизненных форм с разным строением околоплодника и способом опыления. Среди травянистых растений как с биотическим, так и с абиотическим способом опыления чаще встречаются виды с сухими околоплодниками – 66.7 и 77.8% соответственно. Следовательно, у древесных триэцичных видов как с сухими, так и сочными плодами доминируют биотически опыляемые растения, в то время как у травянистых растений с разными вариантами опыления явно преобладают виды с сухими плодами. Подобный характер связи жизненных форм и консистенции околоплодников отмечен и другими авторами (French, 1991; Willson et al., 1989).

Окраска околоцветника цветка. У триэцичных видов выявлено четыре укрупненных варианта окраски покровов цветков – белый, желтый, зеленый и красный. Наиболее широко распространенный вариант окраски цветков у видов с триэцией – белый (48.8% видов), самый редкий – красный (8.8%). Число триэцичных видов с желтыми и зелеными цветками занимают промежуточное положение – 18.8 и 23.6% соответственно. Древесные и травянистые жизненные формы триэцичных видов с биотически опыляемыми цветками характеризуются преобладанием разной окраски покровов цветков. У древесных биотически опыляемых видов наиболее распространенный вариант окраски околоцветника белый (35.1% видов) и желтый (32.4%). У травянистых биотически опыляемых растений преобладают виды с белой окраской цветков – 80.0% видов. Абиотически опыляемые как древесные, так и травянистые растения традиционно характеризуются невзрачными цветками зеленого или желтого (большей частью желто-зеленого) цвета.

Широтное распространение. Триэцичные виды встречаются в умеренных, субтропических и тропических широтах. Наиболее часто триэцичные растения встречаются в умеренных (40.0% видов) или тропических (35.0%) флорах суши и реже в субтропиках (25.0%). По данным G. Keir et al. (2005) и J. Ollerton et al. (2011), примерное широтное распространение видового богатства цветковых растений можно охарактеризовать следующим образом: умеренные флоры – 21.8%, субтропические – 27.7% и тропические – 50.5%. С учетом этих сведений получается, что триэцичные виды в большей степени свойственны умеренным широтам, и в гораздо меньшей степени – субтропическим и тропическим ($\chi^2 = 7.258$, $P = 0.027$). При этом у триэцичных видов отмечается связь между климатическим поясом и жизненными формами. Доля древесных видов с триэцией закономерно уменьшается в направлении от тропических широт (48.7% видов) к умеренным (20.5%), в то время как максимальное число триэцичных травянистых растений отмечается в умеренных широтах (60.0% видов). Наблюдается также связь между способом опыления, жизненными формами и климатическим поясом. Частота встречаемости биотически опыляемых растений среди древесных видов максимальна (51.4% видов) в условиях тропиков, а среди травянистых растений – в умеренных широтах (66.7%). Абиотически опыляемые древесные триэцичные растения не выявлены в условиях тропического пояса и крайне редко встречаются в субтропиках и умеренных широтах. Наоборот, у абиотически опыляемых видов с травянистыми жизненными формами распределение в умеренных, субтропических и тропических флорах примерно одинаковое. Согласно данным J. Ollerton et al. (2011), в настоящее время среди цветковых растений нашей планеты насчитывается 94.0% видов, опыляющихся биотически в условиях тропического пояса и 78.0% видов, опыляющихся с помощью разных живых агентов переноса пыльцы в умеренных широтах. Поскольку выявлена связь между жизненными формами и способами опыления (см. выше), можно проанализировать частоту встречаемости у древесных и травянистых растений с разными способами переноса пыльцы в умеренных и тропических флорах. Как среди древесных растений в тропических регионах, так и среди травянистых растений в умеренных широтах, доля биотически и абиотически опыляемых триэцичных видов не отличается от теоретически ожидаемых ($\chi^2 = 0.115$, $P = 0.735$ для древесных

растений и $\chi^2 = 0.300$, $P = 0.584$ для травянистых растений). Следовательно, отмечается связь триэции с умеренными широтами, где триэцичные виды чаще всего представлены биотически опыляемыми травянистыми растениями. Доля триэцичных древесных растений закономерно увеличивается в направлении от умеренных широт к тропикам, где они представлены в подавляющем большинстве биотически опыляемыми видами.

Флористические провинции. Особенно наглядно неравномерность географического распространения триэцичных растений видна при рассмотрении их встречаемости в разных фитохорионах нашей планеты. Триэцичные виды отмечены во многих флористических подцарствах и царствах, но пока не выявлены в следующих фитохорионах: Капское царство, Австралийское царство, Полинезийское и Новокаледонское подцарства Палеотропического царства. Подавляющее число триэцичных видов (66.3% всех видов) сосредоточено в трех фитохорионах: Бореальном и Древнесредиземноморском подцарствах Голарктического царства и в Неотропическом царстве. Примерно одинаковая встречаемость триэции характерна для Мадреанского, Африканского, Индо-Малезийского подцарств и Голантарктического царства – от 7.5 до 8.8% всех видов. Крайне редко триэцичные растения встречаются в Мадагаскарском подцарстве – около 1.3% видов. С учетом примерного видового разнообразия Голарктического, Неотропического и Палеотропического флористических царств (около 75000, 80000 и 80000 видов соответственно, Takhtajan, 1986; Frodin, 2001) получается, что триэцичные виды в большей степени приурочены к Голарктическому царству. В Голантарктическом царстве также отмечается более высокий уровень триэцичных растений, чем это следовало ожидать, исходя из теоретических предположений (его видовое богатство насчитывает приблизительно 5700 видов). Скорее всего, приуроченность триэцичных видов к Голарктическому и Голантарктическому царствам связана с тем, что в умеренных поясах северного и южного полушарий выявлена более высокая доля растений с триэцией, чем в субтропических и тропических регионах.

Родственные связи с диэцией. По частоте встречаемости в пределах конкретных родов растений с диэцией и триэцией выделено три категории: 1) в роде с триэцией широко распространены двудомные растения; 2) двудомные растения встречаются редко и 3) двудомные растения не характерны. Подавляющее число таксонов с триэцией относится к родам, в которых одновременно выявлены эти две половые формы – 84.9% видов. Самый редкий вариант, когда в пределах рода с триэцичными растения не характерно наличие диэцичных видов – 5.8% видов. Следовательно, как правило в родах, в которых выявлена триэция, широко распространена двудомность.

На основе связей между проанализированными биологическими и экологическими особенностями триэцичных растений можно нарисовать приблизительный эколого-морфологический облик видов с данной формой половой дифференциации. В условиях тропических флор триэцичные растения чаще всего представляют собой фанерофиты, деревья или кустарники с биотическим способом опыления, сухими или сочными плодами, белой или желтой окраской цветков. В умеренных широтах триэцичные виды представлены преимущественно гемикриптофитами, травянистыми поликарпическими растениями с биотическим опылением, сухими плодами и белой окраской цветков. В целом триэцичные виды чаще всего встречаются в умеренных широтах и приурочены к родам, в которых широко представлена двудомность. К сожалению, в литературе отсутствуют сведения о корреляциях триэции с какими-либо биологическими и экологическими параметрами. Однако возможно провести сопоставление выявленных экологических корреляций триэции с диэцией. Например, наиболее часто диэцичные виды представлены древесными растениями тропического пояса, с мелкими цветками зеленого или белого цвета, опыляющимися неспециализированными насекомыми, ветром или водой (Fox, 1985; Tseng et al., 2008; Vary et al., 2011; Xia et al., 2020).

Из-за довольно большой редкости и слабой изученности в целом триэции у цветковых растений в настоящее время затруднительно дать обобщенную информацию по таким важным организменным и популяционным параметрам триэцичных растений, как фертильность пыльцы обоеполых и тычиночных цветков, семенная продуктивность обоеполых и пестичных цветков и особей, соотношение половых форм в популяциях, вторичные половые признаки особей и т. д. Поэтому далее рассмотрим лишь некоторые примеры видов с триэцией.

Лабильность половой дифференциации. У ряда триэцичных видов выявлено наличие одновременного существования нескольких вариантов половой дифференциации, участие которых часто зависит от экологических и/или географических факторов. Например, популяции *Pachycereus pringlei* (Cactaceae) могут быть триэцичными и гинодиэцичными, что по мнению T.H. Fleming et al. (1998) напрямую зависит от частоты встречаемости основного опылителя данного вида *Leptonycteris curasoae* Miller (рукокрылые). Два указанных половых типа популяций этого вида располагаются близко друг от друга на расстоянии до 50 км. У другого вида *Silene acaulis* (Caryophyllaceae) также обнаружено два типа популяций: триэцичные

в субарктическом районе Финляндии (Atalano, Molau, 2001) и гинодиэцичные на Аляске (Morris, Doak, 1998). Лабильность половой дифференциации известна и у других триэцичных видов, например, у *Honckenya peploides* (моноэция, диэция, субдиэция, Knuth, 1898), *Salix myrsinifolia* (диэция, субдиэция, Mirski, Brzosko, 2015), *Dasiphora fruticosa* (гермафродитизм, диэция, Godin, 2002, 2008), *Vitis vinifera* (андродиэция, гинодиэция, диэция, Brizicky, 1965), *Acer saccharinum* (андродиэция, Rosado et al., 2018) и др. Возможно, что большинство видов, у которых выявлена в настоящее время триэция, обладают подвижностью своей половой дифференциации, однако пока сведения по этому вопросу довольно сильно ограничены.

Лабильность полового состава популяций. Для нескольких хорошо исследованных триэцичных видов выявлена динамика полового спектра их популяций, т.е. варьирование соотношения особей с тычиночными, пестичными и обоеполыми цветками. В настоящее время выявлен широкий спектр половой структуры популяций триэцичных видов: от преобладания обоеполых особей (*Pachycereus pringlei*, Fleming et al., 1998; *Coptis japonica*, Akemine, 1935) до доминирования раздельнополых особей – мужских (*Eleutherococcus senticosus*, Elumeev, 1978; *Fraxinus excelsior*, Albert et al., 2013) или женских (*Garcinia indica*, Joseph, Murthy, 2015). Кроме того, у некоторых триэцичных растений отмечается варьирование полового спектра популяций даже у одного вида в довольно широких пределах. Например, у *Pachycereus pringlei* выявлены популяции с преобладанием как обоеполых, так женских и мужских особей. У *Dasiphora fruticosa* обнаружены популяции с преобладанием гермафродитных или пестичных особей, причем с увеличением высоты над уровнем моря доля раздельнополых особей у этого вида закономерно увеличивается (Godin, 2002, 2008). Таким образом, для ряда довольно хорошо изученных триэцичных видов характерна не только лабильность половой дифференциации, но и подвижность полового спектра их популяций. Можно предположить, что варьирование половой экспрессии и частоты встречаемости половых форм в популяциях представляет один из механизмов адаптации триэцичных видов в разных эколого-географических условиях существования.

Фертильность пыльцы обоеполых и тычиночных цветков. Сравнение фертильности пыльцы этих типов цветков, по мнению некоторых авторов (Maurice et al., 1994; Maurice, Fleming, 1995), необходимо для понимания вопроса об эволюции и поддержании триэции у цветковых растений. Указанные авторы предполагают, что триэция может быть стабильной половой формой, если особи с тычиночными цветками производят большее число пыльцевых зерен и их пыльца обладает большей фертильностью, чем особи с обоеполыми цветками. К сожалению, подобных сведений у триэцичных растений недостаточно для однозначного подтверждения или опровержения такого предположения. У ряда видов с триэцией (*Silene acaulis*, *Fraxinus excelsior*, *Coccoloba cereifera*, *Eleutherococcus senticosus*) фертильность пыльцы тычиночных цветков в среднем выше, чем у обоеполых. У других видов (*Dasiphora fruticosa*, Godin, 2004[12]; *Pachycereus pringlei*, Fleming et al., 1998) различий по фертильности пыльцы между обоеполыми и тычиночными цветками не выявлено.

Семенная продуктивность обоеполых и пестичных цветков и особей. Сравнительная характеристика семенной продуктивности половых типов цветков также, по мнению ряда авторов (Maurice et al., 1994; Maurice, Fleming, 1995), важна для понимания эволюции триэции. Как предполагают S. Maurice, T. Fleming (1995), для поддержания триэции необходимо, чтобы семенная продуктивность пестичных цветков и особей была выше, чем обоеполых цветков и особей. Крайне немногочисленные данные можно найти в литературе по семенной продуктивности женских и гермафродитных особей триэцичных видов. Для многих триэцичных видов, по которым есть сведения, семенная продуктивность пестичных цветков и / или особей выше, чем у гермафродитных (*Silene acaulis*, *Eleutherococcus senticosus*, *Dasiphora fruticosa*, *Pachycereus pringlei*, *Rumex confertus*). Однако, у *Fraxinus excelsior* (Albert et al., 2013) не выявлены различия по семенной продуктивности между особями с пестичными и обоеполыми цветками у этого вида.

Полиплоидия. Положительная связь между плоидностью и наличием разнообразия половой дифференциации в таксонах отмечена целым рядом авторов, но в основном на примере диэцичных растений (Baker, 1984; Ashman et al., 2013; Glick et al., 2016; Zenil-Ferguson et al., 2019). Детальные исследования некоторых крупных родов цветковых растений (*Atriplex* L., *Lycium* L., *Leptinella* Cass., *Poa* L. и др.) отчетливо демонстрируют переход от диплоидов с исключительно обоеполыми цветками к полиплоидам с ярко выраженным половым полиморфизмом. Тем не менее, у небольшого числа родов выявлена противоположная ситуация, когда диплоиды образуют раздельнополые цветки, а полиплоиды – только обоеполые (*Bryonia* L., *Empetrum* L., *Mercurialis* L.). Как подчеркивают некоторые авторы (Glick et al., 2016), не во всех филетических линиях развития в

[12][Godin] Годин В.Н. 2004. Биологические особенности пыльцы *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией в условиях культуры. – Бот. журн. 89 (4): 631–638. https://doi.org/10.1134/S000681360404009X

настоящее время такая корреляция выявлена, что связано в основном с отсутствием детальных сведений о числах хромосом в пределах многих таксонов. Связь между полиплоидией и триэцией отмечается и у ряда трехдомных растений. Так, например, в пределах рода *Fragaria* все виды с диплоидным набором хромосом характеризуются гермафродитизмом (формируют только обоеполые цветки), тетраплоидным и гексаплоидным – представлены диэцичными популяциями (тычиночные и пестичные цветки на разных особях), октаплоидным – триэцичными или субдиэцичными популяциями (Liston et al., 2014). Согласно концепции немецкого исследователя G. Staudt (1967) пол цветков у *Fragaria* контролируется тремя аллелями одного локуса *Su*: гомозиготы по нормальному аллелю (Su^+) формируют обоеполые цветки, тогда как при наличии в генотипе растений других аллелей подавляется развитие либо андроцея (Su^M), либо гинецея (Su^F). Экспрессия пола у растений конкретных генотипов определяется отношениями доминирования внутри множественной серии – $Su^M > Su^F > Su^+$. Этим же автором установлено, что одна доза аллеля Su^M доминирует над 6–7 дозами Su^F или Su^+, а одна доза Su^F – над 6–7 дозами Su^+. Еще у ряда триэцичных видов отмечается связь между уровнем плоидности и наличием полового полиморфизма в форме триэции: *Dasiphora fruticosa* (Klackenberg, 1983; Godin, 2008), *Pachycereus pringlei* (Fleming et al., 1998), *Poa stebbinsii* (Giussani et al., 2016). Тем не менее, отсутствие детальных сведений о характере плоидности у многих триэцичных растений не позволяет в настоящее время однозначно говорить об устойчивой связи между уровнем плоидности и данной формой половой дифференциации.

Эволюция. Триэция встречается не только у цветковых растений. Известны триэцичные виды среди голосеменных растений (Sultangaziev et al., 2010), багрянок (Neefus et al., 2008) и ряда беспозвоночных животных (Cutter, 2005; Kaliszewicz, 2011; Armoza-Zvuloni et al., 2014). Как и для других форм полового полиморфизма, разные авторы демонстрируют диаметрально противоположные и не всегда однозначные взгляды на оценку, значение, стабильность и эволюцию триэции как варианта половой экспрессии у цветковых растений. Тем не менее, большинство авторов (Elumeev, 1978; Godin, 2008; Castillo, Argueta, 2009; Demyanova, 2011; Albert et al., 2013) рассматривают триэцию как стабильную форму полового полиморфизма, а не как промежуточный этап в развитии и эволюции по направлению к диэции в пределах определенного таксона. Как полагают некоторые авторы (Maurice et al., 1994; Maurice, Fleming, 1995) для стабильного существования триэции в естественных условиях необходимо, чтобы успех особей с тычиночными и пестичными цветками был выше, чем успех особей с обоеполыми цветками. Как было показано ранее, это должно выражаться в образовании более фертильной пыльцы особями с тычиночными цветками и большей семенной продуктивности особей с пестичными цветками, чем аналогичные показатели особей с обоеполыми цветками. Если для ряда триэцичных видов такие преимущества раздельнополых особей выявлены в сравнении с обоеполыми, то для большинства видов с триэцией они пока отсутствуют. С другой стороны, у некоторых триэцичных видов (например, *Fraxinus excelsior*, *Dasiphora fruticosa*, *Pachycereus pringlei*) не выявлено каких-либо достоверных различий или тем более преимуществ между раздельнополыми и обоеполыми особями по целому ряду показателей, что крайне затрудняет понимание процессов существования и поддержания триэции в таких случаях.

Некоторые авторы высказывают предположения о значении высокого варьирования полового спектра в популяциях у триэцичных видов цветковых растений. Например, по мнению B. Albert с соавторами (Albert et al., 2013), преимущество особей с тычиночными цветками над особями с обоеполыми цветками по качеству образуемой ими пыльцы у *Fraxinus excelsior* и более низкой семенной продуктивности особей с пестичными цветками по сравнению с особями с обоеполыми цветками может привести к трансформации триэцичного состояния у данного вида в сторону андродиэции путем “утраты” женских особей. Наоборот, более высокая семенная продуктивность пестичных цветков по сравнению с обоеполыми, а также сходная фертильность пыльцы тычиночных и обоеполых цветков у *Pachycereus pringlei* (Fleming et al., 1998) возможно приводит к переходу триэции в состояние гинодиэции за счет элиминации особей с тычиночными цветками. Ранее мною (Godin, 2008) было высказано предположение, что обоеполые особи *Dasiphora fruticosa*, входящие в состав триэцичных популяций, повышают их адаптивный потенциал и увеличивают возможность выживания популяции при меняющихся условиях. Дело в том, что только обоеполые особи способны вернуться к автофилии при неблагоприятных условиях для успешного опыления женских особей мужскими и обоеполыми. Хотя автофилия и является в известной степени “суррогатом” аллофилии, тем не менее она гарантирует опыление (Pervukhina, 1979[13]). Автофилия дает возможность растениям с обоеполыми цветками сохраняться и распространяться в новые для вида условия произрастания. С этой точки зрения, популяция, в состав которой входят женские, мужские и обоеполые растения,

[13][Pervukhina] Первухина Н.В. 1979. Околоцветник покрытосеменных. Л. 111 с.

является наиболее гибкой и может под действием естественного отбора изменять механизм размножения, способствующий ее сохранению. Тем не менее, слабая изученность многих сторон популяционной жизни триэцичных растений, их довольно большая редкость среди цветковых растений в настоящее время не позволяет достаточно точно выявить механизмы ее самоподдержания в естественных условиях существования. Можно полагать, что дальнейшие исследования триэции как у цветковых растений, так и в других группах живых организмов позволят сформулировать обоснованные выводы об ее происхождении и эволюции.

Заключение. Триэция – крайне редкая форма полового полиморфизма у цветковых растений, о чем свидетельствует список триэцичных растений в рамках мировой флоры, который включает 80 видов из 46 родов, относящихся к 33 семействам и 21 порядку покрытосеменных. У цветковых растений триэция выявлена в 7.9% семейств, 0.3% родов и у 0.03% видов. Триэцичные виды пока не описаны в группе базальных покрытосеменных, единично встречаются в группе магнолиид и довольно немногочисленны в группе однодольных растений. Большая часть (87.5% всех видов) триэцичных растений входят в состав групп Superrosids (30 видов) и Superasterids (40 видов). Наиболее богатые триэцичными видами пять семейств цветковых растений: Rosaceae (9 видов из 2 родов), Caprifoliaceae (7 видов из 1 рода), Scrophulariaceae (7 видов из 1 рода), Caryophyllaceae (6 видов из 2 родов) и Celastraceae (6 видов из 2 родов). Триэцичные виды наиболее часто встречаются в пяти родах покрытосеменных растений: *Fragaria* L. (8 видов), *Valeriana* L. (7), *Buddleja* L. (7), *Maytenus* Molina (5), *Silene* L. (5). Анализ целого ряда биологических и экологических характеристик триэцичных видов позволил выявить ее связи с некоторыми показателями. Триэцичные растения в тропических флорах чаще всего представляют собой фанерофиты, деревья или кустарники с биотическим способом опыления, сухими или сочными плодами, белыми или желтыми цветками. Триэцичные виды во флорах умеренных широт представлены преимущественно гемикриптофитами, травянистыми поликарпическими растениями с биотическим опылением, сухими плодами и белыми цветками. Триэция наиболее часто встречается в различных районах умеренных (Бореальное подцарство Голарктического царства, 36.0% от всех видов) или тропических широт (Неотропическое царство, 21.3%). Как правило, триэцичные виды приурочены к родам, в которых широко представлена диэция. При анализе следует учитывать возможные связи триэции с такими биологическими и экологическими показателями, как фертильность пыльцы обоеполых и тычиночных цветков, семенная продуктивность обоеполых и пестичных цветков и особей, соотношение половых форм в популяциях, связь с полиплоидией, а также механизмы поддержания этой формы полового полиморфизма на популяционном уровне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (см. REFERENCES)

TRIOECY IN FLOWERING PLANTS

V. N. Godin

Moscow Pedagogical State University
Malaya Pirogovskaya Str., 1/1, Moscow, 119991, Russia

e-mail: vn.godin@mpgu.su

The populations of trioecious plants consist of individuals with staminate, pistillate, and hermaphrodite flowers. Trioecy is very rare in angiosperms and information about it is extremely insufficient. On the basis of published data and original research, a list of trioecious plants in the world flora is compiled, comprising 80 species from 46 genera belonging to 33 families and 21 orders of flowering plants. In angiosperms, trioecy is found in 7.9% of families, 0.3% of genera, and 0.03% of species. Currently, trioecious species are not found in the group of basal angiosperms, are uncommon among magnolids and rather few among monocotyledonous plants. The great majority of trioecious plants, namely 87.5% of all species, belong to the Superrosids (30 species) and Superasterids (40 species). The largest number of trioecious species were found in the next five families: Rosaceae (9 species from 2 genera), Caprifoliaceae (7 species from 1 genus), Scrophulariaceae (7 species from 1 genus), Caryophyllaceae (6 species from 2 genera), and Celastraceae (6 species from 2 genera). Slightly less than half of the identified trioecious species are found in five genera: *Fragaria* L. (8 species), *Valeriana* L. (7 species), *Buddleja* L. (7 species), *Maytenus* Molina (5 species), and *Silene* L. (5 species). In tropical floras, trioecious plants are most often phanerophytes, i.e. trees or shrubs with a biotic pollination mode, dry or fleshy fruits, and white or yellow flowers. In temperate latitudes, trioecious plants are mainly represented by hemicryptophytes, i.e. herbaceous polycarpic species with biotic pollination mode, dry fruits, and white flowers. Trioecious plants are most often occur in temperate latitudes (Boreal subkingdom of the

Holarctic kingdom, 36% of all species) or in tropical latitudes (Neotropical kingdom, 21.3% of all species) and are confined to genera in which dioecy is widespread. The variety of sexual differentiation of some trioecious plants, sex ratios in their populations, a possible connection with polyploidy, as well as the mechanisms of self-maintenance and evolution of trioecy in flowering plants are discussed.

Keywords: trioecy, flowering plants, sexual polymorphism

REFERENCES

Akemine T. 1935. On the sex expression of *Coptis japonica* Makino. – J. Faculty Sci. Hokkaido Imperial Univ. Ser. 5. Bot. 5 (1): 1–7.

Albert B., Morand-Prieur M.-É., Brachet S., Gouyon P.-H., Frascaria-Lacoste N., Raquin C. 2013. Sex expression and reproductive biology in a tree species, *Fraxinus excelsior* L. – Compt. Rend. Biol. 336 (10): 479–485. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2013.08.004

Anmol, Singh S. K. 2019. Species diversity and genetic evolution in *Fragaria*. –In: Advances in Horticultural Crop Management and Value Addition. P. 75–89.

Armoza-Zvuloni R., Kramarsky-Winter E., Loya Y., Schlesinger A., Rosenfeld H. 2014. Trioecy, a unique breeding strategy in the sea anemone *Aiptasia diaphana* and its association with sex steroids. – Biol. Reprod. 90 (6): 1–8. https://doi.org/10.1095/biolreprod.113.114116

Ashman T.-L., Kwok A., Husband B.C. 2013. Revisiting the dioecy–polyploidy association: Alternate pathways and research opportunities. – Cytogenet. Genome Res. 140 (2–4): 241–255. https://doi.org/10.1159/000353306.

Atalano J.M., Molau U. 2001. Pollen viability and limitation of seed production in a population of the circumpolar cushion plant, *Silene acaulis* (Caryophyllaceae). – Nord. J. Bot. 21 (4): 365–372. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2001.tb00780.x

Baker H.G. 1984. Some functions of dioecy in seed plants. – Am. Nat. 124 (2): 149–158. https://doi.org/10.1086/284260

Banziger H., Bertel H. 2000. A new taxonomic revision of a deceptive flower, *Rhizanthes* Dumortier (Rafflesiaceae). – Nat. Hist. Bull. Siam Soc. 48 (1): 117–143.

Barroso G.M. 1975. *Baccharidiopsis* – um gênero novo da subtribo Baccharidinae Hoffmann (tribo Astereae). – Sellowia. 27 (26): 95–101.

Bobrov A.V., Melikian A.P., Romanov M.S. 2009. Morphogenesis of fruits of Magnoliophyta. Moscow. 400 p. (In Russ.).

Brizicky G.K. 1965. The genera of Vitaceae in the southeastern United States. – J. Arnold Arbor. 46 (1): 48–67.

Castillo R.F. del, Argueta S.T. 2009. Reproductive implications of combined and separate sexes in a trioecious population of *Opuntia robusta* (Cactaceae). – Am. J. Bot. 96 (6): 1148–1158. https://doi.org/10.3732/ajb.0800301

Cook C.D.K., Symoens J.-J., Urmi-König K. 1984. A revision of the genus *Ottelia* (Hydrocharitaceae) I. Generic considerations. – Aquatic Bot. 18 (3): 263–274. https://doi.org/10.1016/0304-3770(84)90068-8

Cruden R.W., Lloyd R.M. 1995. Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? – Am. J. Bot. 82 (6): 816–825. https://doi.org/10.2307/2445622

Cutter A.D. 2005. Mutation and the experimental evolution of outcrossing in *Caenorhabditis elegans*. – J. Evol. Biol. 18 (1): 27–34. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00804.x

Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. 352 p.

Demissew S. 1985. The genus *Maytenus* (Celastraceae) in NE tropical Africa and tropical Arabia. – Acta Universitatis Upsaliensis. Symbolae botanicae Upsalienses. 25 (2): 1–101.

Demyanova E.I. 2011. The Spectrum of sexual types and forms in the local floras of the Urals (Cis- And Trans-Urals). – Bot. Zhurn. 96 (10): 1297–1315 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S1234567811100016

Ehlers B.K., Bataillon T. 2007. “Inconstant males” and the maintenance of labile sex expression in subdioecious plants. – New Phytol. 174 (1): 194–211. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.01975.x

Elumeev E.A. 1978. Opening and blooming of flowers *Eleutherococcus senticosus* (Araliaceae). – Bot. Zhurn. 63 (1): 52–59 (In Russ.).

Engler A., Krause K. 1935. Loranthaceae. – In: Die natürlichen Planzenfamilien. Vol. 16b. Leipzig. P. 98–203.

FitzJohn R.G., Pennell M.W., Zanne A.E., Stevens P.F., Tank D.C., Cornwell W.K. 2014. How much of the world is woody? – J. Ecol. 102 (5): 1266–1272. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12260

Fleming T.H. 1991. Fruiting plant-frugivore mutualism: the evolutionary theater and the ecological play. – In: Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions. New York. P. 119–144.

Fleming T.H., Maurice S., Buchmann S.L., Tuttle M.D. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). – Am. J. Bot. 81 (7): 858–867. https://doi.org/10.2307/2445767

Fleming T.H., Maurice S., Hamrick J.L. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). – Evol. Ecol. 12 (3): 279–289. https://doi.org/10.1023/a:1006548132606

Fox J. 1985. Incidence of dioecy in relation to growth form, pollination and dispersal. – Oecologia. 67 (2): 244–249. https://doi.org/10.1007/BF00384293

French K. 1991. Characteristics and abundance of vertebrate-dispersed fruits in temperate wet sclerophyll forest in southeastern Australia. – Aust. J. Ecol. 16 (1): 1–13. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1991.tb01476.x

Frodin D.G. 2001. Guide to standard floras of the world. An annotated, geographically arranged systematic bibliography of the principal floras, enumerations, checklists and chorological atlases of different areas. Cambridge University Press, Cambridge. 1126 p.

Giussani L.M., Gillespie L.J., Scataglini M.A., Negritto M.A., Anton A.M., Soreng R.J. 2016. Breeding system diversification and evolution in American Poa supersect. *Homalopoa* (Poaceae: Poeae: Poinae). – Ann. Bot. 2016. 118 (2): 281–303. https://doi.org/10.1093/aob/mcw108

Gleiser G., Verdú M. 2005. Repeated evolution of dioecy from androdioecy in *Acer*. – New Phytol. 165 (2): 633–640. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01242.x

Glick L., Sabath N., Ashman T.-L., Goldberg E., Mayrose I. 2016. Polyploidy and sexual system in angiosperms: Is there an association? – Am. J. Bot. 103 (7): 1223–1235. https://doi.org/10.3732/ajb.1500424.

Godin V.N. 2002. Sexual structure of coenopopulations of *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz in natural conditions of Mountain Altai. – Bot. Zhurn. 87 (9): 92–98 (In Russ.).

Godin V.N. 2004. Biological characters of *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) pollen in the context of sex differentiation. – Bot. Zhurn. 89 (4): 631–638 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S000681360404009X

Godin V.N. 2007. Sex differentiation in plants. Terms and notions. – Zhurn. Obshch. Biol. 68 (2): 98–108 (In Russ.).

Godin V.N. 2008. Sexual structure of *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) coenopopulations in the Altay-Sayan Mountain region. – Bot. Zhurn. 93 (9): 1423–1444 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S1234567808090073

Godin V.N. 2017. Sexual forms and their ecological correlates of flowering plants in Siberia. – Russ. J. Ecol. 48 (5): 433–439. https://doi.org/10.1134/S1067413617050058

Godin V.N. 2019. Distribution of gynodioecy in APG IV system. – Bot. Zhurn. 104 (5): 669–683 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S0006813619050053

Godin V.N. 2020. Distribution of gynodioecy in flowering plants. – Bot. Zhurn. 105 (3): 236–252 (In Russ.). https://doi.org/10.31857/S0006813620030023

Godley E.J. 1955. Breeding systems in New Zealand Plants. I. *Fuchsia*. – Ann. Bot. 19 (4): 549–559. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083446

Gschwend A.R., Wai C.M., Zee F., Arumuganathan A.K., Ming R. 2012. Genome size variation among sex types in dioecious and trioecious Caricaceae species. – Euphytica. 189 (3): 461–469. https://doi.org/10.1007/s10681-012-0815-9

Hummer K.E. 2012. A new species of *Fragaria* (Rosaceae) from Oregon. – J. Bot. Res. Institute Texas. 6 (1): 9–15.

Ishmuratova M.M. 2002. *Rhodiola iremelica* (Crassulaceae) in the Southern Urals. – Bot. Zhurn. 87 (5): 38–50 (In Russ.).

Joseph K.S., Murthy H.N. 2015. Sexual system of *Garcinia indica* Choisy: geographic variation in trioecy and sexual dimorphism in floral traits. – Plant Syst. Evol. 301 (3): 1065–1071. https://doi.org/10.1007/s00606-014-1120-y

Kaliszewicz A. 2011. Interference of asexual and sexual reproduction in the green hydra. – Ecol. Res. 26 (1): 147–152. https://doi.org/10.1007/s11284-010-0771-6

Kier G., Mutke J., Dinerstein E., Ricketts T.H., Küper W., Kreft H., Barthlott W. 2005. Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. – J. Biogeogr. 32 (7): 1107–1116. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01272.x

Klackenberg J. 1983. The holarctic complex *Potentilla fruticosa* (Rosaceae). –Nord. J. Bot. 3 (2): 181–191. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1983.tb01061.x

Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.

Knuth P. 1899. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. II. Leipzig. 705 S.

Knuth P. 1904. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. III. T. I. Leipzig. 570 S.

Kutschker A. 2011. Revisión del género *Valeriana* (Valerianaceae) en Sudamérica austral. – Gayana Bot. 68 (2): 244–296. https://doi.org/10.4067/S0717-66432011000200016

Ladley J.J., Kelly D., Robertson A.W. 1997. Explosive flowering, nectar production, breeding systems, and pollinators of New Zealand mistletoes (Loranthaceae). – N. Z. J. Bot. 35 (3): 345–360. https://doi.org/10.1080/0028825X.1997.10410160

Linnæi C. 1735. Systema naturæ, sive regna tria naturæ systematice proposita per classes, ordines, genera, et species. Lugduni Batavorum. 12 p.

Liston A., Cronn R., Ashman T. 2014. *Fragaria*: A genus with deep historical roots and ripe for evolutionary and ecological insights. – Am. J. Bot. 101 (10): 1686–1699. https://doi.org/10.3732/ajb.1400140

Loock E.E.M. 1940. The carob or locust tree (*Ceratonia siliqua* L.). – J. S. African For. Ass. 4 (1): 78–80. https://doi.org/10.1080/03759873.1940.9630981

Maurice S., Belhassen E., Couvet D., Gouyon P. 1994. Evolution of dioecy: can nuclear-cytoplasmic interactions select for maleness? – Heredity. 73 (4): 346–354. https://doi.org/10.1038/hdy.1994.181

Maurice S., Fleming T. 1995. The effect of pollen limitation on plant reproductive systems and the maintenance of sexual polymorphisms. – Oikos. 74 (1). 55–60. https://doi.org/10.2307/3545674

Mirski P., Brzosko E. 2015. Are hermaphrodites better adapted to the colonization process in trioecious populations of *Salix myrsinifolia*? – Acta Soc. Bot. Poloniae. 84 (2): 167–175. https://doi.org/10.5586/asbp.2015.013

Morris W.F., Doak D.F. 1998. Life history of the long-lived gynodioecious cushion plant *Silene acaulis* (Caryophyllaceae), inferred from size-based population projection matrices. – Am. J. Bot. 85 (6): 784–793. https://doi.org/10.2307/2446413

Neefus C.D., Mathieson A.C., Bray T.L., Yarish C. 2008. The distribution, morphology, and ecology of three introduced asiatic species of *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) in the northwestern Atlantic. – J. Phycology. 44 (6): 1399–1414. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00607.x

Nianhe X., Gilbert M.G. 2003. Santalaceae. – In: Flora of China. Vol. 5. P. 208–219.

Norman E.M. 2000. Buddlejaceae. – In: Flora Neotropica Monograph. Vol. 81. New York. 224 p.

Novara L. 2008. Valerianaceae. – In: Aportes Botanicos de Salta – Serie Flora. 8 (8): 1–22.

Ollerton J., Johnson S., Hingston A. 2006. Geographical variation in diversity and specificity of pollination systems. – In: Plant – pollinator interactions: from specialization to generalization. Univ. Chicago Press. P. 283–308.

Ollerton J., Winfree R., Tarrant S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? – Oikos. 120 (3): 321–326. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x

Palací C.A. 1997. A systematic revision of the genus *Catopsis* (Bromeliaceae): PhD thesis. University of Wyoming. Laramie. USA. 245 p.

Perrier de la Bathie H. 1946. Anacardiaceae. – In: Flore de Madagascar et des Comores. Tananarive. P. 1–85.

Perry L.E., Pannell J.R., Dorken M.E. 2012. Two's company, three's a crowd: experimental evaluation of the evolutionary maintenance of trioecy in *Mercurialis annua* (Euphorbiaceae). – Plos One. 7 (4): e35597. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035597

Pervukhina N.V. 1979. Perianth of Angiosperms. Leningrad. 111 p. (In Russ.).

Quisumbing E. 1930. Philippine Piperaceae. – Philippine J. Sci. 43 (1): 1–246.

Raunkiær C. 1934. The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. Oxford. 632 p.

Rebman J.P. 2003. The genus *Echinocereus* in Lower California, Mexico – taxonomy, rarity and reproductive biology. – Cact. Succ. J. Am. 75: 194–196.

Rejmánek M. 2015. Invasion of *Rubus praecox* (Rosaceae) is promoted by the native tree *Aristotelia chilensis* (Elaeocarpaceae) due to seed dispersal facilitation. – Gayana Bot. 72 (1): 27–33. https://doi.org/10.4067/S0717-66432015000100004

Renner S.S. 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: Dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. – Am. J. Bot. 101 (10): 1588–1596. https://doi.org/10.3732/ajb.1400196

Richards A.J. 1997. Plant Breeding Systems. Springer. 529 p. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3043-9

Rosado A., Vera-Velez R., Cota-Sanchez J.H. 2018. Floral morphology and reproductive biology in selected maple (*Acer* L.) species (Sapindaceae). – Brazil. J. Bot. 41 (2): 361–374. https://doi.org/10.1007/s40415-018-0452-1

Rübsamen-Weustenfeld T. 1991. Morphologische, embryologische und systematische Untersuchungen an Triuridaceae. – Bibl. Bot. 140: 1–113.

Serebryakov I.G. 1962. Ecological Morphology of Plants. Moscow. 378 p. (In Russ.).

Shamsutdinova E.Z. 2016. Biology of flowering, diversity of sexual types and seed production in *Salsola orientalis* S.G. Gmel – Agricult. Biol. 51 (6): 951–960 (In Russ.). https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.6.951rus

Silva C.A., Oliva M.A., Vieira M.F., Fernandes G.W. 2008. Trioecy in *Coccoloba cereifera* Schwacke (Polygonaceae), a narrow endemic and threatened tropical species. – Braz. Arch. Biol. Technol. 51 (5): 1003–1010. https://doi.org/10.1590/S1516-89132008000500017

Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.

Soreng R., Peterson P.M. 2012. Revision of *Poa* L. (Poaceae, Pooideae, Poeae, Poinae) in Mexico: new records, re-evaluation of *P. ruprechtii,* and two new species, *P. palmeri* and *P. wendtii*. – PhytoKeys. 1 5 (15): 1–104. https://doi.org/10.3897/phytokeys.15.3084

Soriano A.M., Salazar G.A., Dávila P.D. 2007. Phylogenetic relationships in *Zeugites* (Poaceae: Centothecoideae) inferred from plastid and nuclear DNA sequences and morphology. – Syst. Bot. 32 (4): 722–730. https://doi.org/10.1043/06-75.1

Staudt G. 1967. Die Genetik und Evolution der Heterözie in der Gattung *Fragaria*. I. Untersuchungen an *Fragaria orientalis*. – Z. Pflanzenzuchtung. 58 (3): 245–277.

Storey W.B. 1953. Genetics of papaya. – J. Hered. 44 (2): 70–78. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a106358

Sultangaziev O., Schueler S., Geburek T., 2010. Morphometric traits and sexual dimorphisms do not strongly differentiate populations of Zeravshan juniper (*Juniperus seravschanica* Kom.) in Kyrgyzstan. – Flora. 205 (8): 532–539. https://doi.org/10.1016/j.flora.2009.12.019

Takhtajan A.L. 1986. The floristic regions of the world. UC Press, Berkeley. 522 p.

Tandon R., Shivanna K.R., Mohan Ram H.Y. 2010. Reproductive biology of some gum-producing Indian desert plants. – In: Desert Plants. Springer. P. 177–195.

Tseng Y.-H., Hsieh C.-F., Hu J.-M. 2008. Incidences and ecological correlates of dioecious angiosperms in Taiwan and its outlying Orchid Island. – Bot. Stud. 49 (3): 261–276.

Val'tsova O.V. 1953. To the biology of *Fraxinus excelsior* L. flowering. – Byull. Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody. Otd. Biol. 58 (4): 61–75 (In Russ.).

Vary L.B., Gillen D.L., Randrianjanahary M., Lowry II P.P., Sakai A.K., Weller S.G. 2011. Dioecy, monoecy, and their ecological correlates in the littoral forest of Madagascar. – Biotropica. 43 (5): 582–590. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00742.x

Vitale J.J., Freeman D.C. 1986. Partial niche separation in *Spinacia oleracea* L.: an examination of reproductive allocation. – Evolution. 40 (2): 426–430. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1986.tb00484.x

Warfa A.M. 1988. *Cordia* (Boraginaceae) in NE Tropical Africa and Tropical Arabia. – Acta Universitatis Upsaliensis. Uppsala Universitet. 174. 78 p.

Warming M.E. 1886. Sur la structure et le procédé présumé de pollination chez quelques fleurs groenlandaises. – Res. Bull. de l'Académie royale des sciences et des lettres de Danemark. P. 25–33.

Weberling F., Stützel Th. 2006. Morphological and anatomical investigations of *Aretiastrum magellanicum* (Hombr. et Jacq.) Skottsb. – Wulfenia. 13: 193–205.

Willson M.F., Irvine A.K., Walsh N.G. 1989. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. – Biotropica. 21 (2): 133–147. https://doi.org/10.2307/2388704

Xia F., Cheng F., Liu Z., Lin L., Wang H., Wang G. 2020. Sexual system and ecological links of flowering plants in Changbai Mountain. – Russ. J. Ecol. 51 (4): 345–350. https://doi.org/10.1134/S1067413620040062

Zenil-Ferguson R., Burleigh J.G., Freyman W.A., Igić B., Mayrose I., Goldberg E.E. 2019. Interaction among ploidy, breeding system and lineage diversification. – New Phytol. 224 (3): 1252–1265. https://doi.org/10.1111/nph.16184

Yampolsky C., Yampolsky H. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. – Bibl. Genet. 3: 1–62.

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 1, с. 18–37

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

ЛИШАЙНИКИ В ПОЛЯРНЫХ ПУСТЫНЯХ СЕВЕРНОЙ ОКОНЕЧНОСТИ АРХИПЕЛАГА НОВАЯ ЗЕМЛЯ

© 2022 г. С. С. Холод[1,*], Л. А. Конорева[1,2,]**

[1] *Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*
ул. Проф. Попова, 2, г. Санкт-Петербург, 197342, Россия
[2] *Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН*
184256, Кировск, Россия
**e-mail: sergeikholod@yandex.ru*
***e-mail: ajdarzapov@yandex.ru*

Поступила в редакцию 24.07.2020 г.
После доработки 24.03.2021 г.
Принята к публикации 26.10.2021 г.

Для полярных пустынь архипелага Новая Земля проведен анализ зависимости распределения лишайников от высоты над уровнем моря, экспозиции по странам света, гранулометрического состава грунтов, морфометрических параметров структурных грунтов, проективного покрытия мохообразных и суммарного покрытия подушечных форм растений. На основании 157 геоботанических описаний выделено 9 лихеноценотипов (совокупности лишайников, сформировавшихся в определенном типе местообитаний). Показано, что с увеличением высоты (при переходе от зональных к орозональным позициям) уменьшается проективное покрытие и число видов лишайников. Проективное покрытие также снижается и при возрастании проективного покрытия мхов. С увеличением содержания в грунтах фракции более 0.125 мм видовое разнообразие и проективное покрытие лишайников возрастает. Всего выявлено 84 вида лишайников, лишь один из них отнесен к категории особо активных, 9 – высокоактивных, 11 – среднеактивных, остальные – малоактивные и неактивные. Современная картина распределения лишайников крайнего севера Новой Земли во многом объясняется историческими причинами – молодостью территории, недавно освободившейся из-под ледникового покрова, и исключительно высокой степенью подвижности чехла рыхлых четвертичных отложений.

Ключевые слова: лишайники, лихеноценотип, местообитание, активность видов, высотный градиент, почвенное увлажнение, нивальность, гранулометрический состав, полярные пустыни, Новая Земля

DOI: 10.31857/S0006813622010045

Лишайники – важнейший компонент полярнопустынных сообществ, отражающий основные экологические особенности зоны полярных пустынь. Одна из таких особенностей – интенсивно протекающие процессы физического выветривания, приводящие к тому, что здесь заселение лишайниками субстратов происходит одновременно с формированием чехлов рыхлых четвертичных отложений. Особую роль в современных полярных пустынях Северного полушария приобретает деградация покровного оледенения, сопровождающаяся постепенным освобождением все новых территорий от ледникового покрова, обсыханием грунтов и формированием свободных ото льда местообитаний в перигляциальной зоне ледника. Становление флоры лишайников напрямую связано с наличием или отсутствием оледенения и экотопическим богатством территории (фактор “глубоко рассеченной” горной страны: Oxner, 1974). Однако, лишайники не всегда являются пионерами заселения вновь освободившихся субстратов. Связано это с тем, что на территории, прилегающей к леднику, преобладают условия повышенного увлажнения, влагой насыщены как приземный слой воздуха, так и субстраты, проявляющие свойства вязко-текучей массы, что для большинства лишайников, с их тяготением к относительно сухим грунтам, крайне неблагоприятно. Большое значение в процессе заселения лишайниками арктических территорий в таких условиях приобретает фактор случайности (Lynge, Scholander, 1932), который является наиболее важным на первых стадиях освоения грунтов после стаивания ледника.

Факторами, ответственными за распределение лишайников по элементам современного ланд-

шафта, являются: абсолютная высота местности и превышение (относительная высота) элементов микрорельефа одного над другим, расстояние от берега моря (влияет на температуру вегетационного периода), экспозиция склона по отношению к господствующим ветрам (Daniëls, 1975; Walker, 1989), уклон склона, снежный покров (глубина и продолжительность залегания), ледовая абразия на побережье (Elvebakk, 1984), интенсивность мерзлотных процессов, реакция (pH) почвенного профиля, почвенное увлажнение, окраска выходящих на поверхность горных пород (John, Dale, 1990), размеры и выровненность граней глыб и плитняка, степень порозности и наличие трещин в таких поверхностях (Spitale, Nascimbene, 2012). Эти факторы можно разделить на две группы по уровню проявления закономерностей: глобальные, к которым относится высота над уровнем моря, и локальные (топографические), в которые входят все остальные.

Цель данной работы – рассмотреть распределение лишайников в полярных пустынях архипелага Новая Земля в зависимости от ряда абиотических и биотических факторов: высоты над уровнем моря, экспозиции элементов рельефа по странам света, гранулометрического состава и степени подвижности грунтов, глубины и продолжительности залегания снежного покрова, почвенного и поверхностного увлажнения и других.

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Обследованная территория – крайний север архипелага Новая Земля (район мыса Желания) – расположена между 76°59'32"–76°50'25" с. ш. и 68°00'25"–68°49'34" в. д. и занимает площадь около 45 км^2. В районе выходят на поверхность породы разного состава: песчаники, сланцы, алевриты, а также мраморизованные известняки и кварциты. На высотах до 100 м[1] прослеживается комплекс морских террас (Bolshiyanov et al., 2006), каждая из которых тянется вглубь побережья на несколько сотен метров. Гипсометрический уровень от 100 до 140 м – это шлейф с уклоном 3–5° на север и северо-восток, сложенный мелко- и среднеглыбистым материалом с большим содержанием щебня. Серия террас верхней денудационной равнины находится на уровне 200–220 м, выше которых расположено приледниковое плато, тянущееся на несколько километров на высотах 220–260 м, и имеющее форму холмисто-увалистой равнины. Рыхлые четвертичные отложения мощностью 2.0–2.5 м представлены элювием, коллювием, солифлюкционными отложениями. На всех высотных уровнях выражены многочисленные формы микро- и нанорельефа, связанные с проявлением криогенных процессов. Это различные типы структурных грунтов – полигоны, пятна, ступени, полосы. Поверхность полигонов иногда приподнята в центральной части, возвышающейся над ограничивающей их трещинкой на 45–50 см, соседние ступени на покатых склонах отделены друг от друга бортиком-уступом высотой 25–30 см. Для всех склонов характерна высокая интенсивность коллювиальных процессов, приводящая к повсеместному развитию каменистых россыпей (Semenkov, 2020). Высокая интенсивность этих процессов проявляется в подавлении процесса формирования структурных грунтов на склонах: чаще всего в этом случае образуются полигоны полосчатого типа или просто полосы из щебня с примесью суглинка. Часто можно видеть свежие порции щебнисто-каменистого материала на поверхности полигонов или разделяющих их моховых перемычек. Особенностью гранулометрического состава поверхностных отложений, в т. ч. образованных ими структурных грунтов, является смешение различных фракций: песка, дресвы, щебня, мелкого плитняка[2]. Так, на полигонах, формирующихся на морских косах, можно встретить на одном небольшом участке гальку, гравий, песок, а иногда – и плохо окатанный плитняк. В исследованном районе описано (Nikitin et al., 2021) несколько типов почв: пелоземы сильноскелетные остаточно-карбонатные, карбопетроземы, петроземы и криоземы. Средняя многолетняя температура воздуха составляет –9.6° С, среднемесячная самого теплого месяца (августа) – +2.3° С. В дни с солнечной погодой на приледниковом плато холоднее на 1.5–2.0°, чем на побережье. В течение вегетационного периода, особенно, в августе, постоянно бывают туманы, пасмурных дней – до 20. Преобладают юго-восточные и северо-западные ветры, средняя их скорость – 7.8 м/сек (Meteorologicheskie..., 2014). Средняя многолетняя относительная влажность воздуха – 86%, годовое количество осадков – 207 мм (Grischenko, 2009). Средняя мощность снежного покрова на приморской равнине и на приледниковом плато – 25–30 см. Снег сходит на приморской равнине в начале июля, а в тыловых швах террас, депрессиях и долинах рек залеживается до конца июля–начала августа, что способствует формированию здесь нивальной обстановки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор лишайников проведен С.С. Холодом в процессе геоботанического обследования край-

[1] Здесь и далее указана высота над уровнем моря, м.

[2] Подобные грунты со смешением разных фракций являются следствием активного криолитогенеза, свойственного полярным областям Земли; в литературе они получили название диамиктона (Washburn, 1988).

ней северной оконечности архипелага Новая Земля – окрестностей мыса Желания (остров Северный). Работы проводили в летний период 2015 и 2018 гг. Геоботанические описания выполняли на пробных площадках размером 4 × 4 м, которые закладывали в высотном диапазоне от уровня моря (галечные приморские косы) до высоты 266 м (отметка приледникового плато на расстоянии 18 км от берега моря). Часть описаний делали на геоботанических профилях, охватывающих основные типы местообитаний: приморскую равнину с уклоном 1–2°, террасы разного уровня, уступы террас, ложбины стока, каменистые гряды, приморские косы, песчано-галечные пляжи и др. (рис. 1). Для анализа распределения лишайников на исследованной территории было отобрано 157 описаний, в которых встречаются лишайники. Каждое описание сопровождалось оценкой абиотических параметров (см. ниже). Для всех сосудистых растений, мохообразных и лишайников указывали проективное покрытие (%), которое оценивали визуально. Определение лишайников выполнено Л.А. Коноревой с использованием морфолого-анатомических и хемотаксономических методов (The lichen..., 2014).

Все полученные зависимости основаны на данных геоботанических описаний: анализируется только видовой состав лишайников, зафиксированных на пробных площадях (4 × 4 м) геоботанических описаний[3].

Местообитание нами понимается как среда жизни фитоценоза, которая слагается из факторов среды (энтопия), режимов среды (экотопа), комплексов биотических и фитоценогенных факторов (Mirkin et al., 1989). Площадь одного местообитания может в каждом конкретном случае довольно сильно варьировать: от 3–4 до 18–20 м в поперечнике. Одним местообитанием может быть, например, крупный полигон (до 5–6 м в диам.), блюдцеобразная западина, склон невысокой гряды, краевая часть приморской равнины и др. В пределах одного местообитания возможно варьирование некоторых параметров среды, в частности, гранулометрического состава грунтов, высоты элементов нанорельефа, увлажнения и ряда других. Так, в центральной части полигона могут преобладать щебнисто-песчано-суглинистые фракции, а по его периферии – суглинисто-щебнистые. Эти различия могут сопровождаться и небольшими различиями в степени увлажнения, характере нанорельефа. Местообитание, таким образом, по признакам ряда факторов среды представляет собой относительно гетерогенное образование[4]. Это, в свою очередь, определяет и некоторые особенности распределения лишайников в пределах такого местообитания. В частности, латки одного и того же вида лишайников могут быть одновременно на разных фракциях грунта: на щебне и крупном песке, или на щебне и мелком плитняке. В пределах такого местообитания доля той или иной фракции грунта может варьировать, например, преобладать плитняк (при наличии щебня), или щебень с крупным песком (при наличии отдельных глыб и плит). Каждое местообитание в этом случае распознается по признаку именно такой, преобладающей, фракции.

При выделении местообитания сначала принимались во внимание крупные геоморфологические элементы, такие, как приморская равнина, склон, после чего давалась более дифференцированная характеристика, например, плоская или бугристая равнина, перегибы, подножья террас, ложбины, гряды и т. д. Помимо геоморфологических параметров, которые являются ведущими, каждый тип местообитания характеризуется своими диапазонами других характеристик: абсолютной высоты, спектра преобладающих экспозиций, крутизны склона, диаметра полигонов и пятен. Из многочисленных параметров растительности нами использованы для анализа видовой состав и проективное покрытие лишайников. В работе показана зависимость этих показателей от ряда абиотических и биотических факторов.

Для рассмотрения особенностей дифференциации лишайников по разным местообитаниям использованы понятия “лихеноценотип” (Kholod, Zhurbenko, 2005) и “активность вида”. Под лихеноценотипом понимается вся совокупность видов лишайников одного типа местообитания, т.е. всех конкретных участков, относимых к такому типу. Так, например, это могут быть виды, отмеченные на всех каменистых грядах или плоских участках приморской равнины, где выполнялись геоботанические описания. К понятию “лихеноценотип” близко понятие “парциальной флоры экотопа”, введенного Б.А. Юрцевым в 1982 г. (Yurtsev, 1982) для обозначения совокупности сосудистых растений на одном типе местообитания. Помимо видового состава, лихеноценотип характеризуется суммарным проективным покрытием лишайников каждого участка (в процентах от пробной площади геоботанического описания); для лихеноценотипа в тексте и таблице 1 приводятся данные по среднему проективному покрытию. Все лихеноценотипы имеют

[3] В данной работе не ставилась цель выявления полного видового состава лишайников, что определялось постановкой задачи полевых исследований – геоботаническим обследованием территории и, кроме того, невозможностью равномерного охвата описаниями сообществ всех типов местообитаний.

[4] Местообитание, по определению, является гомогенным образованием, но эта гомогенность подразумевает и некоторую степень гетерогенности в отличие от полной гомогенности, которая в литературе получила название гомотонности (Vasilevich, 1983).

в данной работе такой же порядковый номер, как и тип местообитания. В каждый лихеноценотип могут входить как виды, присущие только данной группе, так и виды, встречающиеся в нескольких группах.

В данной работе мы придерживаемся определения активности видов и градаций ее шкалы, предложенными Б.А. Юрцевым: "Активные виды представляют собой преуспевающий элемент флоры, что находит свое выражение в повышенной численности таких видов, значительной широте их экологической амплитуды, равномерном распределении их по территории" (Yurtsev, 1968: 5). Для определения активности вида рассматривали 3 параметра: число освоенных видом типов местообитаний (широта экологической амплитуды вида), постоянство вида на одном типе местообитания, проективное покрытие вида. Группы, выделенные по признаку активности видов, на основе соотношения показателей постоянства и проективного покрытия, были далее подразделены на подгруппы. При отнесении вида к этой категории принимались во внимание максимальные величины постоянства и проективного покрытия во всех лихеноценотипах.

Для каждого вида лихеноценотипа рассчитывали величину постоянства. Эта характеристика представлена в виде 5-балльной шкалы, для которой приняты следующие градации (проценты – доля пробных площадей, в которых данный вид присутствует, к общему числу пробных площадей в лихеноценотипе): I – 1–20%, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80%, V – 81–100%. Проективное покрытие вида выражали в баллах на основе следующей шкалы: 1 – <1%, 2 – 1–2%, 3 – 3–5%, 4 – 6–10%, 5 – >10%[5]. Неравномерность шкалы проективного покрытия определяется тем, что в полярных пустынях подавляющая часть видов имеет покрытие в диапазоне от 1 до 5%, и значительно меньше или крайне мало видов – до 10% или более 10%. Дробная шкала, соответствующая диапазону 1–5% (баллы 1–3), призвана отобразить варьирование проективного покрытия основной части лишайников полярных пустынь. Для показателя широты экологической амплитуды принято 5 градаций (классов), в соответствии с числом освоенных типов местообитаний: **V** (особо активные, эвритопные виды) – встречены в 9 типах местообитаний; **IV** (высокоактивные, гемиэвритопные виды) – в 7–8 типах местообитаний; **III** (среднеактивные, субгемиэвритопные виды) – в 5–6; **II** (малоактивные, гемистенотопные виды) – в 3–4; **I** (неактивные, стенотопные виды) – в 1–2.

Определение высоты над уровнем моря производили с помощью GPS-навигатора с точностью ± 3 м. Зависимость числа видов и суммарного проективного покрытия от содержания скелетной фракции устанавливали по суммарному содержанию на пробной площади всех фракций крупнее 0.125 мм: среднего и крупного песка, дресвы, гравия, щебня, гальки, плитняка, глыб. Теплообеспеченность определяли через экспозицию склона, которая обозначена посредством следующей числовой шкалы (баллы): 1 – С, 2 – СВ, 3 – СЗ, 4 – В, 5 – З, 6 – ЮВ, 7 – Ю, 8 – ЮЗ[6]. Для выявления зависимости между экспозицией и проективным покрытием лишайников рассматривали только пробные площади, расположенные на местообитаниях с уклоном не менее 2°, при этом не учитывали те части местообитания, которые имеют другую ориентацию, чем весь участок в целом. Морфология и параметры полигонов и пятен даны в соответствии с работой А. Уошборна (Washburn, 1988). К подушковидным формам отнесены все растения и лишайники, образующие сферические и полусферические формы, иногда – многовидовые ковры из подушек с отчетливо выраженной бугорковатой структурой.

Построение экологических шкал для 2 факторов среды – увлажнения и нивальности (степени заснеженности) – произведено с использованием методики Л.Г. Раменского (Sobolev, Utekhin, 1973). В качестве элективного среднего был выбран дециль ранжированного ряда, на основе которого выводился стандарт шкалы; положение каждой конкретной группы лишайников того или иного местообитания на экологической шкале устанавливалось на основе метода "определение места в экологическом ряду". Экоклин (диаграмму распределения видов на экологических шкалах) строили для видов, имеющих достоверные значения связи с фактором среды, по возрастанию (слева направо) величины оптимума вида на шкале.

На основе положения оптимума устанавливали экологические группы для каждой из двух шкал. К одной экологической группе отнесены виды, входящие в один диапазон экологической амплитуды вида (по показателям средневзвешен-

[5] Перевод проективного покрытия лишайников в баллы использован в таблице активности видов, а в тексте — при соответствующей характеристике лихеноценотипов. В то же время, в тексте используются и показатели проективного покрытия отдельных видов в процентах, что делает изложение более информативным. Балл 1 (<1%) присвоен всем видам, для оценки проективного покрытия которых в полевых условиях использовался символ "+".

[6] Близкая последовательность экспозиций склона, характеризующая градиент увлажнения, приводится в работе Р. Уиттекера (Whittaker, 1980): СВ-С-СЗ-В-З-ЮВ-Ю-ЮЗ (по увеличению сухости). Мы в своей работе использовали близкую последовательность для градиента теплообеспеченности, полагая, что в полярных пустынях на открытых склонах эти два градиента дублируют друг друга. В нашей шкале переставлены местами первые два члена этого ряда – СВ и С, поскольку северные (а не северо-восточные) склоны на крайнем севере архипелага Новая Земля – самые холодные, что определяется крайне интенсивными северными (холодными) ветрами как летом, так и зимой.

ной дисперсии и эвритопности, см. ниже). Для обозначения принадлежности видов к одной экологической группе использовали окончание “топы”[7], имея в виду их приуроченность к тому или иному местообитанию, например, мезо-ксеротопы, микрохионотопы. Для каждой экологической группы устанавливали среднее расстояние между оптимумами экологической амплитуды входящих в нее видов, которое рассчитывали только для групп с числом видов не менее 3. В дальнейшем проводили ординацию, в ходе которой устанавливали положение каждого лихеноценотипа в экологическом пространстве факторов, в наибольшей степени определяющих обилие лишайников: увлажнения, нивальности, гранулометрического состава, диаметра полигонов (как интегрального показателя интенсивности мерзлотных процессов).

Ряд зависимостей, приведенных в данной работе, установлен для выборок ограниченного объема – от 2 до 7 лихеноценотипов. Такой подход объясняется тем, что полный набор лихеноценотипов в большинстве случаев не дает достоверных зависимостей. При установлении зависимости между числом видов/проективным покрытием лишайников – с одной стороны, и экотопическими и биотическими параметрами – с другой, останавливались на выборке такого объема, для которой величина коэффициента детерминации (R^2) в регрессионном уравнении была бы относительно значимой.[8]

Для анализа взаимосвязи между числом видов или их проективным покрытием – с одной стороны, и параметрами среды и растительности – с другой, использовали регрессии разного вида (прямолинейную, экспоненциальную, степенную и полиномиальную). По результатам использования шкал для каждого вида была получена эмпирическая линия регрессии, которая была подвергнута выравниванию (метод скользящей средней по 3 точкам).

Для анализа экологических шкал использовали статистические параметры:

• средневзвешенная напряженность фактора (оптимум экологической амплитуды вида):

$$X_j = \sum_{i=1}^{n} m_i x_i / \sum_{i=1}^{n} m_i,$$

где m_i – проективное покрытие вида в каждом стандарте шкалы, x_i – порядковый номер стандарта шкалы, n – число стандартов шкалы;

• сила влияния фактора (теснота связи):

$$\eta_x^2 = \sigma_x^2 / \sigma_y^2,$$

где η_x^2 – сила влияния фактора, σ_x^2 – дисперсия, обусловленная влиянием данного фактора (рассчитывалась до процедуры выравнивания эмпирической линии регрессии и после нее), σ_y^2 – общая дисперсия исходного комплекса;

• достоверность силы влияния фактора:

$$F_{\text{выч.}} > F_{\text{таб.}},$$

где показатель $F_{\text{выч.}}$ рассчитывался до и после процедуры выравнивания. Те виды, которые после выравнивания показали недостоверную связь с фактором среды ($F_{\text{выч.}} < F_{\text{таб.}}$), исключались из дальнейшей обработки (в соответствующей таблице не приведены);

• средневзвешенная нормированная дисперсия, σ^2 (первый показатель экологической амплитуды вида):

$$\sigma^2 = \frac{\sum_{i=1}^{n} m_i (x_i - X_j)^2 / \sum_{i=1}^{n} m_i}{\sigma_{\max}^2},$$

где x_i – порядковый номер стандарта шкалы, X_j – средневзвешенная напряженность фактора, m_i – проективное покрытие вида в каждом стандарте шкалы, n – число стандартов шкалы;

• эвритопность вида, H_i (второй показатель экологической амплитуды вида):

$$H_i = \frac{-\sum_{i=1}^{n} \frac{m_i}{M} \log_2 \frac{m_i}{M}}{\log_2 n} \text{ (Vasilevich, 1972)},$$

где m_i – проективное покрытие вида в каждом стандарте шкалы, M – сумма проективных покрытий вида по всей шкале, n – число стандартов шкалы.

Для отнесения видов к той или иной категории широты экологической амплитуды диапазоны изменения показателей σ^2 и H_i (минимальное-максимальное значения) делили на 3 равных части. Соответственно, в экологических группах видов по факторам увлажнения и нивальности было установлено 3 диапазона широты экологической амплитуды: узкая, средняя, широкая.

Для всех величин среднего вычисляли стандартную ошибку. Все статистические величины получены на уровне значимости $\alpha = 0.05$. Построение диаграмм проведено с использованием стандартного пакета программ Excel.

Образцы лишайников хранятся в гербарии лишайников Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

[7] Подобные окончания слов для обозначения видов, принадлежащих определенной экологической группе, были предложены А.А. Ниценко в 1963 г. (Ipatov, Kirikova, 1997).

[8] Самое низкое значение коэффициента R^2 в полученных нами зависимостях – 0.3466, которое мы условно приняли за нижний порог относительно значимой величины.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Типы местообитаний и лихеноценотипы

На основании вышеизложенных параметров в исследованном районе выделено 9 типов местообитания и, соответственно им, 9 лихеноценотипов.

Тип местообитания 1 – *слабонаклонные участки приморской равнины и приледникового плато*. Грунты на этих участках – относительно сухие, снег обычно сходит в начале июля. Сортировка грунтов приводит к формированию как крупных (100–120 см в диам.), так и мелких полигонов (15–20 см в диам.). Проективное покрытие мохообразных не превышает 30% (табл. 1). В лихеноценотипе – 32 вида. Высокое постоянство (IV) имеют *Cetrariella delisei*[9] и *Thamnolia vermicularis* s. l., среднее (III) – *Ochrolechia frigida*. Среднее суммарное проективное покрытие лишайников – 4.5%. Высокие значения (балл 4) проективного покрытия на отдельных участках – у видов *Cetrariella delisei*, *Ochrolechia frigida*, *Stereocaulon rivulorum* (табл. 2, рис. 2).

Тип местообитания 2 – *плоские участки приморской равнины*, сложенные суглинками с примесью дресвы, щебня, а также – небольших глыб, выжатых на поверхность. Хорошо выражены тиксотропные свойства суглинистой массы. На некоторых участках вода застаивается после дождя. Результатом сортировки грунтов являются плоские полигоны или пятна с большим варьированием диаметра (табл. 1). Максимальное значение проективного покрытия мхов – 40%. В составе лихеноценотипа – 36 видов. Максимальную величину постоянства имеют 3 вида: *Ochrolechia frigida*, *Thamnolia vermicularis* s. l. (V), *Cetrariella delisei* (IV), среднюю (III) – *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*. Среднее суммарное проективное покрытие лишайников – 4.8%. Наибольшие значения (балл 3) проективного покрытия в этом лихеноценотипе – у 2 видов: *Stereocaulon rivulorum* и *S. saxatile* (табл. 2, рис. 3).

Тип местообитания 3 – *ложбины и секторы пластового стока* со слоем воды 2–3 см. В составе верхних горизонтов грунтов велика доля тяжелых суглинков. Между полосами стока есть участки относительно сухих суглинков со щебнем, образующих зачаточные формы мелких полигонов. Проективное покрытие мхов варьирует в широких пределах: от 15 до 85% (табл. 1). В составе лихеноценотипа – 5 видов, среди которых наибольшее постоянство (IV) имеет *Thamnolia vermicularis* s. l. В этой группе – самое низкое среднее суммарное проективное покрытие лишайников – 1.8%. Проективное покрытие в 3 балла характерно для *Parmelia skultii*, слоевища которой обычны на склонах лежащего на поверхности суглинка плитняка (табл. 2, рис. 4).

Тип местообитания 4 – *перегибы*, *тыловые швы террас*, для которых характерно интенсивное снегонакопление. Сортировка грунтов на этих участках выражена слабо, часто полигоны, поперечник которых достигает 110 см, образуют ступени на склоне (табл. 1). Проективное покрытие мхов варьирует в диапазоне 25–55%. В лихеноценотипе – 28 видов. Высокими величинами постоянства характеризуются *Flavocetraria nivalis*, *Ochrolechia frigida*, *Thamnolia vermicularis* s. l. (V), *Cetrariella delisei*, *Flavocetraria cucullata* (IV), средними – *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria islandica* (III). Среднее суммарное проективное покрытие лишайников – 9.4%. Наибольшие значения покрытия – у *Flavocetraria nivalis*, *Ochrolechia frigida* (5), *Cetrariella delisei*, *Flavocetraria cucullata* (4) (табл. 2, рис. 5).

Тип местообитания 5 – *нижние части и подножья склонов и высоких террас*, где обычны грунты с преобладанием мелкого плитняка и глыб (иногда – крупных). На этих участках скапливаются большие массы снега, стаивающие обычно в середине-конце июля. Снег при таянии активно фильтруется в плитняково-крупноглыбистую толщу, поэтому во вторую половину лета здесь относительно сухо. Преобладают зачаточные формы полигонов со значительным варьированием диаметра – от 15 до 120 см (табл. 1). Проективное покрытие мхов изменяется в широком диапазоне – от 4 до 85%. В лихеноценотипе – 32 вида лишайников. Высоким постоянством (V) отличаются 2 вида – *Cetrariella delisei* и *Ochrolechia frigida*, средним (III) – *Stereocaulon rivulorum*. Среднее суммарное проективное покрытие лишайников – 6.6%. Высокие значения покрытия отмечены у 4 видов: *Cetrariella delisei* (5), *Ochrolechia frigida* (4), *Melanelia hepatizon* (4), *Lecanora polytropa* (4) (табл. 2, рис. 6).

Тип местообитания 6 – *бугры приморской равнины, краевые части террас*. Эти бугры сложены щебнистым и мелкокаменистым материалом, поверхность которого покрыта маломощным слоем снега (сдувается ветрами в течение зимы), который быстро стаивает весной. Местообитания данного типа – сухие и малоснежные (табл. 1). Максимальное проективное покрытие мхов составляет 45%. В данном лихеноценотипе – 46 видов. Высокое постоянство имеют 3 вида лишайников: *Thamnolia vermicularis* s. l., *Ochrolechia frigida* (V), *Flavocetraria nivalis* (IV). Постоянство III – у 4 видов: *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*, *Melanelia hepatizon*, *Alectoria ochroleuca*. Среднее суммарное проективное покрытие лишайников – 16.5%. Высокие значения покрытия имеют *Melanelia hepatizon*, *Brodoa oroarctica*, *Rhizocarpon geographicum* (5), *Cetrariella delisei*, *Alectoria ochroleuca*,

[9] Латинские названия лишайников приведены по: Spisok..., 2010, мхов – Ignatov et al., 2006.

Allantoparmelia alpicola, *Arctocetraria nigricascens*, *Porpidia melinodes*, *Umbilicaria cylindrica* (4) (табл. 2, рис. 7).

Тип местообитания 7 – *каменистые гряды*. На таких грядах, как правило, преобладают средние и мелкие глыбы и плитняк, в расселинах между которыми обычно скапливается щебень. Снег здесь не задерживается, поэтому на этих участках всегда сухо. Сортировка каменистого материала выражена довольно плохо: только изредка можно встретить отдельные округлые полигоны на плоских вершинах гряд (табл. 1). Проективное покрытие мхов варьирует в диапазоне 3–25%. В лихеноценотипе этих местообитаний – 25 видов. Наибольшая величина постоянства – III – только у 3 видов: *Rhizocarpon geographicum*, *Pseudephebe pubescens*, *Umbilicaria hyperborea*. В этом лихеноценотипе – наибольшее среднее суммарное проективное покрытие лишайников – 49.0%. Высокие значения покрытия отмечены у 10 видов: *Brodoa oroarctica*, *Umbilicaria hyperborea*, *Sphaerophorus globosus*, *S. fragilis*, *Tremolecia atrata*, *Porpidia melinodes*, *Melanelia stygia* (5), *Ochrolechia frigida*, *Allantoparmelia alpicola*, *Pseudephebe pubescens* (4) (табл. 2, рис. 8).

Тип местообитания 8 – *склоны с активно движущимся материалом*. Бóльшая часть этих местообитаний – склоны, плащеобразно перекрытые сланцевой плиткой, которая иногда образует полосы, редко – небольшие бугры. Снег сходит относительно рано, поэтому во второй половине лета здесь сухо. Максимальное проективное покрытие мхов – 15%. В лихеноценотипе – 18 видов. Высокое постоянство только у одного вида лишайников – *Cetrariella delisei* (IV). Среднее суммарное проективное покрытие лишайников – 2.5%. Покрытие 4 балла имеет *Rusavskia elegans* (табл. 2, рис. 9).

Тип местообитания 9 – *краевые части цокольных террас* (*приморских и придолинных*). Эти террасы могут быть как горизонтальными, так и иметь уклон до 23°, обычно их поверхность покрыта плащом рыхлых (щебнисто-суглинистых) отложений. Снега на этих участках довольно много, при его сходе образуются небольшие пластовые потоки, следы которых хорошо прослеживаются в виде полос грунта между моховыми коврами. В лихеноценотипе – 30 видов. Проективное покрытие мхов варьирует в диапазоне 35–85%. Такие покровы характерны, как правило, для щебнисто-суглинистых участков, часто – при высокой роли зоогенного фактора (скопления птиц). Мхи способствуют растягиванию периода снеготаяния и высокому уровню многолетнемерзлых пород (табл. 1). Только в этом лихеноценотипе встречена *Peltigera canina* (постоянство – II). С высоким постоянством здесь отмечены *Thamnolia vermicularis* s. l. (V) и *Flavocetraria cucullata* (IV). Среднее суммарное проективное покрытие лишайников в этом типе – 7.6%. Покрытие 5 баллов имеет один вид – *Stereocaulon rivulorum* (5) (табл. 2, рис. 10).

Для лихеноценотипов характерен большой разброс величины видового богатства: от 5 (тип 3) до 46 (тип 6). Высокая величина этого показателя для последнего типа определяется щебнистым (крупный и мелкий щебень), относительно сухим субстратом – условиями, наиболее благоприятными для поселения и закрепления лишайников. Тип 3, наоборот, формируется на участках пластового стока, где небольшие латки лишайников могут существовать только на возвышающихся над поверхностью грунта, часто перекрытого слоем воды в 1–2 см, обломках коренной породы, небольших фрагментах относительно сухого суглинка или на моховых подушках внутри колец, образованных дернинами щучки *Deschampsia borealis*. Относительно большие величины видового богатства (32 и 36 видов в лихеноценотипах 1 и 2 соответственно) характеризуют зональные местообитания – слабонаклонные (1–2°) или горизонтальные участки приморской равнины с преобладанием щебнисто-суглинистых субстратов и отсутствием подтока воды с вышерасположенных гипсометрических уровней.

К видам, определяющим облик полярных пустынь крайнего севера архипелага Новая Земля, относятся всего несколько лишайников. Среди них – *Cetrariella delisei*, который при средних или высоких величинах постоянства в ряде лихеноценотипов образует хорошо заметные скопления подушек или ковры с волнообразной поверхностью на щебнисто-суглинистых участках приморской равнины и приледникового плато. Остальные виды, заметные в растительном покрове, приурочены к каменистым развалам или скоплениям щебня на сухих грядах или буграх, расположенных на разных высотных уровнях. Это – *Brodoa oroarctica*, *Melanelia stygia*, *Porpidia melinodes*, *Pseudephebe pubescens*, *Sphaerophorus fragilis*, *Tremolecia atrata*, образующие черные, ярко-оранжевые или бурые покровы на поверхности крупных глыб и плитняка, либо – на щебнистых участках в расселинах между плитняком. Часто, в краевых частях приморской равнины, на темно-зеленом фоне мхов выделяются серовато-белые скопления *Stereocaulon rivulorum*.

Высокие значения среднего суммарного проективного покрытия лишайников в лихеноценотипе 7 определяются массовым развитием накипных, кустистых и листоватых лишайников (*Brodoa oroarctica*, *Melanelia stygia*, *Porpidia melinodes*, *Pseudephebe pubescens*, *Umbilicaria hyperborea*) на сколах крупных глыб. Низкие значения покрытия в лихеноценотипе 3 вызваны интенсивным обводнением местообитания (лишайники селятся только на небольших участках относительно

сухого суглинка или на сколах плитняка, возвышающегося над водой), а в лихеноценотипе 8 – подвижностью субстрата на склонах, препятствующем формированию крупных лишайниковых латок и покровов. Среднее суммарное проективное покрытие ряда лихеноценотипов характеризуется высокой величиной ошибки среднего, часто достигающей 50% и более от абсолютной величины. Причина этого – большие колебания значений суммарного проективного покрытия, прослеживающиеся от одного конкретного участка к другому, что определяется геоморфологической молодостью территории (разные стадии выветривания коренных пород и формирования подвижных рыхлых отложений), относительно недавно освободившейся из-под ледникового покрова.

Активность видов лишайников

В общем списке лишайников учтено 84 вида.

К категории особо активных (класс **V**) относится 1 вид – голарктический арктовысокогорный вид с биполярным типом ареала – *Thamnolia vermicularis* s. l. (Golubkova, 1983) (табл. 2). Этот лишайник осваивает все местообитания крайней северной оконечности архипелага Новая Земля от приморских песчано-галечных кос до каменистых гряд и приледникового плато, находящихся на высоте выше 300 м. Данный вид нигде не имеет значений покрытия более 3%: в большинстве случаев он распространен в местообитании рассеянно, лишь в редких случаях образуя тонкие цепочки.

В категорию высокоактивных (класс **IV**) входит 9 видов (табл. 2). Эту группу можно подразделить на 3 подгруппы: а) виды с постоянством IV и V: *Cetrariella delisei*, *Ochrolechia frigida*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, 2) виды с постоянством I–III и покрытием 3–5 баллов: *Stereocaulon rivulorum*, *Cetraria islandica*, 3) виды с постоянством I–II и покрытием 1–3 балла: *Parmelia skultii*, *Allocetraria madreporiformis*, *Lecidea ramulosa*. Вид *Stereocaulon rivulorum* образует скопления на моховых коврах в краевых частях приморских равнин, по соседству с крутыми склонами – местами гнездования морских колониальных птиц (лихеноценотип 9), один раз встречено скопление слоевищ этого вида с проективным покрытием 15%. Лишайник *Allocetraria madreporiformis* образует локальные скопления с покрытием до 10% на участках залеживания снега у подножья террас и склонов (лихеноценотип 5), *Parmelia skultii* один раз встречена с покрытием 5% на скоплении щебня на сухом бугре приморской равнины (лихеноценотип 6).

К категории среднеактивных (класс **III**) отнесено 11 видов (табл. 2); в этой группе выделено 3 подгруппы; а) виды с постоянством I–III и покрытием 4 и 5 баллов: *Melanelia hepatizon*, *Alectoria ochroleuca*, б) виды с постоянством I–II и покрытием 4 и 5 баллов: *Brodoa oroarctica*, *Allantoparmelia alpicola*, *Rusavskia elegans*, в) виды с постоянством I и II и покрытием 1 и 2 балла: *Vulpicida tilesii*, *C. ericetorum*, *Cladonia gracilis*, *C. pyxidata*, *Cetraria aculeata*, *Stereocaulon alpinum*. Виды *Allantoparmelia alpicola* и *Brodoa oroarctica* иногда образуют плотно прижатые к поверхности крупных глыб и плитняка покровы с покрытием 10%, один раз отмечено покрытие 25% (лихеноценотип 7). Виды *Melanelia hepatizon* и *Rusavskia elegans* образуют небольшие покровы (покрытие – до 5%) на крупном щебне на сухих буграх приморской равнины или на отдельных крупных глыбах, выжатых из грунта в процессе вымораживания (лихеноценотип 6).

Категория малоактивных (класс **II**) включает 14 видов (табл. 2). В составе этой группы выделено 3 подгруппы: а) виды с постоянством I–III и покрытием 4 и 5 баллов: *Rhizocarpon geographicum*, *Umbilicaria hyperborea*, *Pseudephebe pubescens*, *Tremolecia atrata*, *Sphaerophorus globosus*, *Arctocetraria nigricascens*, б) виды с постоянством I и II и покрытием 3 балла: *Bryocaulon divergens*, *Umbilicaria proboscidea*, *Stereocaulon saxatile*, в) виды с постоянством I и покрытием 1 балл: *Megaspora verrucosa*, *Stereocaulon botryosum*, *Alectoria nigricans*, *Dactylina ramulosa*, *Peltigera malacea*. Виды *Sphaerophorus globosus*, *Tremolecia atrata* и *Umbilicaria hyperborea* образуют скопления слоевищ между плитняком (на щебне), на поверхности отдельных глыб, а также – покровы на крупных сколах глыб с суммарным покрытием 15–20% (один раз описана пробная площадь на плитняке с проективным покрытием *Tremolecia atrata* до 25%) в лихеноценотипе 7. Скопления слоевищ *Umbilicaria proboscidea* с покрытием до 5% постоянно встречаются на сухих щебнистых буграх (лихеноценотип 6), один раз в этом же лихеноценотипе встречена латка лишайника *Arctocetraria nigricascens* с покрытием 7%. Виды *Pseudephebe pubescens* и *Rhizocarpon geographicum* как в лихеноценотипе 6, так и в лихеноценотипе 7, имеют покрытие 5–6% (редко – до 10%). Первый из них образует миниатюрные латки, плотно прижатые к сланцевым плиткам, второй формирует покровы на сколах песчаниковых глыб. Скопление мелких слоевищ *Stereocaulon saxatile* с покрытием 4% встречено один раз на щебнисто-мелкоземистом влажном субстрате в лихеноценотипе 2.

Категория неактивных (класс **I**) – наиболее многочисленная и включает 49 видов (табл. 2). Эта группа лишайников встречается в 1, реже – в 2 типах местообитания. В то же время некоторые из этих видов могут образовывать заметное покрытие в отдельных местообитаниях, относящихся, как правило, к одному лихеноценотипу. Это дает основание подразделить данную группу на 2 подгруппы: а) виды с постоянством I и II и по-

крытием 3–5 баллов: *Porpidia melinodes*, *Sphaerophorus fragilis*, *Melanelia stygia*, *Umbilicaria cylindrica*, *Lecanora polytropa*, *Athallia holocarpa*, *Stereocaulon capitellatum*, *S. paschale*, б) виды с постоянством II и покрытием 2 балла: в эту подгруппу входят все остальные (всего – 41) виды. В ней выделяется *Peltigera canina*, встречающаяся на мхах краевых частей приморских террас (постоянство – II, покрытие – 2 балла). Лишайник *Porpidia melinodes* на сколах и гранях крупных глыб песчаника образует нарастания, проективное покрытие которых в пределах пробной площади может достигать 35% (лихеноценотип 7). На этих же горных породах с покрытием до 20% образуются покровы *Melanelia stygia*, один раз на щебне среди развалов плитняка встречено скопление слоевищ *Sphaerophorus fragilis* с покрытием 15%. Повышенное обилие *Lecanora polytropa* и *Stereocaulon capitellatum* (каждый – по 3–4%) отмечено на местах длительного залегания снега (лихеноценотипы 4 и 5).

Число видов

Изменение числа видов с высотой связано полиномиальной зависимостью для лихеноценотипов 1 и 6 (рис. 11, *a*). Этот показатель в местообитании лихеноценотипа 6 на высоте 20 м (бугры в краевой части приморской равнины) равен 16, а на высоте 300 м и более (бугры и выпуклые полигоны на приледниковом плато) не превышает 4. Число видов в лихеноценотипе 1 на высоте 30 м (приморская равнина) – 8–9, а на высоте 230–240 м (краевая часть приледникового плато) оно уменьшается до 1–2. Оба лихеноценотипа характеризуются относительно высоким видовым разнообразием, при этом лихеноценотип 1 формируется на зональных, а на больших высотах – орозональных[10], позициях. Для всех других лихеноценотипов (приуроченных к щебнисто-суглинистым и щебнистым грунтам, умеренно или слабо увлажненным) также прослеживается уменьшение числа видов с высотой, однако, эта зависимость – крайне слабая (величина R^2 менее 0.1). На приледниковом плато, начиная с высоты 220 м, нет ни одного вида лишайников, характерных только для этой высотной ступени: здесь происходит только выпадение из состава лихеноценотипов видов, являющихся обычными на нижерасположенных гипсометрических уровнях.

Выявлена полиномиальная зависимость числа видов от содержания на пробной площади скелетной фракции для лихеноценотипов 1 и 6, последовательность которых на диаграмме (слева направо: рис. 11 *b*) соответствует градиенту местообитаний по гранулометрическому составу: щебнисто-суглинистые (тип 1) – щебнистые (тип 6). Диапазон числа видов изменяется от 1–10 до 2–14 видов при переходе от лихеноценотипа 1 (содержание фракций >0.125 мм – 20–50%) к лихеноценотипу 6 (50–80%).

Проективное покрытие лишайников

Установлена зависимость, описываемая степенной функцией, между абсолютной высотой и суммарным проективным покрытием лихеноценотипов 5 и 6 (рис. 12 *a*). Относительно высокое покрытие (35–50%) характерно для лихеноценотипа 6 на высотах до 20 м, т.е. для тех частей приморской равнины, которые расположены ближе всего к берегу моря. На высотах ок. 70 м проективное покрытие в обеих группах резко уменьшается и составляет не более 12–15%. Обе эти группы формируются на каменисто-щебнистых субстратах, причем, лихеноценотип 5 – на участках глубокого снежного покрова. Суммарное проективное покрытие лихеноценотипов определяется видами, каждый из которых не имеет стабильно высокого проективного покрытия. Так, на высотах до 50 м только 2 раза описаны пробные площади с покрытием лишайников более 15%; максимальный вклад в эту величину вносят виды *Cetrariella delisei* (образует небольшие коврики или подушки), *Melanelia hepatizon*, *Ochrolechia frigida*. Начиная с высоты 100 м проективное покрытие каждого из видов в обеих группах не превышает 3–4%. Исключение составляет вид *Lecanora polytropa*, который на одной пробной площади на участках крупного щебня и мелкого плитняка (тип местообитания 5) отмечен с покрытием 10%.

В других лихеноценотипах, не отраженных на диаграмме (1 и 8), также есть тенденция уменьшения суммарного проективного покрытия с высотой, однако, зависимость здесь – крайне слабая ($R^2 < 0.1$), что связано с постоянно встречающимися видами с низкими величинами покрытия (2–5%) на высотах до 100 м. Такая же зависимость прослеживается при увеличении покрытия лишайников до 60% на высотах 250 м и выше в лихеноценотипе 7: в этом случае слабая связь между абсолютной высотой и проективным покрытием вызвана тем, что на низких высотах (50–70 м) встречаются участки каменистых развалов, где суммарное проективное покрытие лишайников достигает 50–60% (наибольший вклад в эту величину – по 30–35% – вносят виды *Porpidia melinodes* и *Tremolecia atrata*).

Полиномиальная связь между экспозицией склона и суммарным проективным покрытием (рис. 12 *b*) отмечена для небольшой выборки лихеноценотипов по градиенту теплообеспеченности (через экспозицию склона): С–СВ–СЗ–В–З–ЮВ–Ю–ЮЗ. Высокие значения проективного покрытия лишайников характерны для скло-

[10]Орозональные позиции – местообитания, все параметры которых соответствуют зональным местообитаниям, но находящиеся на других высотных уровнях, нежели собственно зональные.

нов южных румбов: до 17–20% – в лихеноценотипе 7 (*Melanelia hepatizon*, *Pseudephebe pubescens*, *Tremolecia atrata*: склон юго-восточной экспозиции, балл 6), 17% – в лихеноценотипе 5 (*Ochrolechia frigida*: склон юго-западной экспозиций, балл 8). В то же время, самые высокие значения проективного покрытия (до 55%) отмечены в лихеноценотипах местообитаний, не имеющих четко выраженной ориентации по странам света. Это можно наблюдать на каменистых грядах (тип местообитаний и лихеноценотип 7), где плоскости крупных глыб и плитняка ориентированы одновременно по нескольким частям света. Намечается и некоторая закономерность изменения преимущественной экспозиции склона по высотам: на отметках до 50 м лишайники распределены более или менее равномерно по всем экспозициям, в интервале высот от 50 до 100 м основная масса их встречена на склонах южных румбов, а на высотах от 150 до 250 м с наибольшим проективным покрытием они отмечены на склонах северо-западной и западной экспозиции (иногда – северной).

Экспоненциальная связь выявлена между проективным покрытием лишайников и содержанием на пробной площади скелетной фракции для семи лихеноценотипов (1–7) (рис. 12 *c*). В местообитании лихеноценотипа 3 – наименьшее содержание щебнисто-каменистой фракции (20–30%) и, соответственно, наименьшая величина проективного покрытия лишайников (не более 5% на обломках коренной породы, возвышающихся над поверхностью мокрого илисто-глинистого грунта). В зональных местообитаниях (1, 2) содержание скелетной фракции составляет 30–50%, проективное покрытие лишайников в соответствующих лихеноценотипах не превышает 12%. В местообитаниях 4 и 5, на участках длительного залегания снега, содержание скелетной фракции варьирует в диапазоне 40–65%, а покрытие лишайников – от 5 до 30% (в одном случае оно достигает 40%). Верхняя правая часть диаграммы – область высоких величин содержания этой фракции (60–90%) – характеризуется возрастанием проективного покрытия лишайников до 65% (лихеноценотипы 6 и 7). Эти лихеноценотипы формируются в местообитаниях с высоким содержанием плитняка, крупных глыб и, в то же время, – среднего и мелкого щебня, где высокое проективное покрытие имеет *Sphaerophorus fragilis*.

Прослеживается линейная зависимость между диаметром полигонов и проективным покрытием лишайников для нескольких лихеноценотипов: 2, 4, 6–8 (рис. 12 *d*). Небольшим полигонам с диаметром до 50 см соответствует проективное покрытие лишайников до 15% (лихеноценотипы 2 и 8). В местообитаниях этих лихеноценотипов происходит активная сортировка грунтов: выжимание на поверхность суглинков щебнистой фракции и ее миграция в периферическую часть полигонов. Увеличение диаметра полигонов до 150 см сопровождается увеличением проективного покрытия лишайников до 35%, что наблюдается, преимущественно, в трещинах-депрессиях. Интенсивность перемещения щебнистого материала здесь уменьшается, хорошо выражен бортик полигона, к которому приурочена основная масса слоевищ. Крупные полигоны с диаметром более 200 см формируются на каменистых грядах или на сухих щебнистых участках (тип местообитаний 7): проективное покрытие лишайников здесь возрастает до 65%.

Полиномиальная связь установлена между проективным покрытием мохообразных[11] и лишайниками в двух типах местообитаний, соответствующих лихеноценотипам 4 и 5 (рис. 12 *e*). На этих местообитаниях, формирующихся на участках долгого залеживания снега, проективное покрытие мохообразных варьирует в широких пределах – от 25 до 85%. В типе местообитания 4, где преобладают мезо- и макрохионотопы, увеличение проективного покрытия мхов (*Ditrichum flexicaule*, *Stereodon bambergeri*, *S. revolutus*, *Campylium stellatum*, *Hymenoloma crispulum*) от 25 до 55% сопровождается уменьшением проективного покрытия лишайников (*Cetrariella delisei*, *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Ochrolechia frigida*, *Sphaerophorus globosus*, *Thamnolia vermicularis* s. l.) с 25 до 7%. В типе местообитания 5, где преобладает нивальная обстановка, при высоких (до 85%) значениях проективного покрытия мхов (*Hymenoloma crispulum*, *Niphotrichum ericoides*, *Sanionia uncinata*, *Polytrichastrum alpinum*) покрытие лишайников (*Cetrariella delisei*, *Cetraria islandica*, *Lecanora polytropa*, *Stereocaulon rivulorum*) не превышает 10%. Вид *Cetrariella delisei*, наиболее характерный для нивальных местообитаний, в этих двух лихеноценотипах образует довольно крупные ковры в ветровой тени плитняка и крупных глыб.

Такая же, полиномиальная, связь характеризует соотношение суммарного покрытия сосудистых растений, мхов и лишайников с подушечной формой роста и лишайников, не имеющих таковой (лихеноценотипы 4–6: рис. 12 *f*). Общее, что сближает местообитания, на которых формируются эти лихеноценотипы – каменисто-щебнистые грунты, хотя они в то же время существенно отличаются по режиму снегонакопления: местообитания типов 4 и 5 – нивальные (мезо- и макрохионные), местообитания типа 6 – преимущественно, микрохионные. Увеличение проектив-

[11] Мохообразные включают мхи и печеночники. В соответствующих разделах текста приводятся только названия мхов, поскольку эта группа является абсолютно доминирующей в составе мохообразных.

ного покрытия подушковидных растений и лишайников (*Cerastium regelii*, *Saxifraga cespitosa*, *Hymenoloma crispulum*, *Niphotrichum ericoides*, *Ditrichum flexicaule*, *Racomitrium lanuginosum*, *Andreaea rupestris*, *Cetrariella delisei*) до величины 25–30% сопровождается уменьшением проективного покрытия лишайников с 15–20% до 5–7%, а дальнейшее увеличение покрытия подушечных форм до 50–60% происходит на фоне увеличения покрытия лишайников до 30–35%. Максимальные значения проективного покрытия подушковидных форм (50% и более) и, в то же время, наибольшие значения покрытия лишайников (25% и более) отмечены для типов местообитаний 4 и 5 с интенсивным снегонакоплением.

Экологические группы видов

Шкала увлажнения[12] представлена 19 стандартами, диапазон оптимумов экологических амплитуд составляет 16.1 балла (*Rusavskia elegans* – 1.8, *Peltigera canina* – 17.9), величина силы связи с фактором среды изменяется от 0.04 до 0.95, широта экологической амплитуды по показателю σ^2 находится в диапазоне 0.01–1.00, по показателю H_i – в диапазоне 0.27–0.99 (табл. 3). Разные показатели широты экологической амплитуды связаны логарифмической зависимостью (рис. 13 *a, b*). При изменении этих показателей в диапазоне от 0 до 1.0 показатель эвритопности вида в подавляющем большинстве случаев имеет бóльшие величины, чем средневзвешенной дисперсии (табл. 3). При разделении данных диапазонов были получены следующие градации широты экологической амплитуды видов: а) по показателю средневзвешенной дисперсии: 0.01–0.33 – узкая, 0.34–0.66 – средняя, 0.67–1.00 – широкая; по показателю эвритопности: 0.27–0.51 – узкая, 0.52–0.75 – средняя, 0.76–0.99 – широкая.

Анализ экоклинов, представленных на рис. 14 *a–d*, показывает, что подавляющее большинство видов на градиенте увлажнения имеет одновершинное распределение. Исключение составляет вид *Stereocaulon rivulorum*, у которого 2 пика: в средней части градиента (X_j = 9.0), соответствующей мезоморфным условиям с переменным режимом увлажнения, и в правой части (X_j = 18.0), с мезоморфными условиями и постоянным режимом увлажнения (рис. 14 *d*). Положение оптимума вида на шкале позволило установить 5 экологических групп видов по фактору почвенного увлажнения:

1. Ксеротопы с узкой и средней экологической амплитудой (X_j = 1.8–3.2, η_x^2 = 0.72–0.92, σ^2 = = 0.01–0.08, H_i = 0.27–0.59): *Rusavskia elegans*[13], *Sphaerophorus fragilis*, *S. globosus*, *Porpidia melinodes*, *Umbilicaria proboscidea*, *Melanelia stygia*, *Allantoparmelia alpicola*, *Rhizocarpon geographicum*, *Umbilicaria hyperborea*, *Tremolecia atrata*, *Umbilicaria cylindrica* (рис. 14 *a*).[14]

2. Мезо-ксеротопы с экологической амплитудой от узкой до широкой (X_j = 3.6–5.1, η_x^2 = 0.56–0.95, σ^2 = 0.01–0.33, H_i = 0.34–0.82): *Brodoa oroarctica*, *Pseudephebe pubescens*, *Lepraria gelida*, *Umbilicaria torrefacta*, *Melanelia hepatizon*, *Alectoria ochroleuca*, *Arctocetraria nigricascens* (рис. 14 *b*).

3. Ксеро-мезотопы со средней и широкой экологической амплитудой (X_j = 5.7–8.9, η_x^2 = 0.43–0.94, σ^2 = 0.47–1.00, H_i = 0.89–0.99): *Bryocaulon divergens*, *Allocetraria madreporiformis*, *Parmelia skultii*, *Flavocetraria nivalis*, *Ochrolechia frigida*, *Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*, *Thamnolia vermicularis* s. l. (рис. 14 *c*).

4. Мезотопы условий переменного увлажнения с экологической амплитудой от узкой до широкой (X_j = 9.3–13.2, η_x^2 = 0.56–0.80, σ^2 = 0.04–0.66, H_i = 0.51–0.96): *Lecanora polytropa*, *Stereocaulon rivulorum*, *Flavocetraria cucullata*, *Cladonia gracilis*, *C. pyxidata*. Видом с узкой амплитудой в этой группе является только *Lecanora polytropa* (σ^2 = = 0.04) (рис. 14 *d*).

5. Мезотопы условий постоянного увлажнения, к которым отнесен один вид с узкой экологической амплитудой по двум показателям – *Peltigera canina* (X_j = 17.9, η_x^2 = 0.72, σ^2 = 0.02, H_i = = 0.36) (рис. 14 *d*).

На шкале нивальности 3 вида характеризуются бимодальным распределением: *Melanelia hepatizon*, *Ochrolechia frigida*, *Thamnolia vermicularis* s. l. Пики распределений этих видов есть в левой части шкалы (X_j = 2, 3), соответствующей микрохионным, а в правой (X_j = 16, 17) – мезо- и макрохионным местообитаниям.

В шкале нивальности – 19 стандартов, диапазон оптимумов – 16.2 (*Porpidia melinodes* – 1.7, *Peltigera rufescens* – 17.9). Показатель η_x^2 меняется в диапазоне от 0.13 до 0.94, широта экологической амплитуды по показателю σ^2 находится в диапа-

[12]Увлажнение является комплексным фактором, который включает как собственно уровень увлажнения (уровень водного довольствия растительности), так и его переменность. Последняя, по мнению Л.Г. Раменского, “является необходимым развитием и коррективом понятия увлажнения” (Ramenskiy, 1971: 171).

[13]Перечисление видов экологических групп здесь и далее дано по возрастанию величины X_j.

[14]Три вида, имеющие оптимум в этой части шкалы – *Rusavskia elegans*, *Sphaerophorus globosus*, *Umbilicaria cylindrica* – имеют распределения, оптимум которых не превышает величины покрытия в 2%, они не включены в рисунок, чтобы не перегружать изображение в нижней части диаграммы.

зоне 0.01–1.00, по показателю H_i – в диапазоне 0.36–0.99 (табл. 3). Для этой шкалы получены следующие градации широты экологической амплитуды видов: а) по показателю средневзвешенной дисперсии: 0.01–0.33 – узкая, 0.34–0.66 – средняя, 0.67–1.00 – широкая; по показателю эвритопности: 0.36–0.57 – узкая, 0.58–0.78 – средняя, 0.79–0.99 – широкая.

По фактору нивальности установлены 4 экологические группы:

1. Ахионотопы с узкой и средней экологической амплитудой (X_j = 1.7–3.4, η_x^2 = 0.60–0.94, σ^2 = 0.01–0.06, H_i = 0.41–0.61): *Porpidia melinodes*, *Tremolecia atrata*, *Umbilicaria hyperborea*, *Sphaerophorus globosus*, *Melanelia stygia*, *Sphaerophorus fragilis*, *Arctocetraria nigricascens*, *Allantoparmelia alpicola*, *Pseudephebe pubescens*, *Umbilicaria cylindrica*, *U. proboscidea*, *Rusavskia elegans*, *Lepraria gelida* (рис. 15 *a*).

2. Микрохионотопы с узкой и средней экологической амплитудой (X_j = 3.6–4.5, η_x^2 = 0.67–0.90, σ^2 = 0.08–0.24, H_i = 0.66–0.75): *Alectoria ochroleuca*, *Rhizocarpon geographicum*, *Brodoa oroarctica*, *Umbilicaria torrefacta*, *Bryocaulon divergens*, *Parmelia skultii* (рис. 15 *b*).

3. Мезохионотопы с экологической амплитудой от узкой до широкой (X_j = 6.1–13.4, η_x^2 = 0.33–0.87, σ^2 = 0.24–1.00, H_i = 0.81–1.00): *Flavocetraria nivalis*, *Melanelia hepatizon*, *Allocetraria madreporiformis*, *Ochrolechia frigida*, *Thamnolia vermicularis* s. l., *Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*, *Stereocaulon rivulorum*, *Flavocetraria cucullata*, *Cladonia pyxidata*, *C. gracilis* (рис. 15 *c*, *d*). Вид с узкой экологической амплитудой (σ^2 = 0.24) в этой группе – *Allocetraria madreporiformis*.[15]

4. Макрохионотопы с узкой экологической амплитудой (X_j = 16.0–17.9, η_x^2 = 0.59–0.85, σ^2 = = 0.02, H_i = 0.38–0.43): *Lecanora polytropa*, *Peltigera canina* (рис. 15 *d*).[16]

Минимальное расстояние между оптимумами экологической амплитуды на градиенте увлажнения – в группе ксеротопов (0.5 ± 0.1), максимальное – мезотопов (2.0 ± 1.3) (рис. 16 *a*). Наименьшие расстояния между видами в группе ксеротопов характеризуют наибольшую скорость изменения растительности (Vasilevich, 1969). На градиенте нивальности минимальное расстояние между видами и, соответственно, наибольшая скорость изменения растительности установлены для группы микрохионотопов (0.4 ± 0.1), максимальное расстояние и наименьшая скорость изменения растительности – для группы мезохионотопов (1.5 ± 0.4) (рис. 16 *b*).

Лихеноценотипы в экологическом пространстве факторов среды

В экологическом пространстве параметров увлажнения и снежного покрова 9 лихеноценотипов распределены относительно равномерно вдоль оси, соединяющей сухую и малоснежную часть пространства – с одной стороны, и мезоморфную и макрохионную – с другой (рис. 17 *a*). Позицию, соответствующую крайне сухим и малоснежным местообитаниям, занимает лихеноценотип 7, близко к нему расположен лихеноценотип 6. Центральную позицию в пространстве этих факторов, со средними величинами параметров увлажнения и заснеженности, занимает лихеноценотип 1, формирующийся на зональных позициях ландшафта. Еще один лихеноценотип зональных местообитаний – 2 – находится на диаграмме значительно правее лихеноценотипа 1, что связано с более влажным верхним почвенным горизонтом. Три лихеноценотипа – 4, 5, 9 – обычны для условий интенсивного снегонакопления, но их различия во многом определяются фактором увлажнения. Крайне правую позицию занимает лихеноценотип 9, приуроченный к местообитаниям с длительным периодом схода снега. Помимо *Peltigera canina* в этом же местообитании встречаются еще 2 вида этого рода: *P. aphthosa* и *P. malacea*. Эти виды предпочитают хорошую заснеженность и равномерное увлажнение в течение всего лета, чему способствует довольно развитый моховый покров (до 9 см в высоту) и близкий к поверхности грунтов верхний уровень многолетнемерзлых пород[17]. В то же время, здесь нет участков с открытой водой, пластовыми водотоками и пр. Для местообитаний этого лихеноценотипа характерны мезоморфные условия, сохраняющиеся в течение всего лета, в отличие от экологической группы 4, где к концу лета наблюдается некоторое иссушение верхних почвенных горизонтов.

[15]Категории “мезохионотопов”, “макрохионотопов” и др. имеют в данной работе относительное значение, поскольку характеризуют только условия снегонакопления в данном районе и не соотносятся с подобными категориями, установленными для других районов Арктики. В полярных пустынях эффект макрохионности может достигаться не только (и не столько) за счет большой мощности снега, сколько благодаря длительному периоду его таяния при относительно небольшой мощности. Фактор нивальности является комплексным, складывающимся из двух более простых: мощности снега и времени его схода.

[16]Виды *Sphaerophorus globosus*, *Arctocetraria nigricascens*, *Umbilicaria cylindrica*, *Rusavskia elegans*, *Lepraria gelida* не включены в рисунок.

[17]Разрастание мхов в краевых частях приморских и придолинных террас связано с интенсивным азотным прессом, который испытывают эти местообитания под влиянием массового скопления морских птиц в предотлетный период.

В пространстве эдафических факторов – содержания скелетной фракции в грунтах и диаметра полигонов – выделено 2 группы: а) лихеноценотипы (основная их часть в нижнем левом углу диаграммы) мелких глинистых и щебнисто-суглинистых полигонов, и б) лихеноценотип 7, занимающий противоположный полюс оси и приуроченный к участкам с глыбисто-плитняковым материалом в обрамлении крупных полигонов (рис. 17 *b*). Крайнее левое положение на схеме занимает лихеноценотип 3, обычный на илисто-глинистых наносах ложбин стока приморской равнины. Крайнее правое положение в этой группе – у лихеноценотипа 6, лишайники которого осваивают грунты, где наряду со щебнем много мелких глыб и плитняка. Большой разброс значений диаметра полигонов в местообитаниях лихеноценотипов 4 и 7, а отчасти – и 8, связан с высокой подвижностью субстрата в этих местообитаниях и неустойчивостью формы и размеров полигонов. Значительная изменчивость содержания скелетной фракции в местообитаниях лихеноценотипа 6 определяется варьированием размеров фракции щебня (от мелкого до крупного), а лихеноценотипа 9 – разным соотношением фракций гальки, гравия и крупного песка на приморских косах.

ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка степени активности видов лишайников, проведенная ранее (Kholod, Zhurbenko, 2005) для подзоны арктических тундр о-ва Врангеля, позволила провести сравнение числа видов, относимых к одной категории активности на о-ве Северном архипелага Новая Земля и на о-ве Врангеля. Если на последнем из них видов, отнесенных к категории особо активных – 5, то на севере Новой Земли – всего один, число высокоактивных – примерно одинаково (на о-ве Врангеля – 10, на Новой Земле – 9). Причина уменьшения числа особо активных видов в полярных пустынях – крайне низкие температуры вегетационного периода и маломощный, постоянно сдуваемый сильными ветрами снежный покров, не защищающий слоевища лишайников от коррадирующего действия метелей. Известно (Chernov, Matveyeva, 1979), что в подзоне арктических тундр происходит ослабление биотопических привязанностей видов, в результате чего они получают возможность освоения гораздо большего числа местообитаний, чем в более южных подзонах тундровой зоны. Однако в зоне полярных пустынь эта закономерность нарушается вследствие отмеченных выше климатических причин: вид, эвритопный в тундрах, в полярных пустынях может существовать только в ограниченном числе местообитаний. В то же время, в этой зоне действует ряд факторов, которые по сравнению с условиями арктических тундр способствуют росту лишайников (Dombrovskaya, 1963): отсутствие крупных моховых покровов и затенения кустарниками (в первую очередь, ортотропными видами ив *Salix glauca* и *S. lanata* subsp. *richardsonii*), которые в центральной части о-ва Врангеля образуют небольшие заросли с проективным покрытием до 65%[18] (Kholod, 2007). Кроме того, на крайнем севере Новой Земли наблюдается обилие каменистых и щебнистых грунтов с высокими фильтрационными способностями, что усиливает сухость субстрата и способствует поселению ряда видов лишайников.

Из 84 видов, представленных в табл. 2, только для 32 установлена достоверная связь с факторами увлажнения и нивальности, причиной чего является слабое проявление в зоне полярных пустынь ведущих (Mirkin, Naumova, 2012) факторов среды, т.е. тех, которые по интенсивности воздействия на растительность явно преобладают над всеми остальными. В результате возникает ситуация, когда действие одного фактора по своей величине оказывается примерно равным действию нескольких других. На экоклинах это проявляется в ярко выраженной бимодальности распределения; в частности, на приведенных выше диаграммах таковых три вида – *Stereocaulon rivulorum* (шкала увлажнения), *Ochrolechia frigida*, *Melanelia hepatizon* (шкала нивальности).

Уменьшение видового разнообразия лишайников на градиенте высотной поясности (с зональным типом местообитаний – 1 – в основании “колонки” такой поясности, а выше – с орозональными местообитаниями) соответствует уменьшению видового разнообразия растительности зональных позиций на широтном градиенте, в частности, от южных тундр к полярным пустыням (Chernov, Matveyeva, 1979). Такое изменение в зональных местообитаниях происходит значительно быстрее, чем в интразональных, например, влажных участках, местах залеживания снега, каменистых развалах (Chernov, 2008). На крайнем севере архипелага Новая Земля достоверной зависимости уменьшения числа видов лишайников с высотой для интразональных местообитаний не установлено: по всей видимости, на высотном градиенте, в первую очередь, можно ожидать изменения состава видов. Так, изменение абсолютной высоты от 1500 м до 2200 м (т.е. в диапазоне 700 м) является основным фактором изменения видового состава и проективного по-

[18]Исключение могут представлять некоторые виды рода *Peltigera*, которые в арктических тундрах о-ва Врангеля постоянно встречаются в зарослях кустарников *Salix lanata* subsp. *richardsonii*. По-видимому, появление видов этого рода лишайников определяется тяготением их к макрохионным участкам: скоплением снега под пологом зарослей кустарников (на о-ве Врангеля) и относительно длительным периодом схода снега на моховых покровах Новой Земли.

крытия лишайников для горной территории национального парка Jasper (Канада) (John, Dale, 1990). Выше было отмечено уменьшение средней температуры воздуха самого теплого месяца – августа – от 2.3° на приморской равнине до примерно 0.5° на приледниковом плато. Некоторое уменьшение температуры с высотой происходит одновременно с удалением от берега моря, оказывающего отепляющее воздействие на краевую часть приморской равнины, и приближением к краю ледникового купола, оказывающего, наоборот, охлаждающее влияние на прилегающие местообитания. Это, безусловно, способствует усилению температурного эффекта абсолютной высоты, но проявляется он только в лихеноценотипах зональных (орозональных) и близких к ним местообитаний. Что касается интразональных, то здесь влияние факторов увлажнения и нивальности оказывается настолько сильным, что в высотном диапазоне от 0 до 250 м они "задерживают" изменение показателей видового богатства и проективного покрытия лишайников, которое можно было бы ожидать, исходя из уменьшения с высотой летней температуры воздуха.

Экспозиция склона является косвенным показателем теплообеспеченности местообитания (Whittaker, 1980). На крайнем севере Новой Земли исключительно мало местообитаний, ориентированных по южным румбам (юг, юго-запад, юго-восток). Наибольшая частота местообитаний, обращенных на юг, отмечена только для двух лихеноценотипов участков длительного залегания снега (4 и 5). Но здесь тепло, получаемое от дневного солнца, затрачивается, в основном, на таяние снега, которое продолжается до начала августа. В ночное летнее время солнце освещает и склоны северных румбов, в результате чего эти склоны получают солнечного тепла ненамного меньше, чем склоны южных. Ограниченность выборки (n = 38) и величина коэффициента R^2 (0.3821) позволяют сделать вывод, что экспозиция склона – далеко не самый существенный фактор, определяющий проективное покрытие лишайников в исследованном районе. В то же время на высотах от 50 до 100 м наибольшее число лишайников отмечено на склонах южной экспозиции (которых на этих высотах крайне мало), но это объясняется уменьшением теплообеспеченности местообитаний, зависящей как от абсолютной высоты, так и от расстояния до берега моря, оказывающего значительный отепляющий эффект. На высотах от 150 до 250 м часть этих видов встречается на склонах северо-западной и западной экспозиций, чему способствуют преобладающие ветры, в основном, северо-западного направления, которые зимой приводят к обесснеживанию склонов и выступающих частей крупных глыб и плитняка. Именно на таких, открытых ветрам, плоскостях крупных камней образуются небольшие покровы *Porpidia melinodes*, *Rusavskia elegans*, *Melanelia stygia*, *Pseudephebe pubescens*, суммарное проективное покрытие которых достигает 15%.

Увеличению проективного покрытия лишайников на крупноглыбистых и плитняковых грунтах в полярных пустынях (так же, как, впрочем, и в тундровой зоне) способствует то, что этот материал на склонах имеет меньшую скорость перемещения, чем щебнисто-суглинистая фракция (Washburn, 1988), вследствие чего лишайники меньше подвергаются механическому воздействию сползающего по склону щебня. Об относительной стабильности крупноглыбистого субстрата и благоприятности его для заселения лишайниками упоминает A. Elvebakk (Elvebakk, 1984). Крупные обломки породы часто встречаются и посреди приморской равнины, сложенной суглинками и мелким щебнем: в результате процесса вымораживания над поверхностью грунта оказываются грани и сколы обломков высотой до 35–40 см. На поверхности таких обломков формируются покровы лишайников (*Rusavskia elegans*, *Porpidia melinodes*), совершенно не свойственные грунтам окружающей равнины. Образование покровов последнего из этих видов на отдельно лежащих камнях отмечено для Шпицбергена (Elvebakk, Hertel, 1996) и Восточной Фенноскандии (Gowan, Ahti, 1993). Относительно высокие значения проективного покрытия ряда видов каменисто-щебнистых субстратов (*Brodoa oroarctica*, *Allantoparmelia alpicola*, *Umbilicaria hyperborea*, *Tremolecia atrata* и др.) связаны с тем, что на первых стадиях разрушения каменистых гряд сосуществуют крупные глыбы, плитняк с гранями до 1.0 м в поперечнике и щебнистый материал, скапливающийся в результате процесса выветривания в расселинах между такими глыбами. Дальнейший процесс выветривания приводит к активному образованию суглинков, на поверхности которых проективное покрытие лишайников существенно меньше.

Взаимозависимость проективного покрытия лишайников и диаметра полигонов также определяется разной интенсивностью перемещения суглинисто-щебнистого материала на полигонах разной величины. Бóльшая часть полигонов обследованных районов имеет диаметр 30–80 см, значительно реже встречаются полигоны с диаметром до 200 см. Постоянно происходящие на их поверхности процессы сортировки каменистого материала приводят к частой смене положения трещин и депрессий между соседними полигонами. Суглинки, которыми сложена центральная часть полигонов, в большей степени подвержены сезонным перемещениям (инволюции, боковой напор: Washburn, 1988), чем каменисто-щебнистые грунты в обрамлении полигонов. Это спо-

собствует тому, что лишайники на поверхности полигона не образуют сколько-нибудь крупных латок, подушек или ковров; чаще всего это – отдельные небольшие слоевища кустистых или трубчатых лишайников (*Thamnolia vermicularis* s. l., *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Vulpicida tilesii*) вдоль тонких цепочек щебня, разделяющих крупные полигоны 1-го порядка на более мелкие. Относительно крупные и устойчивые по составу покровы лишайников накипной (*Porpidia melinodes*, *Athallia holocarpa*), кустистой (*Sphaerophorus fragilis*, *Pseudephebe pubescens*) и листоватой (виды рода *Umbilicaria*) жизненных форм обычны в трещинах или зонах стыка между соседними полигонами. В таких трещинах, разделяющих полигоны диаметром около 200 см, встречается как плитняк высотой 35–40 см, так крупный и мелкий щебень, на поверхности которого обычны подушки лишайников (например, *Cetrariella delisei*) высотой до 10 см.

Существенное влияние на состав и проективное покрытие лишайников в высокой Арктике оказывают другие группы растений, в первую очередь, мхи. Влияние это может проявляться в форме конкурентного исключения, либо – благоприятствования (Fajardo et al., 2008). Если отрицательная корреляция между проективным покрытием мхов и лишайников установлена только для ограниченной выборки (лихеноценотипы 4 и 5), то в остальных лихеноценотипах севера Новой Земли изменение обилия мхов никак не коррелирует с изменением такового у лишайников. Связано это с низким проективным покрытием мхов (в зональных типах сообществ – 12–15% или меньше): отдельные дерновинки мхов не соприкасаются с латками лишайников, что не вызывает эффекта конкурентного исключения какой-либо из этих групп. Более того, часто наблюдаются случаи, когда узкая полоска лишайников шириной 5–7 см приурочена к периферической части моховой дерновины или крупного ковра: последние являются, своего рода, ветровым экраном, предохраняющим лишайники от снеговой корразии.

До сих пор нет ясности в вопросе о причинах массового распространения подушечных форм роста в полярных пустынях (Matveyeva, 2006; Plant..., 2015). Однако, на основании проведенного выше анализа можно предположить, что преобладание этих форм, особенно в лихеноценотипах 5 и 6, связано с относительно высокой сухостью субстрата. Для лихеноценотипа 6 причина этого – господство щебнистых и мелкокаменистых грунтов с их высокой фильтрационной способностью. В типе местообитаний 5, с длительным залеганием снега, также проявляется это свойство грунтов – в силу того, что талые воды снежника довольно быстро и глубоко фильтруются в грунты, а поверхность последних после схода снега оказывается довольно сухой[19]. Это предопределяет, с одной стороны, произрастание здесь подушечных форм с покрытием до 50% (как форм роста, в наибольшей степени приспособленных к перенесению повышенной сухости), а с другой – высокую величину проективного покрытия лишайников (в первую очередь, *Cetrariella delisei* – 25–30%). В типе местообитания 4, где грунты увлажнены немного больше, чем в типе 5, проективное покрытие подушковидных форм уменьшается до 40%, а средние максимальные значения проективного покрытия лишайников не превышают 12% (только в одном случае они достигают 25%). Однако, и здесь сказывается влияние на поверхность почвы довольно большой толщи снега, которая определяет эффект иссушения грунтов.

Самыми многовидовыми являются экологические группы, приуроченные к левой части шкалы увлажнения и нивальности: 11 и 13 таксонов соответственно. В противоположность этому, самые маловидовые группы расположены в крайней правой ее части, и соответствуют группам мезотопов условий постоянного увлажнения и макрохионотопов (1 и 2 таксона). Такая своеобразная асимметрия в распределении видов на шкалах определяется тяготением лишайников, с одной стороны, к щебнисто-суглинистым полигонам, относительно сухим и малоснежным (рис. 17 *a*), а с другой – к каменистым местообитаниям (рис. 17 *b*), которые также являются достаточно сухими и малоснежными. Известно, что глубина снежного покрова определяет термический режим поверхностных слоев грунта в течение зимы и почвенное увлажнение весной и в начале лета (Goward, Ahti, 1992). Однако, в зоне полярных пустынь важнейшей характеристикой снежного покрова, оказывающего влияние на рост растений и лишайников, является не столько мощность (глубина) снега, сколько продолжительность его залегания. При крайне низких температурах лета снег относительно небольшой мощности (35–40 см) может стаивать довольно долго (см. выше), что существенно уменьшает и без того короткий вегетационный период. Согласно Benedict (1990), наиболее критичными для лишайников являются весна и раннее лето, когда в результате длительного схода снега талломы лишайников довольно долгое время находятся под слоем воды, что вызывает их гибель.

Существенное значение для формирования того или иного лихеноценотипа имеет интенсив-

[19]Причина интенсивной фильтрации воды – в том, что большая мощность снега предохраняет верхние горизонты грунтов от интенсивного промерзания. Как следствие этого, под большим слоем снега щебнисто-суглинистая толща остается непромерзшей: талые воды просачиваются довольно глубоко и потому не вызывают эффекта интенсивного увлажнения поверхности грунтов.

ность таяния снега, которая, в свою очередь, зависит от подстилающих пород и грунтов, определяющих условия увлажнения. На каменистых субстратах протайка снега происходит значительно быстрее, чем на суглинистых грунтах, а на суглинках – быстрее, чем на моховых покровах, формирующихся на суглинках. Лихеноценотип 9, занимающий самое верхнее положение на шкале заснеженности (рис. 17 *а*), приурочен к суглинистым субстратам, часто затянутых мхами с проективным покрытием до 60–70%. Мхи (*Campylium stellatum*, *Ditrichum flexicaule*, *Orthothecium chryseon*, *Pseudocalliergon turgerscens*, *Racomitrium lanuginosum*, *Stereodon revolutus*) значительно задерживают процесс снеготаяния, кроме того, моховой покров является мощным теплоизолятором: сезонное протаивание мерзлоты под этим слоем происходит очень медленно, в результате чего режим умеренного увлажнения здесь сохраняется в течение всего лета. Это обстоятельство отражается в положении лихеноценотипа 9 в крайней правой части шкалы увлажнения.

Наряду с вышерассмотренными современными экологическими факторами есть другой – исторический, который определяет возможности поселения и формирования на крайнем севере архипелага Новая Земля комплексов лишайников: это – недавнее освобождение территории из-под ледникового покрова. Фактором, существенно замедляющим процесс проникновения лишайников (как, впрочем, сосудистых растений и мохообразных) на данную территорию и формирование устойчивых и богатых в видовом отношении флористических комплексов, является удаленность этой территории от южнее расположенных массивов суши, где в эпоху оледенения могли бы сохраняться крупные рефугиумы растительности. В соответствии с одной из концепций оледенения баренцевоморского сектора высокой Арктики (Siegert, Dowdeswell, 1999), в последнюю фазу четвертичного оледенения (15000 л. н.) на месте Баренцева и Карского морей формировался ледяной щит мощностью до 1500 м, а вся горная система севера архипелага Новая Земля, с ее ярко выраженным платообразным рельефом, была занята ледниковым покровом; каких-либо неоледеневавших горных вершин, где могли сохраняться комплексы лишайников, не существовало. Почти полностью была исключена и возможность привноса спор и слоевищ лишайников с севера – со стороны архипелага Земля Франца-Иосифа, базальтовые плато которого и в настоящее время перекрыты ледяными покровами. В течение довольно длительного времени после стаивания ледника происходило обсыхание грунтов и одновременно с этим – формирование делювиально-коллювиальных чехлов на горных склонах. Высокая подвижность этого материала способствовала случайности поселения вида в том или ином местообитании и, следовательно – неустойчивости видового состава комплексов лишайников, значительному варьированию проективного покрытия многих, в т. ч. высокоактивных видов.

По-видимому, экотопическая структура этой территории сложилась в самый последний отрезок голоцена – 2–3 тыс. лет назад. Вероятно, в это время на фоне сплошного ледникового покрова на приморской равнине, склонах приледникового плато и в краевой его части выделялись ранее других освободившиеся из-подо льда каменистые гряды. Именно на этих грядах, сложенных как крупноглыбистым, так и щебнистым материалом, началось формирование флористических комплексов лишайников (лихеноценотип 7). Интенсивные процессы выветривания в условиях близости моря способствовали накоплению щебнистого материала у подножья гряд и в верхней части приморской равнины. Здесь, на материале разрушения коренных пород – крупном и мелком щебне, песке, а частично, и легким суглинке – происходило становление комплексов видов с разной экологической амплитудой, в первую очередь, входящих в состав лихеноценотипа 6. Лишайники последнего формировали банк видов, который служил основой для освоения освобождавшихся в более позднее время ото льда местообитаний. В то же время многие виды этой группы (*Sphaerophorus fragilis*, *Pseudephebe pubescens*, *Porpidia melinodes*, *Melanelia stygia*) очень слабо освоили приморскую равнину, даже несмотря на часто возвышающиеся посреди суглинистых участков крупные глыбы и плитняк. Большое значение для образования комплексов лишайников приморской равнины имел фактор подвижности грунтов. Относительно многовидовыми (32 и 36 таксонов в лихеноценотипах 1 и 2) оказались лихеноценотипы зональных местообитаний с более или менее стабильными грунтами. Важное значение для становления этих комплексов имели криогенные процессы, способствовавшие сортировке каменистого материала и выработке структурных грунтов (полигонов, пятен, полос, ступеней). Эти грунты особенно активно осваивались видами с широкой экологической амплитудой (*Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*, *Flavocetraria cucullata*, *Ochrolechia frigida*, *Stereocaulon rivulorum* и др.).

Однако, процесс формирования лихеноценотипов зональных и близких к ним позиций далек от своего завершения. Активно идущие в течение последних 2–3 тысяч лет процессы физического выветривания способствуют несформированности и постоянной подвижности чехла рыхлых четвертичных отложений, что можно наблюдать в современном рельефе на поверхности каменистых гряд, горных склонов и на приморской равнине. Так, на все без исключения склоны постоянно поступают новые порции грубого коллюво-

делювия, что препятствует образованию здесь каких-либо структурных грунтов. То же самое наблюдается и на равнинах, где масса щебнистого и тонкоплитчатого материала, выносимого сюда делювиально-пролювиальными процессами, разрушает зачаточные формы полигонов. На приморской равнине все местообитания с высоким содержанием щебня находятся в процессе активной криогенной динамики, приводящей к образованию тонкодисперсных (легкие и средние суглинки) фракций и их постоянному смещению по склону. Интенсивность этих процессов настолько велика, что даже выход из-подо льда все новых территорий и частичное иссушение местообитаний и в современную эпоху не вызывает более широкого "растекания" лишайников из своих убежищ и формирования ими флористически устойчивых и насыщенных видами комплексов. Показателем молодости ландшафта, незавершенности процесса становления местообитаний может служить положение лихеноценотипа 7 на осях эдафических факторов (рис. 17 *b*). Резко выраженное его отстояние на диаграмме от всех остальных, отсутствие промежуточных по положению лихеноценотипов между ним и всеми остальными указывает на то, что обломочный материал в этом районе мало дифференцирован на фракции: это, в одном случае – выходы крупноглыбистого материала с небольшой примесью щебня, в другом – суглинки, также с примесью щебня. Лишайники либо образуют покровы и нарастания на крупных глыбах и плитняке, постоянно встречающихся на каменистых грядах, либо формируют латки, подушки на щебнисто-суглинистом субстрате, который собирается у подножья горных гряд и впоследствии переносится делювиальными процессами по поверхности приморской равнины.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотруднику лаб. Лихенологии и бриологии БИН РАН С.В. Чеснокову за подготовку карты. Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану БИН РАН по теме "Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации" (121032500047-1) и ПАБСИ им. Н.А. Аврорина РАН по теме "Флора лишайников, цианопрокариот, мохообразных и сосудистых растений Европейской Арктики и Субарктики" (АААА-А18-118050490088-0). Работа Л.А. Коноревой также поддержана грантом РФФИ № 18-05-60093. Авторы признательны рецензентам Ботанического журнала, способствовавшим улучшению качества статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Benedict J.B. 1990. Lichen mortality due to late-lying snow: results of a transplant study. – Arctic Alpine Res. 22: 81–89.

[Bolshiyanov et al.] Большиянов Д.Ю., Анохин В.М., Гусев Е.А. 2006. Новые данные о строении рельефа и четвертичных отложений архипелага Новая земля. Геолого-геофизические характеристики литосферы Арктического региона. – Тр. ВНИИОкеангеология. 210 (6): 149–161.

[Chernov] Чернов Ю.И. 2008. Экология и биогеография. Избранные работы. М. 580 с.

[Chernov, Matveyeva] Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. 1979. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. – В сб.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л. С. 166–200.

Daniëls F.J.A. 1975. Vegetation of the Angmagssalik district, southeast Greenland. III. Epilithic macrolichen communities. – Medd. Grønl. 198 (3): 1–32.

[Dombrovskaya] Домбровская А.В. 1963. Распределение кустистых и листоватых лишайников в основных типах растительного покрова в Хибинском горном массиве. – Бот. журн. 48 (9): 1321–1331.

Elvebakk A. 1984. Contributions to the lichen flora and ecology of Svalbard, arctic Norway. – Bryologist. 87 (4): 308–313. https://doi.org/10.2307/3242949

Elvebakk A., Hertel H. 1996. A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae, and cyanobacteria. Part 6. Lichens. – Norsk Polarinst. Skr. 198: 271–359.

Fajardo A., Quiroz C.L., Cavieres L.A. 2008. Spatial patterns in cushion-dominated plant communities of the high Andes of central Chile: How frequent are positive associations? – J. Veget. Sci. 19 (1): 87–96. https://doi.org/10.3170/2007-8-18332

[Golubkova] Голубкова Н.С. 1983. Анализ флоры лишайников Монголии. Л. 248 с.

Gowan S.P., Ahti T. 1993. Status of the lichen genus *Porpidia* in eastern Fennoskandia. – Ann. Bot. Fennici. 30 (1): 53–75.

Goward T., Ahti T. 1992. Macrolichens and their zonal distribution in Wells Gray Provincial Park and its vicinity, British Columbia, Canada. – Acta Bot. Fennica. 147: 1–60.

[Grischenko] Грищенко И.В. 2009. Климат. – Новая Земля. М. С. 307–311.

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. and others. 2006. Check-list of mosses of east Europa and north Asia. – Arctoa. 15: 1–130.

[Ipatov, Kirikova] Ипатов В.С., Кирикова Л.А. 1997. Фитоценология. СПб. 316 с.

John E., Dale M.R.T. 1990. Environmental correlates of species distributions in a saxicolous lichen community – J. Veg. Sci. 1 (3): 385–392. https://doi.org/10.2307/3235715

[Kholod] Холод С.С. 2007. Классификация растительности острова Врангеля. – Растительность России. 11: 3–135. https://doi.org/10.31111/vegrus/2007.11.3

[Kholod, Zhurbenko] Холод С.С., Журбенко М.П. 2005. Лишайники острова Врангеля: активность и эко-

топическое распределение видов. – Бот. журн. 90 (9): 1329–1367.

Lynge B., Scholander P.F. 1932. Lichens from North East Greenland (Collected on the Norwegian scientific expedition in 1929 and 1930). I. – Scr. Svalbard Nordishavet. 41: 1–116.

[Matveyeva] Матвеева Н.В. 2006. Растительность южной части острова Большевик (архипелаг Северная Земля). – Растительность России. 8: 3–87.
https://doi.org/10.31111/vegrus/2006.08.03

[Meteorologicheskie...] Метеорологические наблюдения на мысе Желания (остров Новая Земля). 2014. Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды: http://www.sevmeteo.ru (дата обращения 12.02.2018).

[Mirkin et al.] Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М. 223 с.

[Mirkin, Naumova] Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа. 488 с.

[Nikitin et al.] Никитин Д.А., Лысак Л.В., Бадмадашиев Д.В., Холод С.С., Мергелов Н.С., Долгих А.В., Горячкин С.В. 2021. Биологическая активность почв в условиях покровного оледенения в северной части архипелага Новая Земля. – Почвоведение. 10: 1–25. (В печати).

[Oxner] Окснер А.Н. 1974. Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Морфология, систематика и географическое распространение. Л. 284 с.

[Plants...] Растения и грибы полярных пустынь северного полушария. 2015. СПб. 320 с.

[Ramenskiy] Раменский Л.Г. 1971. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. 335 с.

[Semenkov] Семенков И.Н. 2020. Физико-географическая характеристика архипелага Новая Земля (литературный обзор).
https://doi.org/10.13140/RG.2.2.15583.20642

Siegert M.J., Dowdeswell J.A. 1999. Late Weichselian glaciation of the Russian high Arctic. – Quatern. Res. 52: 273–285.
https://doi.org/10.1006/qres.1999.2082

Sobolev L.N., Utekhin V.D. 1973. Russian (Ramensky) approaches to community systematization. – In: Ordination and classification of communities. Part V. Hague. P. 75–103.

[Spisok...] Список лихенофлоры России. 2010. СПб. 194 с.

Spitale D., Nascimbene J. 2012. Spatial structure, rock type, and local environmental conditions drive moss and lichens distribution on calcareous boulders. – Ecol. Res. 27 (3): 633–638.
https://doi.org/10.1007/s11284-012-0935-7

[The lichen] Флора лишайников России. Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. 2014. Ред. М. П. Андреев, Д.Е. Гимельбрант. М. 392 р.

[Vasilevich] Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л. 232 с.

[Vasilevich] Василевич В.И. 1972. Количественные методы изучения структуры растительности. – Итоги науки и техники. Серия “Ботаника”. 1: 7–83.

[Vasilevich] Василевич В.И. 1983. Очерки теоретической фитоценологии. Л. 248 с.

Walker M.D. 1989. Microhabitat preferences of *Dactylina arctica* and *D. beringica* on pingos in Northern Alaska. – Bryologist. 92 (4): 467–472.
https://doi.org/10.2307/3243667

[Washburn] Уошборн А.Л. 1988. Мир холода. Геокриологические исследования. М. 384 с.

[Whittaker] Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. М. 328 с.

[Yurtsev] Юрцев Б.А. 1968. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л. 235 с.

[Yurtsev] Юрцев Б.А. 1982. Флора как природная система. – Бюл. Моск. об-ва испыт. прир. 87 (4): 3–22.

LICHENS IN THE POLAR DESERTS OF THE NORTHERN TIP OF THE NOVAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO

S. S. Kholod[a,#] and L. A. Konoreva[a,b##]

[a] *Komarov Botanical Institute of RAS*
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia
[b] *Polar-Alpine Botanical Garden and Institute KSC RAS*
Kirovsk, 184256, Russia
[#]*e-mail: sergeikholod@yandex.ru*
[##]*e-mail: ajdarzapov@yandex.ru*

For the polar deserts of the Novaya Zemlya archipelago, the analysis of the dependence of the distribution of lichens on altitude above sea level, exposure by countries of the world, the granulometric composition of soils, morphometric parameters of structural soils, the coverage of bryophytes and the total coverage of cushion plants and lichens was carried out. Based on 157 geobotanical relevés, 9 lichenocenotypes (aggregates of lichens formed in a certain type of habitat) were identified. It is shown that the cover and the number of lichen species decrease with increasing altitude (during the transition from zonal to orozonal positions). The coverage values also decrease with an increasing coverage of bryophytes. With an increasing content of the fraction coarser than 0.125 mm in soils, the species diversity and the coverage of lichens increase. A total of 84 lichen

species were identified, only one of them is classified as especially active, 9 are highly active, 11 are medium-active, the rest are little active and inactive. The current pattern of lichen distribution in the landscape of the far north of Novaya Zemlya is largely due to historical reasons – the youth of the landscape recently freed from the ice cover, an exceptionally high degree of mobility of the cover of loose Quaternary deposits.

Keywords: lichens, lichenocenotype, habitat, species activity, altitude gradient, soil moisture, nivality, granulometric composition, polar deserts, Novaya Zemlya

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank S.V. Chesnokov (Laboratory of Lichenology and Bryology, Komarov Botanical Institute) for preparing the map. The work was performed within the framework of the state assignment according to the research plan of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, on the project of the Laboratory of Geography and Vegetation Cartography "Spatial organization, diversity, and mapping of the vegetation cover of Northern Eurasia" (no. AAAAA 19-119030690002-5), and of the Avrorin Polar-Alpine Botanical Garden-Institute of the Russian Academy of Sciences "Flora of lichens, cyanoprokaryotes, bryophytes and vascular plants of the European Arctic and Subarctic" (no. AAAA-A18-118050490088-0). The study of L.A. Konoreva was partly supported by the Russian Foundation for Basic Research, RFBR (grant no. 18-05-60093). The authors are grateful to the reviewers who contributed to improving the article.

REFERENCES

Benedict J.B. 1990. Lichen mortality due to late-lying snow: results of a transplant study. – Arctic Alpine Res. 22: 81–89.

Bolshiyanov D.Yu., Anokhin V.M., Gusev E.A. 2006. Novye dannye o stroenii relyefa i chetvertichnykh otlozheny arkhipelaga Novaya Zemlya. Geologo-geofizicheskie kharakteristiki litosferi arkticheskogo regiona [New data on the structure of the relief and quaternary deposits of the Novaya Zemlya archipelago]. – Trudy Vserossiyskogo nauchno-issledovatelskogo instituta Okeanologii. 210 (6): 149–161 (In Russ.).

Chernov Yu.I. Ecology and biogeography. Selected works. 2008. Moscow. 580 p. (In Russ.).

Chernov Yu.I., Matveyeva N.V. 1979. Zakonomernosti zonal'nogo raspredeleniya soobshchestv na Taimyre. [Patterns of zonal distribution of communities in Taimyr]. – In: Arkticheskie tundry i polyarnye pustyni Taimyra. Leningrad. P. 166–200 (In Russ.).

Daniëls F.J.A. 1975. Vegetation of the Angmagssalik district, southeast Greenland. III. Epilithic macrolichen communities. – Medd. Grønl. 198 (3): 1–32.

Dombrovskay A.V. 1963. Raspredelenie kustistykh i listovatykh lishaynikov v osnovnykh tipakh rastitelnogo pokrova v Khibinskom gornom massive. [Distribution of radiate and stratose lichens in the main types of the vegetational cover in the Khibiny Mountain massif]. – Bot. Zhurn. 48 (9): 1321–1331 (In Russ.).

Elvebakk A. 1984. Contributions to the lichen flora and ecology of Svalbard, arctic Norway. – Bryologist. 87 (4): 308–313. https://doi.org/10.2307/3242949

Elvebakk A., Hertel H. 1996. A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae, and cyanobacteria. Part 6. Lichens. – Norsk Polarinst. Skr. 198: 271–359.

Fajardo A., Quiroz C.L., Cavieres L.A. 2008. Spatial patterns in cushion-dominated plant communities of the high Andes of central Chile: How frequent are positive associations? – J. Veg. Sci. 19 (1): 87–96. https://doi.org/10.3170/2007-8-18332

Golubkova N.S. 1983. Analiz flory lishainikov Mongolii. [Analysis of the lichen flora of Mongolia]. Leningrad. 248 p. (In Russ.).

Gowan S.P., Ahti T. 1993. Status of the lichen genus *Porpidia* in eastern Fennoskandia. – Ann. Bot. Fennici. 30 (1): 53–75.

Goward T., Ahti T. 1992. Macrolichens and their zonal distribution in Wells Gray Provincial Park and its vicinity, British Columbia, Canada. – Acta Bot. Fennica. 147: 1–60.

Grischenko I. V. 2009. Klimat. [Climate]. – In.: Novaya Zemlya. P. 307–311.

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. and others. 2006. Check-list of mosses of east Europa and north Asia. – Arctoa. 15: 1–130.

Ipatov V.S., Kirikova L.A. 1997. Fitotsenologiya. [Phytocenology]. Sankt-Peterburg. 316 p. (In Russ.).

John E., Dale M.R.T. 1990. Environmental correlates of species distributions in a saxicolous lichen community – J. Veg. Sci. 1 (3): 385–392. https://doi.org/10.2307/3235715

Kholod S.S. 2007. Classification of Wrangel Island vegetation. – Vegetation of Russia. 11: 3–135 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/vegrus/2007.11.3

Kholod S.S., Zhurbenko M.P. 2005. Lishainiki ostrova Vrangelya: aktivnost i ecotopicheskoe raspredelenie vidov. [Lichens of Wrangel island: activity and ecotopic distribution of species]. – Bot. Zhurn. 90 (9): 1329–1367. (In Russ.).

Lynge B., Scholander P.F. 1932. Lichens from North East Greenland (Collected on the Norwegian scientific expedition in 1929 and 1930). I. – Skr. Svalbard Nordishavet. 41: 116 p.

Matveyeva N.V. Vegetation of the southern part of Bolshevik Island (Severnaya Zemlya Archipelago). 2006. – Vegetation of Russia. 8: 3–87 (In Russ.).

Meteorologicheskie nablyudeniya na myse Zhelaniya (ostrov Novaya Zemlya). [Meteorological observations at Cape Desire (Novaya Zemlya Island)]. 2014. Federal'noe upravlenie po gidrometeorologii i monitoringu okruzhayushchei sredy: http://www.sevmeteo.ru (appeal date 12.02.2018)

Mirkin B.N., Rosenberg G.S., Naumova L.G. 1989. Slovar ponyati i terminov sovremennoi fitotsenologii. [Dictio-

nary of concepts and terms of modern phytocenology]. Moskwa. 223 p. (In Russ.).

Mirkin B.N., Naumova L.G. 2012. Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsii nauki o rastitel'nosti [The current state of the basic concepts of vegetation science]. Ufa. 488 p. (In Russ.).

Nikitin D.A., Lysak L.V., Badmadashiev D.V., Kholod S.S., Mergelov N.S., Dolgikh A.V., Goryachkin S.V. Biological activity of soils in the north of Novaya Zemlya archipelago: effect of the largest glacier in Russia. – Soil Science. 10: 1–25 (In Russ.).

Oksner A.N. 1974. Handbook of the lichens of the U.S.S.R. 2. Morphology, systematic and geographical distribution. Leningrad. 284 p. (In Russ.).

Plants and fungi of the polar deserts in the northern hemisphere. 2015. St. Petersburg. 320 p. (In Russ.).

Ramenskiy L.G. 1971. Isbrannye raboty. Problemy i metody izucheniya rastitelnogo pokrova [Selected works. Problems and methods of studying vegetation cover]. Leningrad. 335 p. (In Russ.).

Semenkov I.N. 2020. Fisiko-geograficheskaya kharakteristika archipelaga Novaya Zemlya (literaturnyi obsor). https://doi.org/10.13140/RG.2.2.15583.20642

Siegert M.J., Dowdeswell J.A. 1999. Late Weichselian glaciation of the Russian high Arctic. – Quatern. Res. 52: 273–285. https://doi.org/10.1006/qres.1999.2082

Sobolev L.N., Utekhin V.D. 1973. Russian (Ramensky) approaches to community systematization. – In: Ordination and classification of communities. Part V. Hague. P. 75–103.

Spisok likhenoflory Rossii. 2010. [List of lichenoflora of Russia]. Sankt-Peterburg. 194 p. (In Russ.).

Spitale D., Nascimbene J. 2012. Spatial structure, rock type, and local environmental conditions drive moss and lichens distribution on calcareous boulders. – Ecol. Res. 27 (3): 633–638. https://doi.org/10.1007/s11284-012-0935-7

The lichen flora of Russia: biology, ecology, diversity, distribution and methods to study lichens. 2014. Ed. M. P. Andreev, D. E. Himelbrant. M.; SPb. 392 p. (In Russ.).

Vasilevich V.I. 1969. Statisticheskie metody v geobotanike. [Statistical methods in geobotany]. Leningrad. 232 p. (In Russ.).

Vasilevich V.I. 1972. Kolichestvennye metody izucheniya struktury rastitelnosti [Quantitative methods for studying the structure of vegetation]. – In.: Itogi nauki i tekhniki. Seriya "Botanika". 1: 7–83 (In Russ.).

Vasilevich V.I. 1983. Ocherki teoreticheskoj fitotsenologii [Essays on theoretical phytocoe-nology]. Leningrad. 248 p. (In Russ.).

Walker M.D. 1989. Microhabitat preferences of *Dactylina arctica* and *D. beringica* on pingos in Northern Alaska. – Bryologist 92 (4): 467–472. https://doi.org/10.2307/3243667

Washburn A.L. 1988. Mir kholoda. Geokriologicheskie issledovaniya. [The world of cold. Geocryological studies]. Moscow. 384 p. (In Russ.).

Whittaker R.H. 1980. Communities and Ecosystems. Moscow. 328 p. (In Russ.).

Yurtsev B.A. 1968. Flora Suntar-Khayata. Problemy istorii vysokogornykh landshaftov Severo-Vostoka Sibiri. [Flora of Mts. Suntar-Chayata. The problems of the history of highland landscapes of the Northeastearn Siberia]. Leningrad. 235 p. (In Russ.).

Yurtsev B.A. 1982. Flora kak prirodnaya Sistema [Flora as a natural system]. – Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. 87 (4): 3–22 (In Russ.).

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 1, с. 38–46

СООБЩЕНИЯ

ACAROSPORA FUSCATA AND *A. UMBILICATA* (ACAROSPORACEAE, ASCOMYCOTA) IN BELARUS

© 2022 г. K. Knudsen[1,*], A. Tsurykau[2,3,], E. Hodková[1,***], V. Golubkov[4,****], P. Bely [5,*****], and J. Kocourková[1,******]**

[1] *Czech University of Life Sciences Prague*
Kamýcká 129, Praha – Suchdol, 16500, Czech Republic

[2] *Francisk Skorina Gomel State University*
Sovetskaya Str., 104, Gomel, 246019, Belarus

[3] *Samara National Research University*
Moskovskoye Hwy., 34, Samara, 443086, Russia

[4] *Independent Researcher,*
Grodno, Belarus

[5] *Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus*
Surganova Str., 2B, Minsk, 220012, Belarus

**e-mail: knudsen@fzp.czu.cz*
***e-mail: tsurykau@gmail.com*
****e-mail: kondrysova@gmail.com*
*****e-mail: vgolubkov@tut.by*
******e-mail: pavel.bely@tut.by*
*******e-mail: kocourkovaj@fzp.czu.cz*

Received October 18, 2021; Revised October 20, 2021; Accepted October 26, 2021

The article presents the results of a revision of herbarium specimens of gyrophoric acid containing *Acarospora* species in Belarus. Two species were recorded, *A. fuscata* and *A. umbilicata*. Morphological and anatomical characters, ecology and distribution of both species are discussed. Our revision sufficiently extended the knowledge about range of *Acarospora umbilicata* in Eastern Europe. For this species, two genes, nrITS and mtSSU, were generated and available through GenBank for further phylogenetic research. Based on a list of 1081 species and infraspecific names we estimated the genus *Acarospora* is currently represented by 307 taxa.

Key words: biodiversity, lichen, distribution

DOI: 10.31857/S0006813622010057

The lichen genus *Acarospora* A. Massal. (Acarosporaceae, Acarosporales, Lecanoromycetes) is characterized by polyspored asci with simple hyaline ascospores, ascomata that are immersed, pseudolecanorine or lecideine, and crustose thalli that are areolate to squamulose growing on rock, soil, and occasionally wood and anthropogenic substrates (Magnusson, 1929; Knudsen, 2007, 2021a). *Acarospora* occur all around the world, usually in xerothermic or arid habitats, and many species are pioneers. Phylogenetic analyses have found the genus *Acarospora* is a non-monophyletic group whose richness and evolutionary relationships will only be discovered through a multigene global sampling (Westberg et al., 2015; Knudsen et al., 2020, 2021a,b, in press). The genus contains approximately 307 species out of 1081 species and infraspecific names of "*Acarospora*" available in Index Fungorum (Index..., 2021) which is still significantly higher than previous estimates (Wijayawardene et al., 2020). Many names have disappeared in synonymies or in the rejection of infraspecific categories. Other *Acarospora* species names have been transferred to the genera *Myriospora* Nägeli ex Uloth, *Pleopsidium* Körb., and *Trimmatothelopsis* Zschacke (Hafellner, 1993; Westberg et al., 2011; Arcadia, Knudsen, 2012; Knudsen et al., 2021a).

For biodiversity inventories, the revision of many taxa of *Acarospora* in Eurasia is needed. Magnusson's monographic work remains invaluable but is limited by the taxonomic method of his species concepts and his labyrinthine and often useless keys (Magnusson, 1929, 1956; Knudsen, 2004, Knudsen et al., 2020). The keys of Claude Roux are keys to Magnusson's monograph and are limited by unproven opinions, unnecessary synonymies, the lack of peer review, and the use of Esperanto (Roux, 2007; Roux et al., 2019). The

excellent and invaluable work of the great Russian lichenologist N.S. Golubkova needs to be revised for use in the Russian Federation in the Russian language as well as in English translation for international use (Golubkova, 1988).

The purpose of this paper is to explore the taxonomy and distribution of the two gyrophoric acid producing *Acarospora* species in Belarus, *A. fuscata* (Schrad.) Arnold and *A. umbilicata* Bagl.

MATERIAL AND METHODS

This study is based on specimens deposited in GSU, MSK, MSKH, MSKU and private herbarium of J. Kocourková and K. Knudsen (hb. K et K). In total, 92 specimens of Acarosporaceae from 73 localities collected in 1956–2015 were studied. Morphology was checked under Nikon SMZ 745 and Olympus SZX 16 stereomicroscopes. Anatomy was studied under Nikon Eclipse 80i, Olympus BX 51 and Olympus CX 31 microscopes. Macrophotographs were taken with the DSLR camera Canon EOS 450D equipped with Canon EF 100 mm f/2.8 USM Macro lens. Anatomical measurements were made in water. The amyloid reaction of the hymenial gel and subhymenium was tested with fresh undiluted IKI (Merck's Lugol) using the protocol in K. Knudsen, J. Kocourková (2018). The ascus stain was studied in IKI (Hafellner, 1993). The presence of gyrophoric acid was tested with C and KC. Secondary metabolites were checked in all specimens with K, KC, C spot tests. Most species from Belarus are well-known for not producing secondary metabolites and there were only two gyrophoric acid species, both never spot test negative.

DNA was extracted from a collection by P. Bely of *A. umbilicata* from Belarus. Genomic DNA was extracted from lichenized thalli via the Invisorb® Spin Plant Mini Kit (Invitek), according to the manufacturer's protocol with slight modifications (i.e. eluted in 55 μL of DNA, instead of 100 μL), and incubated in buffer for 15 minutes before final centrifuging. Total extracted DNA was stored at –20°C. The quality and yield of DNA isolated was checked on a 1% agarose gel and DNA concentration and purity were then measured precisely using a UVS-99 spectrophotometer (ACTGene). The selected markers for this study were the internal transcribed spacer complete repeat, nrITS (White et al., 1990), and the small subunit of the mitochondrial ribosomal DNA, mtSSU (Zoller et al., 1999). The nrITS and mtSSU regions were amplified via polymerase chain reaction (PCR). Each reaction contained 1 μL (20–25 ng) of extracted genomic DNA, 10 μL of 2x MyTaq TM Red Mix DNA Polymerase (Bioline), 8.2 μL of water, 0.4 μM of forward/reverse primer (10 μM) for a total reaction volume of 20 μl. Conditions for nrITS, mtSSU rDNA: initial denaturation 95°C for 5 min, followed by five cycles (95°C for 33 s, 56°C for 30 s, and 72°C for 30 s), than ten cycles (95°C for 30 s, 54°C for 30 s, and 72°C for 30 s), and twenty cycles (95°C for 30 s, 50°C for 30 s, and 72°C for 30 s) with a final extension 72°C for 10 min. Before sequencing, the PCR products were purified using the enzymatic method Exo-Sap-IT TM Express provided by Thermo Fisher Scientific, Inc. according to the manufacturer's protocol. PCR products were run on a 1.0% agarose gel via electrophoresis and stained with ethidium bromide for 25 min. Purified PCR products (8 μL in total volume) were sent to the BIOCEV, Vestec, CZE). Sequences were checked against the UNITE database and NCBI database for contamination. The sequences were deposited in GenBank and were included in a phylogeny of Acarosporaceae in Knudsen et al. (in press).

TAXONOMY

Acarospora fuscata (Schrad.) Arnold. *Flora*, Regensburg **53**(30–31): 469 (1871) [1870] Conserved Type: Czech Republic, Western Bohemia, Distr. Tachov, Natural park Sedmihoří, between Mezholezy and Racov, 524 m, 49°37'53.15" N 12°51'41.03" E, granite outcrops in *Pinus sylvestris* forest, 1 Oct 2014, *Kocourková 8499 et Knudsen*. (holotype, S; isotypes: B, GZU, H, NY, PRA, PRM, SBBG, UPS).

Description. Thallus indeterminate of areoles, often contiguous, occasionally imbricate, covering areas to 5 cm. Areoles 0.1–3.0 mm wide, up to 1 mm thick irregular in shape, sometimes lobulate with edges free and often with a black margin, broadly attached to the substrate, replicating by division. Upper surface light brown, epruinose, matte, smooth. Lower surface light or dark brown, corticate under the margins, becoming black through melanization. Epicortex thin (<10 μm) or absent. Cortex 25–50 μm thick, upper layer yellow brown, lower layer hyaline, paraplectenchymatous, with cells 3–5 um diam., perpendicularly arranged and usually distinct. Algal layer 50–100 μm thick, uninterrupted by hyphal bundles, with cells 5–12 μm diam. Medulla forming a thick mycelial base (gomphate), 0.1–0.8 mm thick, not distinctly stipitate, medullary hyphae intricate, thin-walled, septate, 3–4 μm thick. Apothecia solitary or up to 10 per areole, immersed, punctiform 0.1–0.4 μm, disc round or irregular, reddish-brown, darker than the thallus, epruinose, smooth or rough. Parathecium 10–20 μm diam., not expanding around the disc. Hymenium (80–)100–120(–140) μm high, epihymenium ca. 10–15 μm, reddish-yellow, coherent. Paraphyses (1.0–)1.5–2.0 μm diam. at mid-level, not branching, septate, often with oil drops, with the apices barely expanded or capitate, 3–5 μm, hymenial gel IKI+ red or blue turning red (hemiamyloid). Asci 60–90 × 15–18 μm, ascospores 4.0–5.0 × 1.5–2.0 μm, narrowly ellipsoid to ellipsoid. Subhymenium 30–60 μm thick, IKI+ blue (euamyloid). Hypothecium 10–20 μm thick. Pycnidia 100–110 × 60–70 μm, conidiogenous cells ampulliform, conidia 1.0–2.0 × 0.5–1.0 μm.

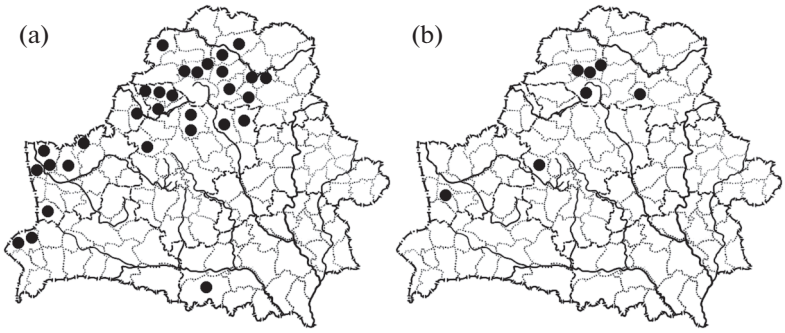

Fig. 1. Distribution of *Acarospora fuscata* (a) and *A. umbilicata* (b) in Belarus.

Fig. 2. A typical granite boulder of glacier origin in Belovezhskaya Puscha National Park representing main available substrate for *Acarospora* species in Belarus.

Secondary metabolite: gyrophoric acid in cortex, C+, KC+ pinkish red in thin section.

Sequences available in GenBank: nrITS (MW989393) and mtSSU (MW989442).

Distribution and ecology. The world distribution of *Acarospora fuscata* is unclear. The species has been reported from Europe (Magnusson, 1929; Golubkova, 1988; Knudsen et al., 2019b, 2021a), Asia (Golubkova, 1988; Ohmura, Kashiwadani, 2018), Africa (Egea, 1996; Amrani et al., 2018), North America (Golubkova, 1988; Knudsen, 2007; Esslinger, 2019), South America (Rodriguez de Flakus et al., 2016), and from Australia (McCarthy, 2020). However, all reports outside of Eurasia are doubtful and need verification (Knudsen et al., 2019b; Knudsen, Kocourková, 2020). The species occurs in at least eastern North America and Reeb's report of *A. complanata* H. Magn. from Canada is *A. fuscata* s. str. (Reeb et al., 2004). A phylogenetic and taxonomic study of a taxon from New Mexico that could be identified as *A. fuscata* recovered a new species, *A. agostiniana* K. Knudsen, Kocourk. et Hodková, which probably extends through the sky islands of the American southwest into the Rocky Mountains (Knudsen et al. in press).

In Belarus, *Acarospora fuscata* is the most widely distributed and most common species of the genus being known from 31 localities. Similar to most saxicolous lichens in Belarus (Golubkov 1992, 1996; Tsurykau et al., 2018), the species is most frequent in the northwestern part of the country (Fig. 1a). We associate this with the concentration of boulder material of glacial origin (Fig. 2) that entered the study area during the Pleistocene together with the Scandinavian glaciers (Makhnach, 2004). The last glacier did not reach southern Belarus (territories of the Belarusian Polesie) and therefore lack of suitable substrata is considered to be the main limiting factor in distribution of saxicolous lichens in those areas. Stone quarries are extremely rare in Belarus and a granite stone quarry near Glushkovichi village represents the single known locality of *A. fuscata* in southern Belarus (Fig. 1a).

Discussion. In Europe, *Acarospora fuscata* is the most common species of the genus and shows a wide phenotypic variability (Magnusson, 1929). Aspect, elevation, whether a surface is flat or rough, whether in shade or full sun, etc. is the major cause of the polymorphism (Knudsen et al., 2021a). For instance, on a vertical surface *A. fuscata* forms an areolate non-lobu-

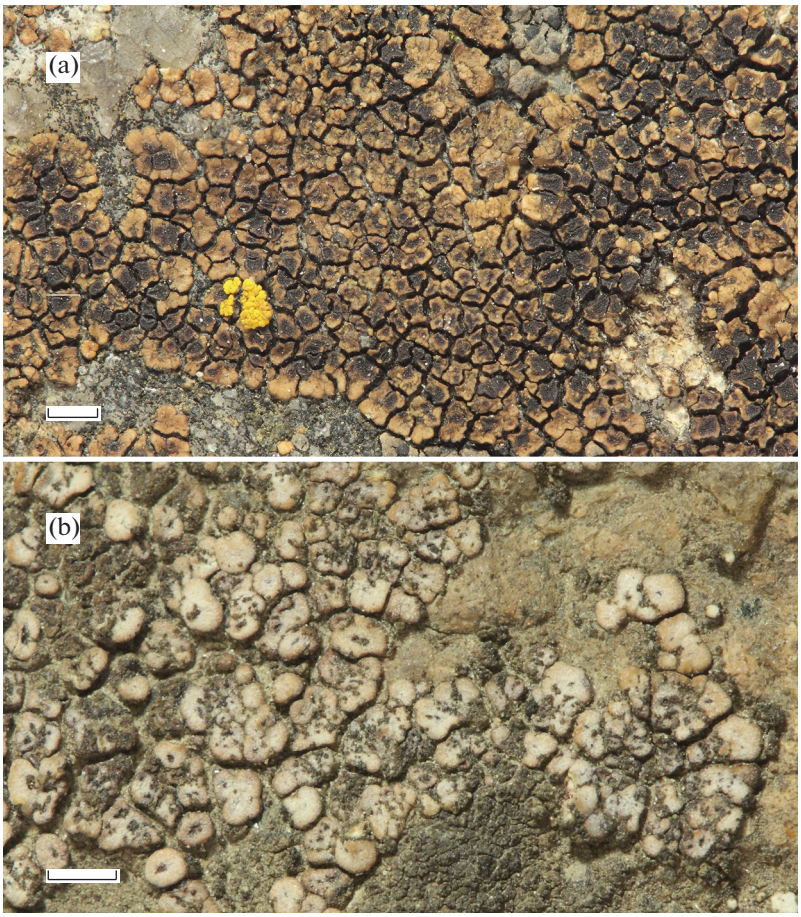

Fig. 3. Morphology of well-developed typical specimens of *Acarospora fuscata* (a) and *A. umbilicata* (b) in Belarus. Scale = 1 mm.

late crust that can easily be mistaken for a member of the *A. atrata* group except for its production of gyrophoric acid. It is also possible that some of the phenotypic variability is caused by hybridization or at this evolutionary moment *A. fuscata* is in the slow millennial process of speciation into new taxa. W. Weber promulgated a broad concept of *A. fuscata* in his numerous and influential annotations of herbarium specimens which was responsible for brown C+ red *Acarospora* taxa from around the world being identified as *A. fuscata*. His identifications were based on the same discredited taxonomic theory as his treatment of yellow *Acarospora* in which 83 described yellow species were synonymized with either *Acarospora schleicheri* (Ach.) A. Massal. or *A. chlorophana* (Wahlenb.) A. Massal. based on the principal of environmental modification of two super species (Weber, 1968). Only recently a modern conserved type of *A. fuscata* was designated, and a detailed description of this material was made as well as nrITS and mtSSU sequences were published (Arcadia et al., 2015; Knudsen et al., 2019b).

Despite the species revealing a wide range of phenotypic variability in Eurasia, most of the material examined from Belarus easily fits the description of the conserved type from West Bohemia in central Europe (Fig. 3a) (Knudsen et al., 2019b). The typical specimens are characterized by epruinose areoles which are broadly attached to the substrate (Fig. 4a, c), and by containing gyrophoric acid (C/KC+ reddish cortex reaction in microscopic section). However, some specimens of *A. fuscata* can become pruinose from flooding and evaporation therefore attention is needed during the identification (Knudsen, 2021). While all Belarusian collections were epruinose, a few vouchers were distinctly lobulate with free edges, and therefore they were hardly distinguishable from poorly pruinose morphotypes of *A. umbilicata* that were not squamulose or subsquamulose.

Notes. The studied specimens of *Acarospora fuscata* also included material previously identified as "*Acarospora peliscypha*", a current synonym of *Acarospora squamulosa* (Schrad.) Trevis. (Knudsen et al., 2019a). The latter species also contains gyrophoric acid in the cortex and is a Holarctic species that can occur at a variety of elevations. At low elevations in central Europe it can form areolate thalli with smaller apothecia and this form could occur in Belarus. *Acarospora squamulosa* differs from *A. fuscata* especially in having large

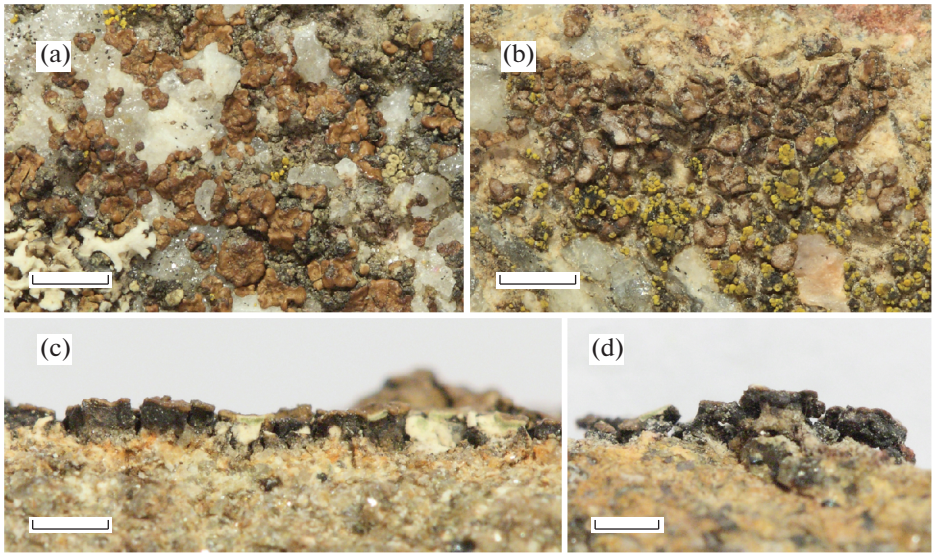

Fig. 4. Differences in growth morphology between *Acarospora fuscata* and *A. umbilicata*. *A. fuscata*: young thalli formed by adnate areoles (a); mature areoles broadly attached to the substrate (c). *A. umbilicata*: young areoles already have ascending margins (b); mature areoles with a distinct umbilicus (d). Scale = 1 mm.

apothecia up to 1 mm wide with a rugulose disc with a wider parathecium expanding up to 60 μm vs. a parathecium 10–20 μm wide. It is possible it could be discovered in Belarus.

Specimens examined: BELARUS, Brest region, Kamenets district, Belovezhskaja Puscha National Park, 0.3 km SE Kamenjuki village, 52°33'N, 23°47'E, on granite stone, 14.06.1984, V. Golubkov (MSK, GSU, hb. K et K); same place, 12.06.1985, V. Golubkov (MSK, GSU, hb. K et K); **Gomel region,** Lelchitsy district, 11 km of Glushkovichi village, "Kamenye" tract, on granite, 07.10.1960, N.V. Gorbach, I.N. Koneva (MSK, GSU, hb. K et K); **Grodno region,** Grodno district, 5 km SW of the city of Grodno, 5th fort of the Grodno fortress, 53°35'N, 23°44'E, on granite stone, V. Golubkov (MSK, GSU, hb. K et K); close to Kvasovka village, 53°30'N, 23°59'E, on syenite stone, Rogovsky (GSU, hb K et K); the city of Grodno, close to JSC "Belcard", 53°39'N, 23°50'E, on syenite stone, Rogovsky (GSU, hb K et K); Shchuchin district, close to Pugachi village, 53°79'N, 24°61'E, on granite stone, 17.09.1999, V. Golubkov (MSK, GSU, hb K et K); Smorgon district, 1.5 km N of Balobany village, 54°16'N, 26°16'E, hills among the spruce plantations, on granite boulder, 16.06.1985, V. Golubkov (MSK, GSU, hb. K et K); Svisloch district, 1 km S of Porozovo village, 52°55'N, 24°22'E, Ros' river terrace, on granite stone, 11.06.1983, V. Golubkov (MSK, GSU, hb. K et K); Voronovo district, 3 km E of Bastuny village, 54°04'N, 25°20'E, on granite boulder, 14.06.1989, V. Golubkov (MSK, GSU, hb K et K); **Minsk region,** Borisov district, close to Malyshki village, 54°04'N, 28°43'E, edge of a pine forest to the right of the Berezino-Borisov highway, on stone, 28.06.1991, V. Golubkov (MSK, GSU, hb K et K); Krupki district, 1 km S of Lutyye village, 54°28'N, 29°16'E, on granite boulder, 15.09.1995, V. Golubkov (MSK, GSU, hb K et K); Logoisk district, 1 km S of Shvaby village, 54°15'N, 28°09'E, on granite boulder, 04.07.1987 V. Golubkov (MSK, GSU, hb K et K); 1.5 km NE of Shvaby village, 54°17'N, 28°10'E, on granite boulder, 02.07.1987 V. Golubkov (MSK, GSU, hb K et K); Miadzel district, Narochansky National Park, on boulder, 28.08.2005, A.P. Yatsyna, (MSKU-2288, GSU, hb K et K); 0.8 km S of Yatsyny village, 54°58'N, 27°15'E, on granite stone by the road, 23.06.1990, V. Golubkov (MSK, GSU, hb K et K); close to Nekasetsk village, 54°53'N, 27°00'E, on granite stone, 10.06.1986, V. Golubkov (MSK, GSU, hb K et K); Vileika district, close to Andolovshchina village, 54°35'N, 27°15'E, on granite stone, 04.07.1983, V. Golubkov (MSK, GSU, hb K et K); Volozhyn district, close to Zabrezye village, 0.5 km along the southern slope near the Minsk-Oshmyany road, 54°10'N, 26°27'E, meadow, on granite stone, 18.09.1988, V. Golubkov (MSK, GSU, hb K et K); **Vitebsk region,** Beshenkovichi district, 0.1 km SW of Komoski village, 55°02'N, 29°22'E, on stone, 23.06.1991, V. Golubkov (MSK, hb K et K); 2 km NNW of Rubezh village, 55°00'N, 29°35'E, field by the road, on boulder, 24.04.1991, V. Golubkov (MSK, hb K et K); Braslav district, close to Braslav town, on granite, 1956, N.V. Gorbach (MSK, GSU, hb K et K); Chashniki district, 0.8 km S of Dobromysli village, 54°42'N, 28°53'E, on granite stone, 23.04.1991, V. Golubkov (MSK, GSU, hb K et K); Glubokoye district, E bank of Dolgoje lake, 55°12'N, 28°12'E, on granite, 13.07.1985, V. Golubkov (MSK, GSU, hb K et K); 1.5 km E of Plisa village, 55°13'N, 27°58'E, on granite boulder by the road, 16.06.1990, V. Golubkov

(MSK, GSU, hb K et K); close to Proshkovo village, 55°13'N, 28°03'E, on granite stone, 15.06.1990, V. Golubkov (MSK, hb K et K); Lepel district, Berezinsky Biosphere Reserve, Domzheritsy village, 54°44'N, 28°19'E, on granite boulder, 02.09.2006, P. Bely (MSKH-6553, MSKH-6557, GSU, hb K et K); Polotsk district, 1.5 km NW of Bikulnichi village, 55°16'N, 28°45'E, on granite boulder, 29.08.1989, V. Golubkov (MSK, GSU, hb K et K); 4 km SE of Gritskovshchina village, 55°20'N, 28°38'E, edge of a bushy forest, on granite boulder in a field, 08.08.1997, V. Golubkov (MSK, GSU, hb K et K); Ushachi district, 0.5 N of Verkudy village, shore of Verkudy lake, 55°12'N, 28°54'E, on granite stone, 08.06.1990, V. Golubkov (MSK, GSU, hb K et K).

Acarospora umbilicata Bagl. Mém. R. Accad. Sci. Torino, Ser. 2 **17**: 397 (1857) TYPE: ITALY, vive sopra un antico muron el villageo Creveri presso Voltri (holotype, n..v.)

Description. Hypothallus endosubstratal. Thallus up to 5 cm wide, forming either a continuous crust or dispersed, usually ca. 0.3 mm wide areoles, broadly attached to substrate, eventually widening to up to 1.5 mm, becoming more loosely attached to the substrate, becoming subsquamulose and lobulate with a broad mycelial base (gomphate) or squamulose with a stipe half or less of the diameter of the upper surface. Upper surface white and densely pruinose or partially pruinose, lower surface pale to brown, sometimes darkened by substrate interactions, cortex a pale yellow-brown and not castaneous as in *Acarospora fuscata* in all Belarusian specimens. Epicortex layer very thin to absent. Cortex 25–50 μm thick, upper layer a light brown, vertical hyphae to 2 μm becoming disarticulated into cells irregular in shape 2–5 μm wide. Algal layer 60–100 μm wide, not dense, occasional interrupted by hyphal bundles ca. 10 μm wide, thin below hymenium, algal cells mostly 8–10 μm wide. Medulla usually 100 μm thick, not obscure of thin-walled hyphae 2–4 μm, occasionally forming round cells. Lower cortex distinctly brown ca. 10 μm thick. Areoles or squamules infertile or with 1–9 punctiform reddish-brown epruinose apothecia usually less than 0.5 mm wide. Parathecium expanding up to 20 μm, around the apothecial disc, partially merging with cortex, not forming a parathecial crown. IKI-, hyphae 1 μm. Hymenium 100–130 μm high, epihymenium ca. 10 μm high, reddish-brown, paraphyses 1.0–1.5 μm, apices not expanded, hymenial gel IKI+ red (hemiamyloid). Asci 60–100 × 10–16 μm, ascospores 4–5 × 1.5 μm. Subhymenium 30–50 μm high IKI+ blue (euamyloid). Hypothecium ca. 10 μm tall. Pycnidia not observed.

Secondary metabolite: gyrophoric acid in cortex, C+, KC+ pinkish red in thin section.

Sequences available in GenBank: nrITS (OK14255) and mtSSU (OK032140).

Distribution and ecology. *Acarospora umbilicata* has been reported from Europe (Magnusson, 1929; Golubkova, 1988), Asia (Yazıcı et al., 2020; Sohrabi, Rico, 2021), Northern Africa (Magnusson, 1929; Egea, 1996; Amrani et al., 2018) and the Azores (Berger, Aptroot, 2002). Some reports of *A. umbilicata* in the literature are no doubt *A. fuscata*. The confusion is based on not recognizing the difference between squamulose and areolate thalli. Both species are areolate-squamulose based on their life form (Tsurykau, 2020). Morphologically, *A. umbilicata* is usually squamulose with lobulate margin units while *A. fuscata* is usually areolate with fissured unit margins. Unfortunately, in poor microhabitats *A. umbilicata* does not become squamulose or lobulate, for instance on uneven rock or in partial daily shade (Knudsen et al., 2021a). Younger specimens of *A. umbilicata* begin areolate too. Of course, young or poor specimens will always be a problem for identification. Unfortunately, also the anatomical measurements of both species are similar and minor differences are not diagnostic.

In Europe, *Acarospora umbilicata* occurs at lower elevations on siliceous rock and mica-schist and has mainly a Mediterranean-Atlantic distribution, being rarely reported from Central European countries, e.g. Austria, Germany, Czech Republic and Poland (Magnusson, 1929, 1935; Popiel, Szczepańska, 2014; Knudsen, 2021). P.L. Nimis reports it growing on anthropogenic substrates such as statues in Italy (Nimis, 2015) but all Belarusian reports are on granite. The seven Belarusian findings significantly extend the known range of *Acarospora umbilicata* to eastern Europe (Fig. 1b). In Russia, the species has not been reported from the European part of Eurasia, being known only from Southern Siberia (Golubkova, 1988; Urbanavichus, 2010). Obviously, it is expected to occur at least in Russia near the Belarus administrative regions.

Discussion. In Belarus, the typical specimens of this species can be easily identified by lobulate squamules with a white pruinose yellow-brown surface (Fig. 3b) and by C/KC+ reddish cortex reaction in microscopic section due to the production of gyrophoric acid. If not squamulose, epruinose or partially or thinly pruinose vouchers can be mistaken for *A. fuscata*. Such material of *A. umbilicata* can be distinguished by some thallus units being attached on a wide mycelial base (gomphate) or being stipitate, loosely attached to substrate, and by the paler yellow-brown color (Fig. 4b, d) and lack of any melanization of the lower surface. Young non-lobulate areoles of *A. umbilicata* with partial pruina are misidentified sometimes as *A. versicolor* Bagl. et Carestia, a species which produces no secondary metabolites, and often occurs on siliceous rock (Magnusson, 1929; Knudsen et al., 2021a).

The species is in need of sampling with molecular methods across its whole range. It is quite possible there is another taxon with an areolate thallus. But one must give credit to Magnusson who did an excellent morphological and anatomical study of the species

(Magnusson, 1929). The above description based on Belarus specimens is congruent with Magnusson's description. During this research we have generated sequences of *A. umbilicata* from Belarus. In a phylogenetic tree of the family Acarosporaceae *A. umbilicata* not closely related to *A. fuscata* (Knudsen et al., in press), but in a clade with *A. admissa* (Nyl.) Kullh., *A. intermedia* H. Magn., and *A. fusca* H. Magn., all sympatric species in Belarus (Knudsen, Kocourková, 2020).

Notes. E.O. Yurchenko (2011) reported *Acarospora nitrophila* H. Magn. new to Belarus based on two old specimens stored in MSK herbarium. Later, the presence of *A. nitrophila* in Belarus, a rare species known with certainty only from Norway and Sweden (Knudsen, Kocourková, 2017), was doubted by A. Tsurykau (2018). The species was temporarily excluded from Belarusian lichen checklist as a report waiting for critical revision. During this study, we re-identified all specimens of *A. nitrophila* mentioned by Yurchenko (2011) as belonging to *A. umbilicata*. *Acarospora nitrophila* will be excluded from the next edition of checklist of the lichens of Belarus as erroneous report.

We followed a protocol for testing hymenial gel with Lugol's (Knudsen, Kocourková, 2018). We keep Lugol's in lab in dark when not in use and change Lugol's in dropper bottles every 30 days. We noticed that *A. umbilicata* is persistently a light blue in squash preparations to dark blue in thick sections in old Lugol's, which could lead to misidentifications. *Acarospora fuscata* is always light blue in squash preparations when Lugol's is old.

Specimens examined: BELARUS. Grodno region, Volkovyssk district, 1 km NW of Druzhnaja village, 53°04'N, 24°24'E, on a side of Volkovyssk-Porozovo road, on granite, 11.06.1989, V. Golubkov (MSK, GSU, hb. K et K); **Minsk region,** Stolbtsy district, 5.5 km S of Rubezhevichi village, 53°38'N, 26°51'E, on granite, 05.05.1989, V. Golubkov (MSK, GSU, hb. K et K); **Vitebsk region,** Chashniki district, 0.3 km SW of Gogolevka village, 54°41'N, 28°56'E, on granite, 23.04.1991, V. Golubkov (MSK, GSU, hb. K et K), Dokshytsy district, 0.3 km N of Zavlichie village, 55°00'N, 27°25'E, on granite, 23.06.1990, V. Golubkov (MSK, GSU, hb. K et K); Glubokoje district, 1.5 km E of Plisa village, 55°12'N, 27°59'E, on granite stones at a roadside, 14.06.1990, V. Golubkov (MSK, hb. K et K); same place, 19.09.2015, P. Bely (MSKH-6558, GSU, hb. K et K); close to Derkovschina village, 55°03'N, 27°33'E, on granite stones, 25.06.1990, V. Golubkov (MSK, GSU, hb. K et K).

ACKNOWLEDGEMENTS

The anonymous reviewer is warmly thanked for valuable comments and suggestions. The work of Kerry Knudsen, Eva Hodková, and Jana Kocourková was financially supported by the grant of Ministry of Education, Youth and Sports of the Czech Republic, the program of international cooperation between the Czech Republic and U.S.A. for research, development and innovations INTEREXCELLENCE, INTER-ACTION, no. LTAUSA18188.

REFERENCES

Amrani S., Seaward M.R.D., Sipman H.J.M., Feuerer T. 2018. Lichenological exploration of Algeria II: checklist of lichenized, lichenicolous and allied fungi. – Herzogia. 31: 817–892. https://doi.org/10.13158/heia.31.2.2018.817

Arcadia L., Knudsen K. 2012. The name *Myriospora* is available for the *Acarospora smaragdula* group. – Opuscula Philolichenum. 11: 19–25.

Arcadia L., Knudsen K., Westberg M. 2015. (2341) Proposal to conserve the name *Lichen fuscatus* Schrad. (*Acarospora fuscata*) against *L. fuscatus* Lam. with a conserved type (lichenised Ascomycota: Acarosporaceae). – Taxon 64: 168–169. https://doi.org/10.12705/641.7

Berger F., Aptroot A. 2002. Further contributions to the flora of lichens and lichenicolous fungi of the Azores. – Arquipélago, Life and Marine Sciences, A. 19: 1–12.

Egea J.M. 1996. Catalogue of lichenized and lichenicolous fungi of Morocco. – Bocconea 6: 19–114.

Esslinger T. 2019. A cumulative checklist for the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada, Version 23. – Opuscula Philolichenum. 18: 102–378.

Golubkov V.V. 1992. Lishainiki okranyayemykh 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. 1988. Lishainiki semeistva Acarosporaceae Zahlbr. v SSSR [The lichen family Acarosporaceae Zahlbr. in the U.S.S.R.]. Leningrad. 134 p. (In Russ.).

Hafellner J. 1993. *Acarospora* und *Pleopsidium* – zwei lichenisierte Ascomycetengattungen (Lecanorales) mit zahlreichen Konvergenzen. – Nova Hedwigia. 56: 281–305.

Index Fungorum. http://www.indexfungorum.org/names/names.asp (Accessed 29.09.2021).

Knudsen K. 2004. A preliminary study of *Acarospora smaragdula* var. *lesdainii* in California. – Opuscula Philolichenum. 1: 21–24.

Knudsen K. 2007. *Acarospora*. – In: Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. Volume 3. Tempe. P. 1–38.

Knudsen K. 2021. Acarosporaceae. Atlas of Czech lichens (2021). https://dalib.cz/en/data/info (Accessed 03.09.2021)

Knudsen K., Kocourková J. 2017. What is *Acarospora nitrophila* (Acarosporaceae)? – Bryologist. 120 (2): 125–129.
https://doi.org/10.1639/0007-2745-120.2.125

Knudsen K., Kocourková J. 2018. Two new calciphytes from Western North America, *Acarospora brucei* and *Acarospora erratica* (Acarosporaceae). – Opuscula Philolichenum. 17: 342–350.

Knudsen K., Kocourková J. 2020. Acarosporaceae of Belarus. – Herzogia. 33: 394–406.
https://doi.org/10.13158/heia.33.2.2020.394

Knudsen K., Arcadia L., Kocourková J. 2019a. *Acarospora squamulosa*, the correct name for *A. pelioscypha*. – Mycotaxon. 134: 281–287.
https://doi.org/10.5248/134.281

Knudsen K., Malíček J., Kocourková J. 2019b. The conserved type of *Lichen fuscatus* [≡ *Acarospora fuscata*]. – Mycotaxon. 134: 295–300.
https://doi.org/10.5248/134.295

Knudsen K., Adams J.N., Kocourková J., Wang Y., Ortañez J., Stajich J.E. 2020. The monophyletic *Sarcogyne canadensis–wheeleri* clade, a newly recognized group sister to the European *Acarospora glaucocarpa* group. – Bryologist. 123: 11–30.
https://doi.org/10.1639/0007-2745-123.1.011

Knudsen K., Kocourková J., Cannon P., Coppins B., Fletcher A., Simkin J. 2021a. Acarosporales: Acarosporaceae, including the genera *Acarospora*, *Caeruleum*, *Myriospora*, *Pleopsidium*, *Sarcogyne* and *Trimmatothelopsis*. – Revisions of British and Irish Lichens. 12: 1–25.

Knudsen K., Kocourková J., Hodková E., Malíček J., Wang Y. 2021b. Acarosporaceae of the Chihuahuan Desert: four Magnusson species saved from synonymy and a new yellow species. – Bryologist. 124: 533–551.
https://doi.org/10.1639/0007-2745-124.4.533

Knudsen K., Kocourková J., Hodková E., Malíček J., Wang Y. In Press. Acarosporaceae of New Mexico: ten new species of *Acarospora* and *Sarcogyne*. – Bryologist.

Magnusson A.H. 1929. A monograph of the genus *Acarospora*. Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, ser. 3, 7. 400 p.

Magnusson A.H. 1956. A second supplement to the monograph of *Acarospora* with keys. – Göteborgs Kungliche Vetenskaps- och Vitterhets Samhälles Handlingar ser. B. 6 (17): 1–63.

Makhnach A.A. 2004. Introduction to geology of Belarus. Minsk. 198 pp.

McCarthy P.M. 2020. Checklist of the Lichens of Australia and its Island Territories. Australian Biological Resources Study, Canberra. Version 1 March 2020. http://www.anbg.gov.au/abrs/lichenlist/introduction.html (Accessed 03.09.2021)

Nimis P.L. 2016. The Lichens of Italy – a second annotated catalogue. Trieste. 740 p.

Ohmura Y., Kashiwadani H. 2018. Checklist of lichens and allied fungi of Japan. National Museum of Nature and Science Monographs. 49: 1–140.

Popiel M., Szczepańska K. 2014: Lichens of the Lubiąż monastery complex. – Acta Botanica Silesiaca. 10: 155–156.

Reeb V., Lutzoni F., Roux C. 2004. Contribution of RPB2 to multilocus phylogenetic studies of the euascomycetes (Pezizomycotina, Fungi) with special emphasis on the lichen-forming Acarosporaceae and evolution of polyspory. – Mol. Phylogenet. Evol. 32: 1036–1060.
https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.04.012

Rodriguez de Flakus P., Kukwa M., Etayo J., Lücking R., Meneses R.I., Rivas Plata E., Stanton D., Truong C., Vargas R., Flakus A. 2016. Preliminary catalogue of lichens and lichenicolous fungi from Bolivia. Version 1.5 (31 December 2016).
http://bio.botany.pl/lichens-bolivia/en,strona,catalogue,5.html (Accessed 03.09.2021)

Roux C. 2007. Likenoj de Okcidenta Eŭropo. Suplemento 4a: eltiraĵoj 2 (extraits 2). – Bull. inf. Assoc. fr. lichénol. 32: 5–36.

Roux C., Poumarat S., Gueidan C., Navarro-Rosinés P., Monnat J.-Y., Houmeau J.-M. 2019. La Acarosporaceae de Okcidenta Eŭropo. – Bull. Soc. Linn. Provence 70: 107–167.

Sohrabi M., Rico V. 2021. The genus *Acarospora* A. Massal. in Iran. Iranian Research Organization for Science and Technology (IROST).
http://www.mycolich.ir/node/234 (Accessed 07.09.2021)

Tsurykau A. 2018. A provisional checklist of the lichens of Belarus. – Opuscula Philolichenum. 17: 374–479.

Tsurykau A. 2020. Life forms of lichens in Belarus. – Bot. Zhurn. 105 (6): 523–541.
https://doi.org/10.31857/S0006813620040092

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

Urbanavichus G. 2010. A checklist of the lichen flora of Russia. St. Petersburg. 194 p. (In Russ.).

Weber W.A. 1968. A taxonomic revision of *Acarospora*, subgenus *Xanthothallia*. – Lichenologist. 4: 16–31.
https://doi.org/10.1017/S0024282968000046

Westberg M., Crewe A.T., Purvis O.W., Wedin M. 2011. *Silobia*, a new genus for the *Acarospora smaragdula* complex (Ascomycota, Acarosporales) and a revision of the group in Sweden. – Lichenologist. 43 (1): 7–25.
https://doi.org/10.1017/S0024282910000617

Westberg M., Millanes A.M., Knudsen K., Wedin M. 2015. Phylogeny of the Acarosporaceae (Lecanoromycetes, Ascomycota, Fungi) and the evolution of carbonized ascomata. – Fungal Divers. 73: 145–158.
https://doi.org/10.1007/s13225-015-0325-x

White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J.W. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. – In: PCR Protocols: a Guide to Methods and Applications. New York. P. 315–322.
https://doi.org/10.1016/B978-0-12-372180-8.50042-1

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., Błaszkowski 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., Erdoğdu 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

Yazıcı K., Aslan A., Aptroot A., Etayo J., Karahan D., Sipman H. 2020. Lichens and lichenicolous fungi from Bitlis province in Turkey. – Lindbergia. 1: linbg.01126. https://doi.org/10.25227/linbg.01126

Yurchenko E.O. 2011. Lichens of Belarus: an illustrated electronic handbook. K.E. Dovgailo, Minsk, 1 CD.

Zoller S., Scheidegger C., Sperisen C. 1999. PCR primers for the amplifications of mitochondrial small subunit ribosomal DNA of lichen-forming Ascomycetes. – Lichenologist. 31: 511–516. https://doi.org/10.1006/lich.1999.0220

ACAROSPORA FUSCATA И *A. UMBILICATA* (ACAROSPORACEAE, ASCOMYCOTA) В БЕЛАРУСИ

К. Кнудсен[a,#], А. Г. Цуриков[b,c,##], Е. Ходкова[a,###], В. В. Голубков[d,####], П. Н. Белый[e,#####], Я. Коцоуркова[a,######]

[a] *Чешский агротехнический университет*
Камицка 129, Прага – Сучдол, 16500, Чешская Республика

[b] *Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины*
ул. Советская, 104, Гомель, 246019, Беларусь

[c] *Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королева*
Московское шоссе, 34, Самара, 443086, Россия

[d] *Независимый исследователь*
Гродно, Беларусь

[e] *Центральный ботанический сад НАН Беларуси*
ул. Сурганова, 2В, Минск, 220012, Беларусь

[#]*e-mail: knudsen@fzp.czu.cz*

[##]*e-mail: tsurykau@gmail.com*

[###]*e-mail: kondrysova@gmail.com*

[####]*e-mail: vgolubkov@tut.by*

[#####]*e-mail: pavel.bely@tut.by*

[######]*e-mail: kocourkovaj@fzp.czu.cz*

В статье представлены результаты ревизии белорусских гербарных образцов лишайников рода *Acarospora*, содержащих гирофоровую кислоту. Выявлено два вида этого рода, *A. fuscata* и *A. umbilicata*. В работе обсуждаются морфологические и анатомические признаки обоих видов, а также их распространение. Проведенная ревизия существенно расширила представления об ареале *Acarospora umbilicata* в Восточной Европе. Для этого вида были получены последовательности фрагментов генов nrITS и mtSSU, доступные в настоящее время в GenBank для последующих филогенетических исследований. Исходя из доступных 1081 названия видов и внутривидовых таксонов, по нашей оценке, мировое разнообразие рода *Acarospora* составляет 307 видов.

Ключевые слова: биоразнообразие, лишайник, распространение

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 1, с. 47–69

СООБЩЕНИЯ

БЕРЕЗОВЫЕ ЛЕСА СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЛАДОЖЬЯ

© 2022 г. М. А. Макарова[1,2,*]

[1] Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
[2] Архангельский филиал ФГБУ "Рослесинфорг"
ул. Никитова, 13, Архангельск, 163062, Россия
**e-mail: MMakarova@binran.ru*

Поступила в редакцию 07.05.2021 г.
После доработки 15.08.2021 г.
Принята к публикации 26.10.2021 г.

С целью составления крупномасштабной карты растительности (М 1 : 25000) и выявления максимального фитоценотического разнообразия территории были проведены исследования на ключевом участке (площадью 35 км^2), расположенном в сельгово-ложбинном ландшафтном районе Северо-Западное Приладожье. В статье рассматриваются только березовые леса, описанные в пределах картируемой площади. Березовые леса ключевого участка образованы двумя видами: *Betula pubescens* и/или *B. pendula*. Было выявлено 2 группы ассоциаций (**Betuleta herbosa**, **B. sphagnosa**), 8 ассоциаций и 4 варианта ассоциаций березовых лесов. Березовые леса травяной группы: асс. **Betuletum calamagrostidosum arundinaceae**, **B. oxalidosum**, **B. filipendulosum**, **B. calamagrostidosum canescenti**. Для асс. **B. calamagrostidosum canescenti**, описан новый вариант – **riparium**. Березовые леса сфагновой группы: асс. **Betuletum equisetoso-sphagnosum**, **B. caricoso-herboso-sphagnosum**, **B. myrtilloso-sphagnosum**, **B. fruticuloso-polytrichoso-sphagnosum**.

Ключевые слова: березняки, *Betula pubescens*, *Betula pendula*, южная тайга, Балтийский кристаллический щит

DOI: 10.31857/S0006813622010069

Береза является очень светолюбивой породой, напротив, в отношении плодородия и влажности почв она достаточно неприхотлива (Morozov, 1949). Береза бородавчатая (*Betula pendula* Roth.[1]) более светолюбива и сухолюбива, легче выносит засоление, береза пушистая (*B. pubescens* Ehrh.) лучше приспособлена к повышенной влажности и заболачиванию (Nitzenko, 1972). В Карелии преобладает *Betula pubescens*, а *Betula pendula* образует насаждения на месте скальных сосняков (Yakovlev, Voronova, 1959). Для березняков характерно интенсивное вовлечение в круговорот азота и зольных веществ, близкое к показателям дубняков и липняков (благодаря богатому азотом и кальцием листовому опаду почвы обогащаются гумусом, усиливаются процессы нитрификации, уменьшается кислотность); под березняками подзолистые почвы переходят в дерново-подзолистые и даже в дерновые (Nitzenko, 1972).

Березе свойственны: быстрый рост в молодости, способность расти в неблагоприятных местообитаниях, высокая семенная производительность, раннее созревание семян и рассеивание их ветром (Morozov, 1949; Uradníček et al., 2009, Špulák et al., 2010). Березы относятся к светолюбивым деревьям, быстро заселяющим открытые участки после рубки или пожара, улучшают физическое состояние почв, улучшают ее структуру и проницаемость (Jonczak et al., 2020). Быстрый рост березового древостоя на постаграрных землях связан с высокой биодоступностью питательных веществ: N, P, K и др. (Falkengren-Grerup et al., 2006), и в целом он выше на постаграрных землях, чем в естественных лесах (Kund et al., 2010). Заселение новых пространств березой начинается через 2–3 года после нарушения (рубки, пожара), через 5–10 лет молодняки смыкаются (Nitzenko, 1972). Средняя продолжительность жизни березовых насаждений составляет около 150 лет, но отдельные деревья могут жить и до 500 лет (Morozov, 1949).

В целом, березовые леса таежной зоны Северо-Западного Приладожья согласно данным L. Mucina et al. (2016) относятся к классу **Vaccinio-Piceetea** Br.-Bl. 1939 (Голарктические хвойные и бореo-субарктические березовые леса на олиго-

[1] Латинские названия высших сосудистых растений приводятся по С.К. Черепанову (Czerepanov, 1995), мохообразных – по М.С. Игнатову, О.М. Афониной и др. (Ignatov et al., 2006).

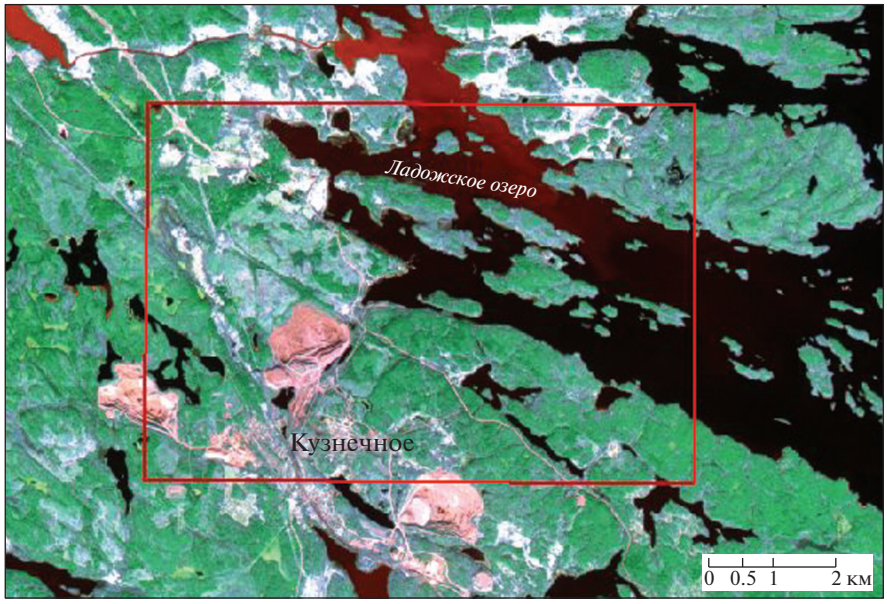

Рис. 1. Район исследований.

Пример дешифрирования космического снимка Sentinel-2 T35VPH_20170502T093041 от 05.02.2017, с комбинацией каналов 11-8a-4.

Оттенки: темно-зеленые – хвойные леса, зеленые – мелколиственные леса, салатовые – болота, белые – луга, серо-голубые – сплошные вырубки, розовые – гранитодобывающие карьеры.

Красная рамка – границы ключевого участка, на который составлена геоботаническая карта.

Fig. 1. Research area.

Example of deciphering a Sentinel-2 T35VPH_20170502T093041 satellite image of 05.02.2017, with a combination of channels 11-8a-4.

Shades: dark green – coniferous forests, green – small-leaved forests, light green – swamps, white – meadows, gray-blue – continuous cutting, pink – granite quarries.

The red frame: the boundaries of the key plot for which the geobotanical map was compiled.

трофных и выщелоченных почвах бореальной зоны и высокогорий неморальной зоны Евразии).

Район исследований

Исследования проводились в сельгово-ложбинном ландшафтном районе Северо-Западное Приладожье, на южной окраине Балтийского кристаллического щита (Isachenko, Reznikov, 2003). Ключевой участок располагается в Приозерском р-не Ленинградской обл. (рис. 1), и охватывает как материковую часть Северо-Западного Приладожья (окрестности пос. Кузнечное и дер. Березово, 61°8'N, 29°55'E), так и острова Ладоги (61°9'N, 29°56'E). Рельеф представляет собой чередование гранитных гряд-сельг и межсельговых понижений. На вершинах и привершинных участках гранитных сельг широко распространены сосняки лишайниковые и кустарничково-зеленомошные. На склонах сельг отмечаются еловые, мелколиственные, сосново-мелколиственные чернично-зеленомошные, чернично-травяные и травяные леса, местами с неморальным разнотравьем. На глинистых озерных террасах отмечаются ельники кисличные с неморальным разнотравьем, папоротниковые; осиновые, березовые и сероольховые травяные и травяно-кисличные, неморальнотравные и снытевые леса; а также луга. Межсельговые котловины часто заняты мезотрофными мелкоконтурными болотами. На ключевом участке автором были исследованы березняки, сформировавшиеся на месте пожаров либо сплошных рубок, а также постаграрные – выросшие на месте бывших финских сельскохозяйственных земель, оставленных в 1940-е годы.

Материалы и методы

С целью составления крупномасштабной карты растительности М 1 : 25000 и выявления максимального фитоценотического разнообразия территории в 1997–1998 и 2003–2004 годы был изучен ключевой участок площадью 35 км^2. Легенда к карте разрабатывалась согласно эколого-фитоценотической классификации (Makarova, 2010). В 2018–2020 гг. проведены дополнительные исследования растительного покрова с целью актуализации созданной ранее карты растительности. Пробные площади закладывались в есте-

ственных границах сообществ, согласно предварительному дешифрированию растительного покрова ключевого участка по современным космическим снимкам высокого и среднего разрешения. Были использованы снимки Sentinel-2 на разные сезоны с 2017 по 2020 г., уточнения некоторых границ растительных сообществ проводилось натурно в полевых условиях, и частично по космоснимкам GoogeEarth. При сборе данных в контуре проводилось описание растительности по ярусам, включающие характеристики состава древостоя, сомкнутости, высоты и диаметра деревьев, подроста, подлеска, состава и проективного покрытия видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Критерием для отнесения травяных и сфагновых лесов к березняку служила формула древостоя, в которой доля березы принималась от 5[2] и выше (табл. 1), в сфагновых – от 4 и выше (табл. 2). Учитывались также выявленные антропогенные воздействия.

В этой статье в классификационной схеме рассматриваются только березовые леса, которые были описаны в пределах картируемой площади. Березовые леса ключевого участка образованы двумя видами: *Betula pubescens* и/или *B. pendula*. Разграничение по видам в березовых лесах не проводилось, при геоботанических описаниях эти виды рассматривались в широком смысле как *Betula* ssl. Соотношение пород деревьев или формула древостоя определялось по количеству стволов. Возраст березовых лесов оценивался на основе таксационных характеристик, учитывались высота и диаметр стволов, жизненное состояние в целом и состояние коры. В пределах исследуемой территории сделано 58 геоботанических описаний березняков: 55 – М.А. Макаровой, 3 позаимствованы у Г.А. Исаченко.

Результаты

Характеристика березовых лесов

Березовые леса в пределах ключевого участка преимущественно встречаются на озерных глинистых террасах, используемых в прошлом под сенокосы, пашни и пастбища. Кроме того, изредка березняки были отмечены на плоских привершинных участках, склонах и подножиях сельг, в узких межсельговых ложбинах. На исследованной территории березняки произрастают на суглинистых, супесчаных и торфянистых почвах. На склонах сельг можно встретить вейниково-травяные березняки с участием группы видов неморального разнотравья. На возделываемых в прошлом, а ныне заброшенных озерных террасах описаны кисличные, кислично-папоротниковые, таволговые березняки. В зоне перехода от озерных террас к побережью встречаются узкой полосой березняки серовейниковые. В целом, березняки достаточно разнообразны, хотя и не занимают больших площадей. Березовые леса включают 2 группы ассоциаций (травяные и сфагновые). Наиболее широко представлена группа травяных березняков: описаны ассоциации вейниковых, кисличных, кислично-папоротниковых, таволговых и серовейниковых березовых лесов. На основе выделенных ранее синтаксонов эколого-фитоценотической классификации, приводимых в литературных источниках, мною для ключевого участка были описаны: 8 ассоциаций, 3 варианта ассоциаций березовых лесов, и 2 сообщества, также использованных при построении легенды карты. Классификационная схема березняков построена с целью выделения типологических единиц на крупномасштабной карте растительности на основе эколого-фитоценотической классификации.

Классификационая схема березовых лесов

Гр. асс. **Betuleta herbosa**

1. Асс. **Betuletum calamagrostidosum arundinaceae**

1а. Вар. **herbosum**

2. Асс. **Betuletum oxalidosum**

2а. Вар. **filicolioso-herbosum**

3. Асс. **Betuletum filipendulosum**

4. Асс. **Betuletum calamagrostidosum canescenti**

4а. Вар. **riparium**

4б. Сообщество **Betuletum calthosum**

Гр. асс. **Betuleta sphagnosa**

5. Асс. **Betuletum equisetoso-sphagnosum**

6. Асс. **Betuletum caricoso-herboso-sphagnosum**

6а. Сообщество **Betuletum menyanthosum**

7. Асс. **Betuletum myrtilloso-sphagnosum**

7а. Вар. **Pineto-betuletum myrtillosum polytrichoso-sphagnosum**

8. Асс. **Betuletum fruticuloso-polytrichoso-sphagnosum**

Betuleta herbosa – Березовые травяные леса

Березняки травяные встречаются на склонах и подножиях сельг, на озерных террасах, в береговой полосе. Почвы террас глинистые, местами с застойным увлажнением.

Асс. Betuletum calamagrostidosum arundinaceae – Березовые вейниковые леса

Вар. **herbosum – Березовые вейниково-разнотравные леса** (табл. 1, оп № 1–5) приводится для дренированных пологих склонов и подножий сельг. В древостое помимо березы есть примесь ели (*Picea abies*) и ольхи серой (*Alnus incana*). Есть предположение, что данные березняки со временем восстановятся до ельников кисличнотравяных или неморальнотравных. Сомкнутость

[2] Соотношение пород древостоя дано по числу особей по 10-бальной шкале.

Таблица 1. Геоботанические описания березовых травяных лесов (Северо-Западное Приладожье)
Table 1. Relevés of birch herb forests (North-Western Ladoga region)

Группы ассоциаций/Groups of associations	Betuleta herbosa																																			
Ассоциации Associations	1. B. calamagr. arundniaceae					2. Betuletum oxalidosum																3. B. filipend.			4. B. calamagrostosum canescenti											
Варианты Variants	1a. herbosum											2a. filicolioso-herbosum															4a. riparium									4б.
№ описания № of relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
Год/Year	1997	1997	1997	2019	2020	2019	2019	2019	2019	2019	2020	2019	2019	2020	2003	2003	2020	2020	2019	1997	1997	2019	2019	2019	2003	2019	2019	2020	2019	2019	2020	2019	2019	2019	2019	2019
Тип геокомплекса Type of geocomplex	Ss	Ss	Sh	Ss	Sl	Ll^k	Pl^k	Pl^k	Ll^k	Ll^k	Ll^k	Pfl^k	Ll^k	Pl^k	Pl	Ll^k	Pl^k	Ll^k	Pl^k	Pl	Pl	Pl^k	Ll^k	Ll^k	Ll^k	Ll^k	Ll^k	Ll	Ll	Ll	Ll	Ll	Ll	Ll	Ll	Ll^k
Сомкнутость крон 1-го полога: Crown density of the 1st canopy:	**0.4**	**0.3**	**0.3**	**0.5**	**0.4**	**0.7**	**0.5**	**0.7**	**0.7**	**0.6**	**0.7**	**0.6**	**0.6**	**0.6**	**0.3**	**0.3**	**0.5**	**0.6**	**0.5**	**0.3**	**0.3**	**0.5**	**0.6**	**0.4**	**0.3**	**0.7**	**0.5**	**0.5**	**0.4**	**0.6**	**0.6**	**0.5**	**0.5**	**0.5**	**0.5**	**0.6**
Betula pendula* + *B. pubescens	**6**	**8**	**6**	**9**	**7**	**10**	**9**	**6**	**7**	**8**	**6**	**7**	**10**	**8**	**6**	**5**	**9**	**8**	**5**	**7**	**8**	**9**	**10**	**10**	**6**	**8**	**9**	**10**	**10**	**10**	**10**	**9**	**10**	**10**	**10**	**10**
Высота, м Height, m	24	20	17–18	16–21	17–19	15–16	18–21	16–19	17	17	16–18	15–17	18–20	18–20	18	18	18–19	19–20	16–18	20–23	20	17	18–20	17	10–16	12–16	16	16–17,20	16	16–18	16–18	16–18	18	16–17	16–17	15–17
Диаметр, см Diameter, cm	.	.	.	20–45,60	12–25	6–18	18–40,60	22–35	10–20	20–28	14–24	12–25	10–38	10–20	.	.	14–24	14–26	22–50	.	.	10–20	12–35	12–20	15–20	8–24	10–20	10–18	10–26	10–18	9–28	8–30	10–30	15–28	12–20	14–30
Populus tremula	4	+	1	.	2	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	3	.	.	.	.	3	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Высота, м Height, m	23	17	18	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	21–20	.	22–24	.	.	.	.	20	17–18	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Диаметр, см Diameter, cm	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	20–30	.	.	.	.	.	.	40–60	14–20	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Picea abies	.	+	2	1	+	.	.	+	.	.	.	1	.	1	2	+	1	.	4	+	1	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Высота, м Height, m	.	20	18	18	13	.	.	.	.	.	.	17	.	14–17	19	.	16	.	16–19	.	20	.	.	.	20	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Диаметр, см Diameter, cm	.	.	.	25	10	.	.	.	.	.	.	10–20	.	10–15	.	.	10–12	.	20–45	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Pinus sylvestris	.	2	1	.	1	+	1	3	.	.	.	2	.	1	.	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Высота, м / Height, m	.	20	17	.	18	.	.	18–20	.	.	.	20	.	20	.	20	.	18–21	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Диаметр, см Diameter, cm	.	.	.	.	22	.	.	16–30	.	.	.	40	.	20–24	.	.	.	22–30	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Alnus incana	+	.	+	.	+	.	.	1	3	2	4	.	.	.	2	4	+	+	1	+	1	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Таблица 1. Продолжение

Высота, м Height, m	.	.	.	.	15	.	.	14–16	15	15–16	15	.	.	.	17	17	16	14–16	8–14	.	.	16	.	.	.	.	15	.	.	.	.	.	.	.	.
Диаметр, см Diameter, cm	.	.	.	.	12	.	.	12–18	8–14	9–15	8–22	.	.	.	.	.	.	10	6–10	.	.	10	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Сомкнутость крон	.	.	.	0.3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2-го полога: Crown density of the 2nd canopy:																																			
Picea abies	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Высота, м Height, m	.	.	10–12	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	12	.	.	12	10–12	13	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Диаметр, см Diameter, cm	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10–14	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Alnus incana	+	.	+	4	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Высота, м Height, m	9	.	8–12	11–13	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	7	.	.	6	10–11	14	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Диаметр, см Diameter, cm	.	.	.	5–8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sorbus aucuparia	+	.	.	6	.	.	+	.	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Высота, м Height, m	9	.	.	9–10	.	.	10–12	.	.	6	.	10	.	10	.	.	.	.	.	.	9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Диаметр, см Diameter, cm	.	.	.	6–11	.	.	6–9	.	.	.	.	6–10	.	6–7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Padus avium	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Высота, м Height, m	.	.	.	.	.	.	.	5–6	.	.	7	.	.	.	.	.	.	.	6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Диаметр, см Diameter, cm	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6–8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Acer platanoides	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Высота, м Height, m	.	.	.	.	.	.	10	.	8	7	.	.	.	.	.	.	.	10–11	8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Диаметр, см Diameter, cm	.	.	.	.	.	.	13	.	7–10	.	.	.	.	.	.	.	.	10–12	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Подрост Young growth, %	**15**	**8**	**5**	**10**	**7**	**3**	**3**	**40**	**20**	**20**	**40**	**5**	**15**	**7**	**7**	**20**	**10**	**10**	**12**	**20**	**20**	**+**	**.**	**+**	**10**	**5**	**5**	**3**	**.**	**2**	**+**	**1**	**2**	**.**	**.**	**+**
Высота, м Height, m	2	6	1.5	2	1–3	1.5	1.5	1–3.5	1–2	3–4	1–4	0.5–4	4	0.5–4	4	3	0.5–3	0.5–5	1–5	3.5	3	.	.	3	3	1–4	.	1–4	.	2–3	.	.	.	.	.	1
Alnus incana	7	.	+	5	1	1	1	5	.	.	3	**5**	**12**	**3**	**7**	**10**	**2**	+	**10**	**10**	**13**	+	.	.	7	5	5	.	.	2	.	.	.	.	.	.
Picea abies	+	+	.	.	1	.	+	.	.	.	.	.	.	3	.	+	1	.	+	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Populus tremula	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.	1	.	+	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Таблица 1. Продолжение

Betula pendula+B. pubescens	+	+	+	.	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	3	.	+	+	.	.	.	.	.
Sorbus aucuparia	8	8	5	5	1	2	1	5	.	2	2	1	3	+	+	+	+	1	.	+	7	.	.	+	2	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Padus avium	.	.	.	.	2	.	1	**40**	**20**	**20**	**35**	.	.	1	.	+	7	7	2	10	.	.	.	5	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Кустарники Shrubs, %	**.**	**+**	**1**	**+**	**+**	**.**	**3**	**7**	**5**	**.**	**5**	**+**	**+**	**.**	**+**	**2**	**2**	**5**	**+**	**+**	**1**	**.**	**.**	**5**	**+**	**.**	**+**	**5**	**.**	**.**	**.**	**3**	**2**	**1**	**2**	**+**
Высота, м Height, m	.	2	2	.	1	.	1.5	0.5–1.2	1	.	0.5–2	.	2	.	1	2	0.5–2	.	.	1.5	2	.	.	1	.	.	.	1	.	.	.	2	3	4	2–3	.
Lonisera xylosteum	.	.	.	.	+	.	3	7	3	.	5	+	.	.	.	.	2	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Rubus idaeus	.	.	+	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	+	2	.	2	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Frangula alnus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+
Salix cinerea	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	5	.	.	.	3	2	1	.	+
Травяно-кустарничковый ярус, % Herb-dwarf shrub layer, %	**80**	**40**	**35**	**55**	**50**	**15**	**60**	**15**	**20**	**40**	**55**	**50**	**45**	**40**	**30**	**40**	**50**	**45**	**80**	**60**	**60**	**50**	**45**	**30**	**40**	**40**	**60**	**25**	**20**	**40**	**20**	**30**	**35**	**25**	**35**	**70**
Vaccinium myrtillus	5	5	5	8	+	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Vaccinium vitis-idaea	+	2	2	2	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Trientalis europaea	1	3	+	1	2	+	1	1	.	.	.	+	1	+	.	2	+	.	1	+	1	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Maianthemum bifolium	3	1	+	3	2	2	2	+	.	.	.	2	.	1	.	+	1	+	3	1	2	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Luzula pilosa	+	5	.	1	+	+	1	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Fragaria vesca	3	2	2	+	.	.	+	1	.	.	+	.	1	.	.	1	1	.	1	+	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Veronica chamaedrys	5	2	5	+	1	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	1	+	.	+	2	3	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Viola riviniana	3	.	+	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Orthilia secunda	+	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Solidago virgaurea	+	1	1	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Potentilla erecta	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex digitata	+	2	+	1	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Agrostis tenuis	1	2	1	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Avenella flexuosa	1	5	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Calamagrostis arundinacea	**45**	**20**	**25**	**15**	**10**	.	1	+	.	1	.	2	12	.	+	.	+	1	1	7	7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Pteridium aquilinum	7	+	2	5	.	.	5	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Convallaria majalis	20	3	+	1	5	.	5	.	.	.	.	+	1	5	.	+	.	.	2	+	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Rubus saxatilis	10	+	3	3	3	+	3	2	.	1	1	+	4	+	3	.	1	2	3	2	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Melampyrum pratense	2	7	+	1	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	2	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Geranium sylvaticum	3	+	3	.	.	.	.	.	.	.	2	+	.	.	2	.	.	2	.	5	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Таблица 1. Продолжение

Angelica sylvestris	5	2	2	1	+	+	+	.	+	.	.	+	3	.	+	+	.	+	1	15	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Lathyrus vernus	5	+	3	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Stellaria holostea	.	2	.	2	2	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Melica nutans	5	3	2	2	+	.	+	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Hepatica nobilis	7	+	5	5	4	.	2	.	1	5	2	5	5	2	+	2	7	5	7	3	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Milium effusum	+	4	+	+	2	.	2	.	1	5	1	5	.	2	5	.	5	3	4	+	15	5	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Aegopodium podagraria	+	.	.	.	.	.	2	.	7	5	3	2	+	.	3	3	+	3	5	.	1	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Paris quadrifolia	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Gymnocarpium dryopteris	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	3	5	2	.	.	.	.	5	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Dryopteris filix-mas	+	2	3	+	5	.	2	1	.	.	1	3	.	3	.	3	7	1	4	3	.	.	.	.	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Oxalis acetosella	10	5	2	15	3	**7**	**25**	**15**	**5**	**12**	**8**	**20**	**10**	**12**	**15**	**15**	**20**	**10**	**25**	**5**	**7**	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Equisetum sylvaticum	.	.	.	.	+	4	5	3	2	10	.	5	2	2	15	7	2	3	20	+	+	5	.	.	10	2	8	3	.	.	.	.	.	.	.	.
Dryopteris carthusiana	+	+	.	.	2	2	5	3	1	3	+	10	3	2	2	3	1	2	10	2	5	4	.	1	2	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Athyrium filix-femina	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	7	10	5gr	4	2	+	.	1	10	+	.	.	.	3	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Filipendula ulmaria	.	.	.	.	.	.	.	+	3	+	7	.	.	.	.	10	8	12	3	1	.	**25**	**25**	**10**	3	5	8	1	.	.	+	.	.	.	.	.
Deschampsia caespitosa	.	.	.	1	2	+	+	.	.	.	+	.	.	5	2	2	3	+	+	5	10	+	7	10	.	8	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Geum rivale	.	.	.	.	3	.	.	.	1	.	7	.	.	.	3	10	2	2	5	5	5	2	.	.	.	8	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Anthriscus sylvestris	+	.	.	.	+	.	+	+	.	.	5	.	.	.	+	+	+	+	+	2	2	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ranunculus fallax	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	2	.	.	.	+	1	+	2	.	1	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Crepis paludosa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	5	.	.	.	5	+	.	2	.	.	2	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Trollius europaeus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	3	1	.	.	.	2	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ranunculus repens	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	1	+	.	.	.	.	.	5	.	2	.	.	.	1	.	.	+
Viola palustris	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	3	1	.	.	.	+	+	.	.	.	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Calamagrostis canenscens	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	5	.	.	.	.	.	.	.	.	3	**30**	**5**	**15**	**20**	**5**	**20**	**10**	**12**	**15**	**15**	**25**	+
Equisetum pratense	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	+	5	.	.	.	.	.	3	.	.	5	12	10	2	3	8	2	2	5	3	5	10
Lysimachia vulgaris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	3	+	2	3	3	2	2	2	+	2	1	2	3	2
Lysimachia nummularia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	+	3	5	1	5	5	+	5	+	3
Naumburgia thyrsiflora	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.
Carex cinerea	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	+	2	.	.	5	3	.	.	.
Glyceria maxima	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	**3**	**+**	**+**	**8**	**1**	**2**	.
Carex acuta	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	2	3	.	+	.	.	.	3	.
Stachys palustris subsp. *wolgensis*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1	1	2	1	+

Таблица 1. Продолжение

Myosotis palustris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	9	.	.	.	+	2	2	.	.	3
Galium uliginosum	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	1	1	+	.	1	2	.	.	1
Iris pseudacorus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	3	1	.	1	.	.	**12**
Caltha palustris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	4	5	+	2	2	2	1	2	1	**25**
Carex vesicaria	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	**10**
Carex elongata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	**20**
Campanula rotundifolia	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cirsium helenioides	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	+	.	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Melandrium rubrum	.	.	.	.	1	.	.	+	.	.	1	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Hypericum maculatum	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Мохово-лишайниковый ярус, %	**5**	**45**	**25**	**40**	**5**	**12**	**5**	**10**	**5**	**+**	**+**	**.**	**5**	**+**	**5**	**5**	**+**	**+**	**80**	**30**	**40**	**15**	**+**	**.**	**15**	**5**	**+**	**12**	**15**	**35**	**+**	**20**	**1**	**15**	**7**	**15**
Moss-lichen layer, %																																				
Rhytidiadelphus triquetrus	2	30	5	30	3	.	3	+	.	.	.	.	5	+	.	2	.	.	35	25	25	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Hylocomium splendens	+	3	1	10	.	1	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Pleurozium schreberi	1	8	5	.	1	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	2	.	+	.	+	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Dicranum polysetum	1	3	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Climacium dendroides	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	3	.	.	.	.	**5**	**+**	**7**	**15**	**20**	**+**	**20**	**1**	**15**	**7**	**10**
Calliergon cordifolium	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	15	.	.	.	.	.	.
Cirriphyllum piliferum	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	20	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Plagiomnium medium	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Rhytidiadelphus squarrosus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	15	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sphagnum girgensonii	.	.	.	.	.	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	12	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Plagiomnium sp.	1	.	5	.	+	.	2	10	.	+	.	.	.	.	3	1	+	+	.	.	.	.	.	.	3	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Brachitecium sp.	.	.	.	.	1	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Видовое богатство Species richness:	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Травяно-кустарничковый ярус Herb-dwarf shrub layer	29	23	24	14	19	10	20	14	11	10	18	18	14	13	21	22	20	20	19	41	38	13	6	8	14	12	18	11	10	11	10	12	14	8	11	15

Таблица 1. Окончание

Мохово-лишайниковый ярус Mosses-lichen layer	8	4	9	2	4	6	3	3	0	2	1	0	1	3	1	3	2	2	7	4	5	1	1	0	2	2	1	2	1	2	1	2	1	1	1	2
№ описания № of relevé	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**	**20**	**21**	**22**	**23**	**24**	**25**	**26**	**27**	**28**	**29**	**30**	**31**	**32**	**33**	**34**	**35**	**36**

Примечание: В таблице соотношение пород древостоя дано по 10-балльной шкале. Для подроста, кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов приведено проективное покрытие видов (%). Ассоциации и варианты: 1. асс. **Betuletum calamagrostidosum arundinaceae**; 1а. вар. **herbosum**; 2. Асс. **Betuletum oxalidosum**; 2а. Вар. **filicolioso-herbosum**; 3. Асс. **Betuletum filipendulosum**; 4. Асс. **Betuletum calamagrostidosum canescenti**; 4а. Вар. **riparium**; 4б. Сообщество **Betuletum calthosum.**

Note: The proportion of tree species is given on a 10-point scale. The projective cover of species (%) is provided for young growth, shrub, grass- dwarf shrub and moss-lichen layers. Associations and variants: 1. Ass. **Betuletum calamagrostidosum arundinaceae**; 1a. Var. **herbosum**; 2. Ass. **Betuletum oxalidosum**; 2a. Var. **filicolioso-herbosum**; 3. Ass. **Betuletum filipendulosum**; 4. Ass. **Betuletum calamagrostidosum canescenti**; 4a. Var. **riparium**; 4б. Community **Betuletum calthosum.**

Ниже приводятся малообильные виды, встреченные в 1–3 описаниях (первая цифра – номер описания, в скобках – проективное покрытие вида).

The species with low coverage found in 1–3 relevés are listed below (the first digit: the relevé number; in parentheses: the projective cover of the species).

Древостой/Stand: *Alnus glutinosa* 11 (+)/16/32, 25 (1); *Padus avium* 20 (+), 33 (+); *Salix caprea* 22 (+); *Salix pentandra* 32 (1), 33 (+); *Sorbus aucuparia* 1 (+), 3 (+); **Подрост/ Young growth:** *Acer platanoides* 7 (+), 12 (+), 18 (3); *Alnus glutinosa* 16 (10); *Pinus sylvestris* 2 (+); *Salix caprea* 2 (+); **Кустарники/Shrubs:** *Daphne mezereum* 12 (+), 16 (+); *Juniperus communis* 2 (+), 3 (1), 13 (+), 21 (1); *Ribes nigrum* 18 (+); *Salix myrsinifolia* 35 (2); *S. phylicifolia* 27 (+); *Viburnum opulus* 4 (+), 12 (+), 21 (+). **Травянистые растения/Herbaceous plants:** *Actaea spicata* 7 (+); *Agrostis alba* 36 (+); *Alchemilla vulgaris* 20 (+); *Alopecurus pratensis* 21 (+); *Anthoxanthum odoratum* 2 (+); *Campanula persicifolia* 1 (+), 3 (+), 20. *Cardamine sp.* 27 (+), 35 (+);*Carex pallescens* 20 (+), 21 (+); *Circaea alpina* 20 (+), 21 (+); *Clinopodium vulgare* 1 (2); *Comarum palustre* 25 (+), 33 (1); *Coronaria flos-cuculi* 27 (+);*Dactylis glomerata* 11 (3), 18 (1), 23 (2); *Equisetum fluviatile* 24 (+);*Galeopsis bifida* 35 (+); *Galium boreale* 2 (+), 3 (+); *Galium mollugo* 3 (+); *Galium palustre* 15 (+), 25 (+), 26 (+); *Geum urbanum* 7 (+), 8 (5); *Hieracium murorum* 21 (+); *Lathyrus pratensis* 1 (+), 3 (+); *Leucanthemum vulgare* 20 (+); *Lycopodium annotinum* 19 (+); *Lycopus europaeus* 33 (+); *Lythrum salicaria* 36 (+); *Melampyrum nemorosum* 29 (1), 34 (+); *M. sylvaticum* 21 (+); *Moehringia trinervia* 1 (+), 20 (+); *Phalaroides arundinacea* 30 (1); *Platanthera bifolia* 21 (+); *Poa palustris* 2 (+), 21 (2); *Poa pratensis* 20 (+); *Polygonatum multiflorum* 1 (+); *Polypodium vulgare* 1 (+), 2 (+), 3 (1); *Prunella vulgaris* 1 (+), 20 (+), 21 (+); *Pulmonaria obscura* 9 (3); *Pyrola rotundifolia* 2 (+), 3 (1), 21 (2); *Scirpus sylvaticus* 16 (+); *Scutellaria galericulata* 35 (+); *Stachys sylvestris* 20 (+); *Stellaria graminea* 1 (+), 3 (+), 21 (1); *Succisa pratensis* 3 (+), 20+), 21 (1); *Thalictrum flavum* 32 (+); *Urtica dioica* 8 (1), 9 (+), 11 (+); *Veronica officinalis* 1 (+), 3 (+, 4 (+); *Vicia cracca* 1 (+); *Vicia sepium* 5 (+), 17 (+), 20 (+); *Viola canina* 3 (+), 16 (+). **Мхи/ Mosses:** *Herzogiella seligerii* 19 (+); *Plagiomnium ellipticum* 36 (5); *Polytrichum commune* 3 (+), 6 (+), 28 (3); *Ptilidium ciliare* 1 (+); *Ptilium crista-castrensis* 3 (1); *Rhodobryum roseum* 1 (+), 3 (1), 19 (3); *Sciuro-hypnum oedipodium* 6 (1); *Sphagnum squarrosum* 6 (5). **Лишайники/Lichens:** *Peltigera aphthosa* 3 (1).

Типы геокомплексов (по Исаченко, Резников, 1996): **Ss –** склоны сельг средней крутизны с редкими скальными выходами и чехлом делювия и супесчаной морены мощностью до 1 м.; **Sh –** узкие внутрисельговые ложбины с чередованием выходов кристаллических пород и рыхлых отложений различного состава.; **Sl –** пологие нижние части склонов сельг, перекрытые озерными отложениями и маломощным щебнистым делювием, с постоянным подтоком грунтовых вод.; **Pga –** волнистые, иногда пологонаклонные равнины в области погружения Балтийского щита, сложенные маломощными валунными суглинками и супесями (мореной), с редкими выходами плотнокристаллических пород, с различной степенью дренажа, могут встречаться переувлажненные участки с маломощным торфом.; **Pfl^{k} –** окультуренные волнистые равнины на безвалунных супесях.; **Pl –** дренированные слабоволнистые пологонаклонные террасированные равнины на безвалунных глинах и суглинках.; **Pl^{k}** – окультуренные пологонаклонные (2–5°) террасы на безвалунных глинах и суглинках.; **Ll –** слабонаклонные (1–2°) низкие террасы на безвалунных глинах и суглинках, длительно естественно переувлажненные.; **Ll^{k} –** окультуренные слабонаклонные (1–2°) низкие террасы на безвалунных глинах и суглинках.; **Bm** – торфяники замкнутых и полузамкнутых слабопроточных понижений, мезоолиготрофные и мезотрофные, гомогенные и с концентрической структурой; в том числе сплавины по берегам озер; мощность торфа, как правило, менее 2 м.; **Bm^{d}** – осушенные торфяники замкнутых и полузамкнутых слабопроточных понижений, мезоолиготрофные и мезотрофные.

Types of geocomplexes (according to Isachenko, Reznikov, 1996): **Ss** – selga (hill) slopes of medium steepness with rare rocky outcrops, cover of deluvium and sandy loam moraine up to 1 m thick.; **Sh** – narrow intra-selga hollows with alternating outcrops of crystalline rocks and loose sediments of various compositions.; **Sl** – gentle lower parts of selga slopes, overlaid by lake sediments and thin gravelly deluvium, with a constant inflow of groundwater.; **Pga** – undulating, sometimes gently sloping plains in the area of Baltic Shield immersion, composed of thin boulder loams and sandy loams (moraine), with rare outcrops of hard crystalline rocks, with varying degree of drainage, waterlogged areas with thin peat may occur.; **Pfl^{k}** – cultivated undulating plains on boulder-free sandy loams.; **Pl** – drained gently undulating gently sloping terraced plains on boulder-free clays and loams.; **Pl^{k}** – cultivated gently sloping (2–5°) terraces on boulder-free clays and loams.; **Ll** – slightly sloping (1–2°) low terraces on boulder-free clays and loams, naturally waterlogged for a long time.; **Ll^{k}** – cultivated slightly sloping (1–2°) low terraces on boulder-free clays and loams.; **Bm** – peat bogs of closed and semiclosed low-flowing depressions, mesooligotrophic and mesotrophic, homogeneous and with a concentric structure; including floating bogs on lake shores; peat thickness is generally less than 2 m.; **Bm^{d}** – drained peat bogs of closed and semiclosed low-flowing depressions, mesooligotrophic and mesotrophic.

Таблица 2. Геоботанические описания березовых сфагновых лесов (Северо-Западное Приладожье)
Table 2. Relevés of birch sphagnous forests (North-Western Ladoga region)

Группы ассоциаций Groups of associations	**Betuleta sphagnosa**																					
Ассоциации Associations	**5. Betuletum equisetoso-sphagnosum**							**6. Betuletum caricoso-herboso-sphagnosum**							**7. B. myrtilloso-sphagnosum**				**8. B. fruticuloso-polytricho-sphagnosum**			
Варианты Variants														**6a**			**7a**					
№ описания № of relevé	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**12**	**13**	**14**	**11**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**	**20**	**21**	**22**
Год Year	2004	2003	1993	2019	2004	2019	2004	2004	2019	2018	2019	2019	2019	2019	1992	2004	2003	2004	1997	1997	1997	1996
Тип геокомплекса Type of geocomplex	Ll	Bm	Ll	Ll^{k}	Sh	Ll^{k}	Ll^{k}	Bm	Ll^{k}	Bm	Bm^{d}	Bm^{d}	Bm^{d}	Bm	Sh	Sh	Sh	Pga	Pga	Bm	Bm	Bm
Сомкнутость древесного яруса Crown density	**0.3**	**0.3**	**0.4**	**0.5**	**0.3**	**0.6**	**0.5**	**0.3**	**0.3**	**0.3**	**0.6**	**0.2**	**0.2**	**0.2**	**0.3**	**0.4**	**0.2**	**0.4**	**0.3**	**0.3**	**0.2**	**.**
Betula pendula + *B. pubescens*	**5**	**8**	**8**	**10**	**7**	**10**	**10**	**10**	**10**	**8**	**10**	**10**	**10**	**8**	**10**	**6**	**8**	**6**	**7**	**8**	**8**	**10**
Высота, м Height, m	.	18–20	18	16–17	13–15	15–17	20–22	.	15–17	12–14	12–15	6	5–6	9–12	14–16	.	.	.	.	.	.	5
Диаметр, см Diameter, cm	.	20	.	10–38	10–20	10–30	10–30	.	10–25	8–16	7–20	10	8–10	8–20	.	.	.	.	.	.	.	.
Picea abies	2	1	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	+	+	.	1	.	.	.
Высота, м Height, m	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8–12	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Диаметр, см Diameter, cm	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6–15	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Pinus sylvestris	3	1	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	2	.	**4**	**2**	**4**	**2**	**2**	**2**	.
Высота, м Height, m	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10–13	.	.	.	.	.	.	.	.
Диаметр, см Diameter, cm	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10–20	.	.	.	.	.	.	.	.
Alnus incana	.	.	2	+	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.
Высота, м Height, m	.	.	.	12	8–10	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Диаметр, см Diameter, cm	.	.	.	.	8–12	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Подрост/Young growth, %	**1**	**20**	**20**	**2**	**+**	**7**	**3**	**1**	**5**	**5**	**+**	**3**	**+**	**5**	**25**	**1**	**5**	**.**	**7**	**12**	**10**	**7**
Высота, м Height, m	1.5	5	2.5	.	1.5	0.5–3	4	2	2–5	0.3–1	2.5	0.5–2	1	4	.	.	2	.	2.5	2	2	5
Alnus incana	.	10	20	2	0.1	5	1	.	5	.	.	3	+	.	.	.	1	.	.	.	.	.
Picea abies	1	+	+	.	+	.	+	1	.	5	+	.	.	.	.	.	+	.	2	1	.	.

Таблица 2. Продолжение

Populus tremula	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	1	+	.
Betula pendula+B.pubescens	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	5	10	1	1	.	5	10	10	+
Sorbus aucuparia	.	3	+	.	.	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.
Кустарники	**.**	**15**	**+**	**3**	**1**	**+**	**2**	**5**	**3**	**5**	**15**	**5**	**7**	**20**	**.**	**.**	**1**	**20**	**5**	**5**	**10**	**.**
Shrubs, %																						
Высота, м	.	1.5	2.5	1–4	.	.	2	1.5	1–2	4	1.5–5	.	.	3	.	.	1.5	3.5	1.5	3	1	.
Height, m																						
Salix cinerea	.	15	.	2	1	.	.	5	3	5	10	.	.	20	.	.	+	20	5	5	5	.
Salix phylicifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	5	7	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Травяно-кустарничковый ярус, %	**20**	**15**	**50**	**45**	**20**	**35**	**20**	**15**	**40**	**12**	**15**	**25**	**20**	**50**	**50**	**55**	**30**	**6**	**25**	**20**	**20**	**15**
Herb-dwarf shrub layer, %																						
Equisetum sylvaticum	**10**	**10**	**30**	**20**	**12**	**10**	**10**	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.
Oxalis acetosella	.	.	7	5	+	3	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Dryopteris carthusiana	.	1	10	4	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
Athyrium filix-femina	.	.	7	3	1	1	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Viola palustris	.	5	2	5	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Equisetum pratense	.	3	5	.	3	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Naumburgia thyrsiflora	.	.	3	5	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Deschampsia caespitosa	.	.	7	.	.	1	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Geum rivale	.	.	5	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Comarum palustre	6	5	1	5	+	.	.	**5**	**10**	**8**	**5**	**3**	**2**	**3**	.	.	.	+	.	.	.	.
Calamagrostis canenscens	2	5	2	7	.	2	.	.	12	+	5	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Carex rostrata	.	.	.	.	.	.	.	**10**	**8**	**+**	**3**	**2**	**5**	**+**	.	.	.	.	.	.	1	.
Equisetum fluviatile	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	2	8	10	2	.	.	.	.	.	.	.	.
Lysimachia vulgaris	.	.	5	.	.	2	+	.	2	.	3	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex cinerea	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	2	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+
Filipendula ulmaria	.	.	5	.	1	.	5	.	.	.	2	5	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Galium uliginosum	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	+	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Calamagrostis neglecta	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Menyanthes trifoliata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	**20**	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex lasiocarpa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	15	.	.	.	.	.	.	5	.
Vaccinium myrtillus	1	+	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	**40**	**50**	**25**	**5**	**20**	**3**	**+**	**+**
Vaccinium vitis-idaea	3	+	2	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	5	5	5	+	5	1	+	+
Ledum palustre	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	3	+	3	**3**	**7**	**5**	**5**
Vaccinium uliginosum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	**3**	**+**	**5**	**5**
Carex globularis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	.	.	2	5	+	.
Eriophorum vaginatum	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	3	6	5	4
Oxycoccus palustris	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	5	.	.	.	.	.	.	3	3
Chamaedaphne calyculata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	5	3
Trientalis europaea	+	3	5	1	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	+	3	.	.	+	.	.
Maianthemum bifolium	.	3	5	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
Melampyrum pratense	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	1	3	.	.

Таблица 2. Окончание

Luzula pilosa	.	.	+	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	1	.	.
Мохово-лишайниковый ярус, % **Moss-lichen layer, %**	**100**	**90**	**60**	**70**	**60**	**50**	**5**	**100**	**80**	**90**	**90**	**60**	**65**	**100**	**95**	**90**	**90**	**100**	**100**	**90**	**90**	**90**
Polytrichum commune	.	15	5	5	.	.	1	10	.	3	.	.	.	5	.	65	30	40	25	35	55	30
Sphagnum girgensohnii	90	75	50	45	20	45	2	90	70	.	70	.	.	.	75	25	55	60	70	35	.	.
Sphagnum sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	10	15	60
Sphagnum teres	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	20	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sphagnum riparium	.	.	.	.	.	.	.	.	.	50	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sphagnum centrale	.	.	.	.	.	.	.	.	.	20	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sphagnum fimbriatum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	20	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sphagnum angustifolium	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	75	.	.	.	.	.	.	.	.
Sphagnum divinum	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	20	.	.	.	.	.	5	10	.
Sphagnum russovii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	45	40	.	.	.	.	.	.	.	10	.
Sphagnum squarrosum	.	.	.	20	.	.	.	.	10	3	.	15	10	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Plagiomnium ellipticum	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	+	10	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Calliergon cordifolium	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Climacium dendroides	.	.	2	1	1	2	.	.	.	.	.	.	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Plagiomnium sp.	.	.	.	1	30	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Видовое богатство **Species richness:**	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Травяно-кустарничковый ярус **Herb-dwarf shrub layer**	7	10	37	15	10	19	13	4	5	7	9	7	8	13	4	5	15	5	8	9	14	11
Мохово-лишайниковый ярус **Moss-lichen layer**	1	2	4	5	5	4	4	2	2	5	2	4	5	3	1	3	5	2	5	7	5	2
№ описания / № of relevé	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**12**	**13**	**14**	**11**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**	**20**	**21**	**22**

Примечание: В таблице соотношение пород древостоя дано по 10-балльной шкале. Для подроста, кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов приведено проективное покрытие видов (%). Варианты ассоциаций: 6а. Вар. **menyanthosum** асс. **Betuletum caricoso-herboso-sphagnosum**; 7а. Вар. **Pineto-betuletum myrtillosum polytrichoso-sphagnosum** асс. **Betuletum myrtilloso-sphagnosum**. Описания № 3, 15, 22 выполнены Г.А. Исаченко.

Note: The proportion of tree species is given on a 10-point scale. The projective cover of species (%) is provided for young growth, shrub, grass- dwarf shrub and moss-lichen layers. Associations and variants: 5. Ass. **Betuletum equisetoso-sphagnosum**; 6. Ass. **Betuletum caricoso-herboso-sphagnosum**; 6a. Var. **menyanthosum**; 7. Ass. **Betuletum myrtilloso-sphagnosum**; 7a. Var. **Pineto-betuletum myrtillosum polytrichoso-sphagnosum**. The relevés № 3, 15, 22 were made by G.A. Isachenko.

Ниже приводятся малообильные виды, встреченные в 1–3 описаниях (первая цифра – номер описания, в скобках – проективное покрытие вида).

The species with low coverage found in 1–3 relevés are listed below (the first digit: the relevé number; in parentheses: the projective cover of the species).

Древостой/Stand: *Padus avium* 6 (+)/7 м; *Picea abies* 10 (+)/4–6 м; *Populus tremula* 1 (+), 2 (+); *Salix caprea* 12 (+); *Sorbus aucuparia* 6 (+)/6–7 м, 17 (+); **Подрост/Young growth:** *Acer platanoides* 6 (2); *Padus avium* 4 (+), 7 (+); *Pinus sylvestris* 2 (+), 15 (5), 21 (+); *Salix caprea* 6 (+), 15 (10); **Кустарники/Shrubs:** *Frangula alnus* 5 (+), 6 (+), 17 (1); *Juniperus communis* 2 (+), 17 (+); *Rubus idaeus* 9 (+); *Salix aurita* 3 (+), 21 (%); *S. myrsinifolia* 4 (1); **Травянистые растения/Herbaceous plants:** *Aegopodium podagraria* 3 (+), 6 (+); *Andromeda polifolia* 21 (3); *Anemone nemorosa* 7 (2); *Angelica sylvestris* 3 (+), 4 (+); *Calamagrostis arundinacea* 3 (+), 17 (1); *C. phragmitoides* 6 (3), 11 (2); *Caltha palustris* 5 (1), 7 (+); *Carex limosa* 22 (1); *C. magellanica* 11 (2); *C. nigra* 17 (1), 21 (1); *Circaea alpina* 3 (+); *Cirsium helenioides* 3 (1); *Dactylorhiza maculata* 11 (+); *Drypteris expansa* 7 (5); *Empetrum nigrum* 21 (+); *Eriophorum polystachion* 22 (1); *Fragaria vesca* 3 (+); *Galium palustre* 3 (3), 6 (+); *Geranium sylvaticum* 3 (+);*Gymnocarpium dryopteris* 3 (5); *Lycopodium annotinum* 3 (+), 4 (1), 17 (+); *Lysimachia nummularia* 5 (1); *Milium effusum* 3 (+), 6 (5); *Orthilia secunda* 1 (+), 17 (+); *Oxycoccus microcarpus* 21 (1); *Peucedanum palustre* 6 (+); *Platanthera bifolia* 3 (+); *Potentilla erecta* 17 (+); *Pteridium aquilinum* 6 (+), 17 (2); *Pyrola minor* 3 (+); *P. rotundifolia* 3 (+); *Ranunculus fallax* 3 (1); *R. repens* 6 (+); *Rubus chamaemorus* 22 (1); *R. saxatilis* 3 (2), 7 (+), 17 (+); *Scirpus sylvaticus* 5 (+), 7 (10gr); *Stellaria holostea* 4 (+); *Veronica chamaedrys* 3 (+); *Viola canina* 3 (+); *V. palustris* 10 (+). **Мхи/Mosses:** *Dicranum polysetum* 17 (2), 19 (+), 20 (2); *Hylocomium splendens* 17 (2), 19 (+); *Pleurozium schreberi* 17 (2), 19 (5), 20 (2); *Rhytidiadelphus squarrosus* 5 (10); *Rhytidiadelphus triquetrus* 3 (3); *Sciuro-hypnum oedipodium* 6 (2). **Лишайники/Lichens:** *Cladonia rangifeina* 20 (+).

0.3–0.5, высота берез 16–21 (до 24) м, диаметр стволов – 20–45 (изредка до 60) см. Иногда развивается второй ярус из ольхи серой и рябины (*Sorbus aucuparia*) высотой 9–13 м. В подросте преобладают рябина и ольха серая, а также отмечаются ель, береза и осина (*Populus tremula*). Кустарниковый ярус не развит. В травяно-кустарничковом ярусе отмечается обилие видов разных групп: таежные лесные (*Vaccinium myrtillus*, *Oxalis acetosella*, *Calamagrostis arundinacea*, *Pteridium aquilinum*, *Melampyrum pratense*, *Convallaria majalis*, *Maianthemum bifolium*); опушечно-луговые (*Fragaria vesca*, *Rubus saxatilis*, *Veronica chamaedrys*); виды богатых почв (*Geum rivale*, *Viola riviniana*, *Geranium sylvaticum*, *Angelica sylvestris*); неморально-травные *(Hepatica nobilis*, *Lathyrus vernus*, *Melica nutans*, *Stellaria holostea*, *Aegopodium podagraria*, *Millium effusum*, *Dryopteris filix-mas*, *Poa nemoralis*). Моховой покров 5–45%, наиболее часто встречаются *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*.

Диагностические виды ассоциации: *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Lathyrus vernus*, *Geranium sylvaticum*.

По набору травянистых видов эти березняки находятся относительно близко к асс. **Calamagrostio arundinaceae–Betuletum** группы богатых лесов и асс. **Aegopodio–Betuletum** (березняки неморально-травные), выделенные В.И. Василевичем (Vasilevich, 1996). Кроме неморальных видов в таких березняках довольно обычны и обильны группы бореального (*Maianthemum bifolium*, *Dryopteris carthysiana*, *Oxalis acetosella*, *Geranium sylvaticum*) и опушечного разнотравья (*Convallaria majalis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Veronica chamaedrys*, *Fragaria vesca*). У А.А. Ниценко (Nitzenko, 1972) березняки вейниковые с неморальными видами включены в группу мезофильных березняков средних почв. Березняки с елью чернично-вейниковые считаются производными от ельников чернично-кисличных (Rysin, 1979). Сообщества вейниковых березняков описаны для Ленинградской обл., (Volkova, Khramtsov, 2003; Volkova et al., 2007; Vasilevich, Kessel, 2017), Новгородской, (Liksakova, 2004), Ярославской обл. (Abaturov et al., 1982), Московской обл. (Rysin, 1979), Белоруссии (Geltman, 1958; Urkevich, Geltman, 1965). Близкие по составу березняки разнотравные с *Geranium sylvaticum*, *Lathyrus vernus*, *Rubus saxatilis* описаны для Соткинского карстового ландшафта Архангельской области (Buzunova, 1974). С.В. Дегтева (Degteva, 2001) приводит ассоциации **Betuletum ruboso saxatilis–calamagrostidosum arundinaceae**, сообщества этой ассоциации занимают верхние части склонов с мезотрофными влажными супесчаными и суглинистыми дерново-подзолистыми почвами.

Асс. **Betuletum oxalidosum – Березовые кисличные леса**

Березняки кисличные (табл. 1, оп. № 6–11) характерны для слабоволнистых и пологих окультуренных в прошлом под сельскохозяйственные земли озерных глинистых террас. Древостой сомкнутостью 0.5–0.7, высотой от 15 до 21 м, диаметр стволов от 6 до 40 см (местами до 60 см), с примесью сосны, ольхи серой. Изредка отмечается во 2-м ярусе рябина, черемуха (*Padus avium*), клен (*Acer platanoides*). В подросте обычны ольха серая, рябина, местами встречаются ель, береза, осина. В ряде описаний подлесок из *Padus avium* достигал высоты 2–4 м, с сомкнутостью – 20–40%. В кустарниковом ярусе чаще всего встречается жимолость (*Lonisera xylosteum*). Травяно-кустарничковый ярус слагают *Oxalis acetosella*, *Dryopteris carthusiana*, *Equisetum sylvaticum*. Другие виды менее постоянны, из них наиболее значимы: *Maianthemum bifolium*, *Rubus saxatilis*, *Aegopodium podagraria*, *Milium effusum*, *Dryopteris filix-mas*, *Filipendula ulmaria*. Моховой ярус слабо развит, наиболее постоянны: *Rhytidiadelphus triquetrus* и виды р. *Plagiomnium*.

Диагностические виды ассоциации: *Oxalis acetosella*, *Dryopteris carthusiana*, *Equisetum sylvaticum*.

Березняки кисличные были описаны для Ленинградской области (Nizenko, 1972; Vasilevich, 1996; Volkova, 2011; Liksakova, Kurbatova, 2021), Новгородской области (Liksakova, 2004), Республики Коми – **Betuletum oxalidosum** (Degteva, 2001). Близкие к описанным автором березовые леса приводятся как травяные на месте осушенных сельскохозяйственных земель для памятника природы “Комаровский берег” (Bibikova et al., 2002). В березняках кисличной серии увеличивается постоянство видов опушек и полян (по сравнению с ельниками кисличными) (Fedorchuk et al., 2005).

Вар. **filicolioso-herbosum** (табл. 1., оп. № 12–21). На более сырых участках озерных террас встречаются березовые кислично-папоротниково-травяные леса. В древостое примешивается ель, сосна, осина, ольха серая. Сомкнутость 0.3–0.6. Высота березы 15–23 м, диаметр – от 10–12 до 50 см; высота ели – 14–20 м, диаметр – 10–45 см; высота сосны – 18–21 м, диаметр – 20–40 см. Во 2-м ярусе изредка отмечаются ель, ольха серая, рябина, черемуха, клен. В подросте преобладает ольха серая. Менее обильны, но постоянно встречаются ель, осина, рябина, черемуха, единично. В одном описании был отмечен обильный подрост ольхи черной. Кустарники малообильны, чаще всего отмечаются малина, крушина, жимолость. В травяном покрове доминирует кислица. Содоминируют *Equisetum sylvaticum*, папоротники (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mass*, *D. carthusiana*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Thelypteris phegopteris*).

Также широко представлены группы борельного (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Fragaria vesca*, *Veronica chamaedrys*), дубравного (*Convallaria majalis*, *Rubus saxatilis*, *Geranium sylvaticum*), неморального (*Aegopodium podagraria*, *Hepatica nobilis*, *Melica nutans*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia*) и мезогигрофитного разнотравья (*Filipendula ulmaria*, *Deschampsia cespitosa*, *Geum rivale*, *Angelica sylvestris*, *Crepis paludosa*, *Viola palustris*). Моховой покров не всегда развит: образует куртины *Rhytidiadelphus triquetrus* с покрытием от 5 до 35%, изредка отмечаются *Climacium dendroides*, *Cirriphyllum piliferum*, *Rhodobryum roseum*, виды р. *Plagiomnium* и др.

Диагностические виды ассоциации: *Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Equisetum sylvaticum*.

В.И. Василевич (Vasilevich, 1996) выделял березняки кисличные с набором дифференцирующих видов папоротников: *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris austriaca*, *Gymnocarpium dryopteris.* В нашем случае березняки находятся в несколько более влажных условиях, о чем свидетельствует участие в сложении покрова видов мезогигрофитного разнотравья. Для Вологодской области приводятся березняки кислично-разнотравные с костяникой, земляникой, медуницей, звездчаткой, майником (Gavrilov, Karpov, 1962). А.А. Ниценко (Nitzenko, 1972) в мезофильной группе богатых почв выделял березняки крупнопапоротниково-широкотравные, которые связаны с повышенным увлажнением. Им отмечалось, что по мере увеличения плодородия почв за счет листового опада в крупнопапоротниковых березняках появляются дубравные виды и виды, требовательные к богатству почв. С.В. Дегтева (Degteva, 2001) для Коми внутри асс. **Betuletum oxalidosum** приводит вар. **mixto-dryopteridosum** с господством крупных папоротников: *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*, *D. carthysiana*.

Асс. Betuletum filipendulosum – Березовые таволговые леса

Березняки таволговые (табл. 1., оп. № 22–24) описаны на переувлажненных озерных террасах. Сомкнутость 0.4–0.6, высота 17–20 м, диаметр древостоя 12–35 см. В подросте встречается черемуха, береза и рябина. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Filipendula ulmaria*, местами содоминирует *Deschampsia cespitosa*, другие виды менее обильны, среди них: *Lysimachia vulgaris*, *Anthriscus sylvestris*, *Dryopteris carthusiana*, *Milium effusum*, *Calamagrostis canenscens*, *Cirsium helenioides*, *Carex cinerea* и др. Моховой покров не развит. В одном описании встречен *Rhytidiadelphus squarrosus*.

Диагностические виды ассоциации: *Filipendula ulmaria*, *Deschampsia cespitosa*.

Березняки таволговые (асс. **Filipendulo-Betuletum**) характерны для богатых и сырых почв (Vasilevich, Kessel, 2017). Были описаны на заброшенных угодьях на Ладоге на о-ве Коневец (Liksakova, Kurbatova, 2021). Для поймы р. Волхов в сообществах таволговых березняков отмечается участие папоротников (*Athyrium filix-femina*, *Matteuccia struthiopteris*) и других мезогигрофитов: *Equisetum sylvaticum*, *Geum rivale*, *Calamagrostis canescens*, *Deschampsia cespitosa*, *Ranunculus repens* (Liksakova, 2004). В Республике Коми описаны сообщества асс. **Betuletum filipendulosum** с мезогигрофитным разнотравьем (*Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis canescens*, *C. purpurea*, *Cirsium oleraceum*, *Geum rivale*), приводятся для плоских ложбин стока и по долинам ручьев (Degteva, 2001), и с гигрофитным разнотравьем (*Calla palustris*, *Caltha palustris*, *Carex cespitosa*, *Lysimachia vulgaris*, *Viola epipsila*) для подножий склонов и пойм малых рек (Degteva, 2002). Березняки таволговые приводятся для северо-запада (Ipatov, 1960; Nizenko, 1972), Архангельской (Popov, 2017), Ярославской обл. (Abaturov et al., 1982), Беларусии (Gel'tman, 1958). В Карелии в заповеднике "Кивач" описаны березняки хвощово-таволговые с участием *Geum rivale*, *Viola epipsila* и др. (Kucherov et al., 2006). Березняки с высоким участием таволги описаны как влажнотравные для заказника "Озеро Щучье" (Volkova, 2017).

Асс. Betuletum calamagrostidosum canescenti – Березовые серовейниковые леса

Березняки серовейниковые (табл. 1., оп. № 25–26) занимают глинистые озерные террасы, слабодренированные, нарушенные – окультуренные в прошлом под сельскохозяйственные угодья. Для этих березняков в составе древостоя отмечено присутствие осины, ели, а в травяном покрове, помимо *Calamagrostis canenscens* и сопутствующих *Equisetum pratense* и *Lysimachia vulgaris*, характерны лесные мезогигрофиты (*Equisetum sylvaticum*, *Dryopteris carthusiana*, *D. filix-mass*, *Athyrium filix-femina*), а также виды, индицирующие "луговое прошлое" данных сообществ – *Deschampsia caespitosa*, *Filipendula ulmaria*, *Trollius europaeus.* В моховом покрове отмечаются с небольшим покрытием *Sphagnum girgensohnii*, *Climacium dendroides*, виды р. *Plagiomnium*.

Диагностические виды ассоциации: *Calamagrostis canenscens*, *Equisetum pratense*, *Lysimachia vulgaris.*

Березняки серовейниковые описаны ранее как асс. **Betuletum calamagrostidosum** (Sambuk, 1930), **Calamagrostio canescentis–Betuletum** (Vasilevich, 1997), они занимают мезотрофные слабозаболоченные местообитания (Vasilevich, Kessel, 2017). Асс. **Calamagrostio canescentis-Betuletum** описана также в Новгородской обл., наиболее часто здесь встречаются *Dryopteris carthusiana*, *Lysimachia vulgaris*, *Equisetum sylvaticum* (Liksakova,

2004). На востоке Ленинградской обл. описана асс. **Betuletum lanceolatae calamagrostidosum**, отличающаяся от нашей наличием *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Rubus arcticus* (Ipatov, 1960). Для Республики Коми приводятся сообщества асс. **Betuletum calamagrostidosum** с доминирующими *Calamagrostis canescens* либо *C. purpurea*, из других ценотически значимых видов: *Aconitum septentrionale*, *Equisetum pratense*, *Filipendula ulmaria* и др. (Degteva, 2001). Н.В. Климова с соавторами (Klimova et al., 2020) приводят для Васюганской равнины осиново-березовые леса с доминированием вейника (*Calamagrostis phragmitoides*) и участием осок (*Carex canescens*, *C. vaginata*, *C. disperma*), отмечая, что значительную часть видового состава этих лесов составляют лесо- и лугово-болотные виды, требовательные к трофности, характерные для эвтрофных лесных болот с питанием грунтовыми водами, отсутствующие при мезотрофном заболачивании таежных лесов.

Вар. riparium – Березовые серовейниковые прибрежные леса

Для ненарушенных современных плоских и переувлажненных озерных террас, примыкающих к побережью Ладожского озера, был выделен вар. **riparium** (табл. 1., оп. № 27[3]–35), который несколько отличается от описанной выше ассоциации. Эти березняки встречаются на переходе между растительностью побережий и сельговых склонов, образуя экологический ряд: прибрежно-водная растительность → ивняки → березняки серовейниковые прибрежные → растительность склонов сельг (экотон: прибрежная растительность–лес). Древостой слагает береза, изредка в примеси ива пятитычинковая (*Salix pentandra*). Сомкнутость – 0.4–0.7, средняя высота берез – 16–17 м, диаметр стволов – 8–30 см. В подросте отмечается ольха серая, береза, а из кустарников – ива серая (*Salix cinerea*). В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Calamagrostis canenscens*. Характерными для данных сообществ являются лугово-болотные *Lysimachia nummularia*, *Equisetum palustre* и болотно-лесные *Lysimachia vulgaris*, *Naumburgia thyrsiflora*.

Виды, диагносцирующие выделенный вариант – прибрежно-болотно-луговые: *Carex acuta*, *Glyceria maxima*, *Myosotis palustris*, *Stachys palustris* subsp. *wolgensis*, *Galium uliginosum*, *Iris pseudacorus*, *Caltha palustris*. Эти виды заходят в березняки из прибрежно-водных сообществ побережий Ладожского озера (Makarova, 2020). В моховом покрове постоянен *Climacium dendroides*, но малообилен (от 0.5–1.0 до 15–20%).

На о-ве Коневец описаны относительно близкие по составу березняки болотнотравяные с обилием *Naumburgia thyrsiflora*, *Calamagrostis canescens*, *Galium palustre*, *Comarum palustre*, *Carex elongata* и преобладанием *Sphagnum riparium* в моховом покрове (Liksakova, Kurbatova, 2021).

Сообщество **Betuletum calthosum – Березовые белокрыльниковые леса**

Березняки белокрыльниковые (табл. 1, оп. № 36) были описаны на вторично обводненной плоской озерной террасе, в прошлом окультуренной и используемой под сенокосы. В настоящее время отмечено переобводнение, режим увлажнения проточный, с сезонным весенне-начало летним застаиванием. В древостое сомкнутостью 0.6 абсолютно доминирует береза высотой 15–17 м и диаметром стволов – 14–30 см. В подросте единично ель, из кустарников также единично *Salix cinerea* и *Frangula alnus*. Травяной покров слагают преобладающие *Caltha palustris*, *Carex vesicaria*, *C. elongata*. Из других видов обильны *Equisetum pratense*, *Iris pseudacorus*. С небольшим обилием встречены *Myosotis palustris*, *Lysimachia vulgaris*, *L. nummularia*, *Lythrum salicaria* и др. В моховом покрове с небольшим покрытием встречаются *Climacium dendroides* и *Plagiomnium ellipticum*.

В поймах малых рек Республики Коми описаны близкие по составу вейниковые березовые леса с участием видов: *Lysimachia vulgaris*, *Caltha palustris*, *Calla palustris*, *Comarum palustre*, *Carex cespitosa* (Degteva, 2002). **Callo-Betuletum**, березняк белокрыльниковый развивается в условиях очень высокого проточного увлажнения. Дифференцирующая группа видов включает в себя *Peucedanum palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Scutellaria galericulata*, *Calla palustris*, *Carex elongata*, *Thelypteris palustris*, *Equisetum fluviatile*, что свидетельствует о далеко зашедшем евтрофном заболачивании. Для пониженных участков лесных болот Судь-Деснянского междуречья приводятся относительно близкие по составу сообщества субасс. **Vaccinio uliginosi – Betuletum pubescentis comaretosum palustris**, выделенные в вар. ***Carex lasiocarpa*** с диагностическими видами: *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Phalaroides arundinaceae (*Semenishchenkov, 2009). Вокруг лагун о-ва Коневец распространены относительно близкие по составу березняки осоковые с *Carex nigra*, *C. vesicaria*, *C. acuta*, а также участием *Naumburgia thyrsiflora*, *Galium palustre*, *Ranunculus repens* и др. (Liksakova, Kurbatova, 2021).

Betuleta sphagnosa – Березовые сфагновые леса

Сфагновые березняки исследуемой территории были отмечены на озерных глинистых террасах, плоских и отчасти вогнутых участках ступеней сельг, в межсельговых ложбинах с разной степенью застойного увлажнения, на мезотрофных болотах. Группа включает 4 ассоциации: **Betuletum equisetoso-sphagnosum**, **B. comarosum-sphagno-**

[3] Описание № 27 по своему флористическому составу является переходным от типичных березняков серовейниковых к прибрежному варианту.

sum, **Betuletum myrtilloso-sphagnosum**, **Betuletum fruticuloso-polytrichoso-sphagnosum**.

Асс. Betuletum equisetoso-sphagnosum – Березовые хвощово-сфагновые леса

Березняки хвощово-сфагновые (табл. 2, оп. № 1–7) характерны для переувлажненных окультуренных в прошлом озерных террас, также могут встречаться в межсельговых ложбинах и на малых по площади мезотрофных болотах, появляющихся в вогнутых формах рельефа плоских сельг. Древостой средней сомкнутости – 0.3–0.5. Высота берез от 13–15 до 20–22 м, диаметр 10–38 см. В примеси отмечается ель, сосна, осина, ольха серая. В подросте местами обильна ольха серая, достаточно часто хотя и с небольшим покрытием встречаются ель, рябина, черемуха. Среди кустарников наиболее постоянны ива серая, крушина. Травяно-кустарничковый ярус средней сомкнутости, доминирует *Equisetum sylvaticum*, также постоянны присутствуют *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, виды кисличной группы (*Oxalis acetosella*, *Dryopteris carthusiana*, *Athyrium filix-femina*), мезогигрофитного и гигрофитного разнотравья (*Calamagrostis canenscens*, *Equisetum pratense*, *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Viola palustris*, *Comarum palustre*). Моховой покров достаточно сомкнутый, но местами бывает практически не выражен. В его сложении принимают участие *Sphagnum girgensohnii* и другие виды: *Polytrichum commune*, *Sphagnum squarrosum*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Climacium dendroides*, виды р. *Plagiomnium*.

Диагностические виды: *Equisetum sylvaticum*, *Dryopteris carthusiana*, *Calamagrostis canenscens*, *Sphagnum girgensohnii*.

Для Северо-Запада приводятся березняки хвощово-сфагновые (Ipatov, 1960; Nitzenko, 1972; Vilikainen, Kuchko, 1974; Volkova et al., 1999, 2007; Bibibkova et al., 2002). В Республике Коми описаны подобные березняки (**Betula sp. – Equisetum sylvaticum – Sphagnum girgensohnii**) на участках с избыточным застойным увлажнением (Degteva et al., 2001). Асс. **Betuletum equisetoso sylvaticae sphagnosum** описана для проточных лощин Пинежского заповедника Архангельской обл. (Popov, 2017). Сфагново-хвощовые березняки являются переходом к низинным болотам (Nitzenko, 1972).

Асс. Betuletum caricoso-herboso-sphagnosum – Березовые осоково-травяно-сфагновые леса

Березняки осоково-травяно-сфагновые (табл. 2, оп. № 8–14) встречаются на мезотрофных болотах, в том числе мелиолированных в прошлом, но в настоящем с нарушенной системой осушительных канав, в результате чего участки, на которых отмечены эти березняки, характеризуются застойным увлажнением. Древостой либо полностью березовый, либо с небольшой примесью низкобонитетных сосен или елей. Сомкнутость 0.2–0.6, высота – от 5–6 до 15–16 м, диметр – 7–25 см. В подросте местами ель, ольха серая не более 2 м высотой. Из кустарников обычны ивы: *Salix cinerea* и/или *S. phylicifolia*. Травяной покров местами сильно разреженный, состоит из гигрофитного разнотравья: *Carex rostrata*, *C. cinerea*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Calamagrostis neglecta*, *Filipendula ulmaria*, *Eryophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*. Моховой покров сомкнутый, может быть образован разными сочетаниями сфагнов: *Sphagnum girgensohnii*, *S. squarrosum*, *S. angustifolium*, *S. russowii*, *S. riparium*, *S. centrale*, *S. divinum*, *S. fimbriatum*, *S. teres*. Также в сложении мохового яруса принимают участие *Polytrichum commune*, *Calliergon cordifolium*, виды рода *Plagiomnium*.

Диагностические виды: *Carex rostrata*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, виды рода *Sphagnum*.

Близкие по составу сообщества приводятся как осоково-сфагновые березняки (Vilikainen, Kuchko, 1974; Degteva, 2001). Березняки пушицево-сфагновые, сходные по составу с нашими, описаны как асс. **Sphagno angustifolii–Betuletum**, в травостое могут быть обильными *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis canescens*, *Phragmites australis*, *Eriophorum vaginatum*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Oxycoccus palustre*, *Chamaedaphne calyculata* (Vasilevich, 1997). Для о-ва Коневец описаны березняки вейниково-сфагновые, относительно близкие по составу к нашим: в подлеске *Salix phylicifolia*, а в травяно-кустарничковом ярусе обильны *Calamagrostis canescens*, *Carex canescens*, *C. elongata*, *Equisetum pratense*, *Naumburgia thyrsiflora*, в моховом – либо *Sphagnum girgensohnii*, *S. riparium* и *S. squarrosum*, либо (в сообществе с большим участием мезофильных видов) *Sphagnum russowii* и *S. centrale* (Liksakova, Kurbatova, 2021).

Сообщество **Betuletum menyanthosum – Березовые вахтовые леса** (табл. 2, оп № 11) выделен по доминирующей вахте (*Menyanthes trifoliata*). В травостое участвуют также осоки (*Carex lasiocarpa*, *C. magellanica*, *C. rostrata*). В моховом покрове преобладают *Sphagnum angustifolium*, *S. divinum*.

В бассейне Печоры описаны березняки вахтово-осоково-сфагновые (Pavlova, 1970) с другим составом осок (*Carex diandra*, *C. appropinquata*, *C. cespitosa*) Близкие по составу березняки вахтово-сфагновые (*Betula* sp. – *Menyanthes trifoliata* – *Sphagnum warnsdorfii* + *S. capillifolium*) описаны в Коми в притеррасье крупных рек и по окраинам болот (Degteva et al., 2001). В Пинежском заповеднике (Архангельская обл.) в проточных мезотрофных западинах встречаются сообщества асс. **Betuletum caricoso vesicariae-sphagnosum** с доминирующими *Carex vesicaria* и *Menyanthes trifoliata*, и в моховом ярусе – *Sphagnum fallax*, *S. riparium* (Popov, 2017). Для окраин лесных болот Судь-Деснянского междуречья приводятся близкие по

составу сообщества субасс. **Vaccinio uliginosi – Betuletum pubescentis comaretosum palustris**, выделенные в вар. ***Carex lasiocarpa*** с диагностическими видами: *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Phalaroides arundinaceae* (Semenishchenkov, 2009).

Асс. Betuletum myrtilloso-sphagnosum – Березовые чернично-сфагновые леса

Березняки чернично-сфагновые (табл. 2, оп. № 15) встречаются на ключевом участке эпизодически, ассоциация выделена преимущественно на основании литературных данных.

Вар. **Pineto-betuletum myrtillosum polytrichoso-sphagnosum** более распространен. Сосново-березовые чернично-долгомошно-сфагновые леса (табл. 2, оп. № 16–18), которые развиваются в неглубоких межсельговых ложбинах. Сомкнутость низкая – 0.2–0.4, высота древостоя 14–16 м. Подрост главным образом состоит из березы, изредка отмечаются рябина, ольха серая, ива козья (*Salix caprea*), из кустарников местами обильна ива серая, единично можжевельник (*Juniperus communis*) и крушина. В травяно-кустарничковом ярусе либо нет совсем доминирующих видов, либо преобладает черника. Другие виды малообильны: *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Trientalis europaea*. Моховой покров 90–100%, состоит главным образом из *Sphagnum girgensohnii* и *Polytrichum commune*. Местами также отмечаются *Sphagnum divinum* и зеленые мхи: *Pleurozium shreberi*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*.

Диагностические виды ассоциации, а также варианта: *Vaccinium myrtillus*, *Sphagnum girgensohnii*, *Polytricum commune.*

Березняки чернично-сфагновые (**Myrtillo–Betuletum**) наиболее олиготрофная ассоциация березняков (Vasilevich, Kessel, 2017). В.И. Василевич (Vasilevich, 1997) выделил субасс. **polytrichetosum** внутри асс. **Sphagno girgensohnii–Betuletum** с доминированием *Polytricum commune* и более высоким постоянством группы травянистых видов незаболоченных лесов. Березняки чернично-сфагновые и чернично-долгомошные неоднократно приводятся разными авторами (Vilikainen, Kuchko, 1974; Abaturov et al., 1982; Smagin, 1991; Volkova, 2011, 2017; Volkova et al., 2007; Vasilevich, Kessel, 2017). Асс. **Betuletum myrtilloso-polytrichosum** приводятся для Архангельской обл. (Popov, 2017), но без участия сфагновых мхов.

Асс. Betuletum fruticuloso-polytrichoso-sphagnosum – Березовые кустарничково-долгомошно-сфагновые леса

Березняки с сосной кустарничково-долгомошно-сфагновые встречаются на краевых участках мезотрофных торфяников (табл. 2, оп. № 19–22). Древостой с примесью сосны, с низкой сомкнутостью (0.2–0.3). В подросте постоянна береза, изредка – ель и осина. Кустарники представлены *Salix cinerea* и *S. aurita*, не более 5%. Травяно-кустарничковый ярус слагают лесные и болотные кустарнички: доминируют *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre*; остальные представлены незначительно, но разнообразны (*V. vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Empetrum nigrum*, *Oxycoccus palustris*, *O. microcarpus*, *Rubus chamaemorus*). Также для сообщества характерны *Carex globularis* и *Eriophorum vaginatum*. Другие виды осок (*Carex lasiocarpa*, *C. nigra*, *C. limosa*) и *Eriophorum polystachion* встречаются эпизодически. Моховой покров слагают *Polytrichum commune* и виды рода *Sphagnum: S. girgensohnii*, *S. russowii*, *S. divinum*.

Диагностические виды: *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre*, *Eriophorum vaginatum*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii.*

А.А. Ниценко (Nitzenko, 1972) в оксилофильной группе березняков описал долгомошно-сфагново-черничные, долгомошно-сфагново-хвощевые и долгомошно-сфагново-болотно-кустарничковые сообщества как переходные между долгомошными и сфагновыми березняками. Сходные с нашими сосново-березовые кустарничково-долгомошно-сфагновые леса приводятся для Ленинградской обл. (Volkova, 2011; Volkova, Khramtsov, 2003).

Обсуждение

Выделение синтаксономических единиц растительности проводилось с целью создания крупномасштабной геоботанической карты на основе эколого-фитоценотической классификации, с учетом произошедших антропогенных нарушений: восстановление лесов после сплошных рубок, пожаров и в результате зарастания сельскохозяйственных угодий.

Большая часть современных березовых лесов Северо-Западного Приладожья занимает местоположения, где в прошлом росли сосновые и сосново-еловые чернично-зеленомошные, еловые кисличные, папоротниковые или влажнотравные, сосновые кустарничково-сфагновые леса.

Березовые леса, сформировавшиеся на озерных глинистых террасах, встречаются чаще и занимают площади большие, чем березняки на склонах сельг или на мезотрофных торфяниках. Фитоценотически березовые леса на озерных террасах оказались наиболее разнообразны. Это прежде всего связано с экологическими характеристиками озерных террас, которые подразделяются на супесчаные и глинистые, дренированные и слабодренированные, ненарушенные и нарушенные (окультуренные под сельскохозяйственные угодья). Для озерных террас характерны сообщества травяной группы: **Betuletum oxalidosum**, **B. filipendulosum**, **B. calamagrostidosum canescentis**; и березняки сфагновой группы – асс. **Betuletum**

equisetoso-sphagnosum. Для асс. **B. calamagrostidosum canescentis**, выделяемой разными авторами, был описан вар. **riparium**, сообщества которого в Северо-Западном Приладожье приурочены к краевой зоне озерных террас, примыкающих непосредственно к побережьям Ладожского озера (экотон лес–прибрежная растительность). Для этих прибрежных березняков в составе напочвенного покрова диагностическими видами являются прибрежно-лугово-болотные виды: *Carex acuta*, *Glyceria maxima*, *Myosotis palustris*, *Stachys palustris* subsp. *wolgensis* и др.

Для склонов сельг была выявлена только одна ассоциация березовых лесов – асс. **Betuletum calamagrostidosum arundniacea**. В составе древостоя березняков вейниковых на склонах сельг всегда присутствует примесь других пород: ели, сосны, осины. И в целом, для склонов сельг характерно участие разнообразных по составу и формуле древостоя лесных сообществ, при достаточно постоянном флористическом составе напочвенного покрова. Это связано, в первую очередь с антропогенным воздействием (сплошные или выборочные рубки, пожары), так и с природными явлениями (ветровалы).

Березовые леса сфагновой группы (асс. **Betuletum myrtilloso-sphagnosum**, **B. fruticuloso-polytrichoso-sphagnosum**), занимающие межсельговые ложбины, плоские или вогнутые ступени сельг и неглубокие межсельговые мезотрофные торфяники, характеризовались относительно бедным флористическим составом, отражающим постепенный переход сообществ от лесных к болотным, и от мезо- к олиготрофным. Для окраек относительно крупных мезотрофных и мезоевтрофных болот характерны относительно флористически богатые сообщества асс. **Betuletum caricoso-herboso-sphagnosum**.

Видовое разнообразие (табл. 1, 2) травяно-кустарничкового яруса варьирует от 6 до 41 вида в травяных, и от 4 до 37 в сфагновых березняках; видовое разнообразие мохового яруса, соответственно – от 1 до 9, и от 1 до 7 видов. Напочвенные лишайники были отмечены в двух сообществах и в целом не характерны для березовых лесов Северо-Западного Приладожья.

В целом на фитоценотическое и флористическое разнообразие березовых лесов в пределах ключевого участка в Северо-Западном Приладожье влияют следующие факторы: разнообразие ландшафтных (геоморфологических, почвенных, тип увлажнения) условий, степень освоенности и преобразования территории, а также давность прекращения сельскохозяйственной деятельности.

Заключение

Березовые леса Северо-Западного Приладожья не имеют большого распространения, но занимают широкую экологическую нишу (склоны и подножия сельг, межсельговые понижения, окультуренные в прошлом под сельскохозяйственные земли озерные террасы, мезотрофные торфяники). В связи с чем березняки оказались достаточно разнообразно представлены: выделены 2 группы ассоциаций (**Betuleta herbosa**, **Betuleta shagnosa**), 8 ассоциаций и 2 варианта ассоциаций, березовых лесов. В группе березняков травяных были выделены ассоциации: **Betuletum calamagrostidosum**, **Betuletum oxalidosum**, **Betuletum filipendulosum, Betuletum calamagrostidosum canescenti**. Для асс. **B. calamagrostidosum canescenti**, описан новый вариант – **riparium**. Березовые леса сфагновой группы представлены ассоциациями: **Betuletum equisetoso-sphagnosum**, **B. caricoso-herboso-sphagnosum**, **B. myrtilloso-sphagnosum**, **B. fruticuloso-polytrichoso-sphagnosum**.

Разнообразие типов березовых лесов в пределах ключевого участка ландшафтного района Северо-Западное Приладожье связано с разнообразием ландшафтных условий, степенью их преобразования и давностью прекращения сельскохозяйственной деятельности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Л.Е. Курбатовой (БИН РАН) за определение мохообразных, Г.А. Исаченко (СПбГУ) за предоставленные полевые материалы.

Работа выполнена по плановой теме Лаборатории географии и картографии растительности БИН РАН № 121032500047-1 “Растительность Европейской России и Северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Abaturov et al.] Абатуров Ю.Д., Зворыкина К.В., Ильюшенко А.Ф. 1982. Типы березовых лесов центральной части южной тайги. М. 155 с.

[Bibikova et al.] Бибикова Т.В., Волкова Е.А., Храмцов В.Н. 2002. Характеристика растительности. – В кн: Комаровский берег – комплексный памятник природы. СПб. С. 49-66.

[Buzunova] Бузунова И.О. 1974. Березняки Соткинского ландшафта средней Пинеги. – Вестник Ленинградскго университета. 6: 108–113.

[Cherepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 992 с.

[Degteva] Дегтева С.В. 2001. Классификация березняков подзон южной и средней тайги Республики Коми. I. Березняки травянистые (Betuleta herbosa). – Растительность России. СПб. 2: 3–37.

[Degteva] Дегтева С.В. 2002. Лиственные леса подзон южной и средней тайги республики Коми: Автореф. дис. ... док. биол. наук. Коми научный центр УрО РАН. Сыктывкар. 40 с.

[Degteva et al.] Дегтева С.В., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н., Шубина Т.П. 2001. Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов Европейского Севера. СПб. Наука. 269 с.

Falkengren-Grerup U., ten Brink D., Brunet J. 2006. Land use effects on soil N, P, C and pH persist over 40–80 years of forest growth on agricultural soils. – For. Ecol. Manag. 225 (1–3): 74–81. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.027

[Fedorchuk et al.] Федорчук В.Н., Нешатаев В.Ю., Кузнецова М.Л. 2005. Лесные экосистемы северо-западных районов России: Типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб. 382 с.

[Gavrilov, Karpov] Гаврилов К.А., Карпов В.Г. 1962. Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены. Типы леса и почвы северной части Вологодской области. – Тр. Ин-та леса и древесины. Т. LII. М.-Л. С. 5–119.

[Geltman] Гельтман В.С. 1958. Типы березовых лесов Полесской низменности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск. 24 с.

[Ignatov et al.] Игнатов М.С., Афонина О.М., Игнатова Е.А., Аболиня А.А., Акатова Т.В., Баишева Э.З., Бардунов Л.В., Барякина Е.А., Белкина О.А., Безгодов А.Г., Бойчук М.А., Черданцева В.Я., Чернядьева И.В., Дорошина Г.Я., Дьяченко А.П., Федосов В.Э., Гольдберг И.Л., Иванова Е.И., Юкониене И., Каннукене Л., Казановский С.Г., Харзинов З.Х., Курбатова Л.Е., Максимов А.И., Маматкулов У.К., Манакян В.А., Масловский О.М., Напреенко М.Г., Отнюкова Т.Н., Партыка Л.Я., Писаренко О.Ю., Попова Н.Н., Рыковский Г.Ф., Тубанова Д.Я., Железнова Г.В., Золотов В.И. 2006. Список мхов Восточной Европы и Северной Азии. – Arctoa. 15: 1–130.

[Ipatov] Ипатов В.С. 1960. Березняки восточных районов Ленинградской области. – Ученые записки Ленинградского государственного университета. Геоботаника. 290: 154–164. 29: 156–170.

[Isachenko] Исаченко Г.А. 2018. Многолетняя динамика ландшафтов Северо-Западного Приладожья по данным стационарных наблюдений. – Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле. 63 (1): 3–21. https://doi.org/10.21638/11701/spbu07.2018.101

[Isachenko, Reznikov] Исаченко Г.А., Резников А.И. 1996. Динамика ландшафтов тайги Северо-Запада Европейской России. СПб. РГО. 1996. 166 с.

Isachenko G.A., Reznikov A.I. 2003. The landscape map of the Karelian Isthmus. M 1 : 500 000. – In: Natural environment of the coastal area and water body of the Gulf of Finland (region of port "Primorsk"). St. Petersburg. Map-insert.

Jonczak J., Jankiewicz U., Kondras M., Kruczkowska B., Oktaba L., Oktaba J., Olejniczak I., Pawłowicz E., Polláková N., Raab T., Regulska E., Słowińska S., Sut-Lohmann M. 2020. The influence of birch trees (Betula spp.) on soil environment – A review. – For. Ecol. Manag. 477. 118486. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118486

[Klimova et al.] Климова Н.В., Чернова Н.А., Никифоров А.Н., Дюкарева А.Г. 2020. Особенности флористического состава и ценотичесгой структуры березовых лесов в экотоне лес-болото на юге Васюганской равнины. – Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология. Красноярск. 13 (1): 25–43. https://doi.org/10.17516/1997-1389-0314

[Kucherov et al.] Кучеров И.Б., Филимонова Л.В., Кутенков С.А., Максимов А.И., Максимова Т.А. 2006. Географическая структура лесных ценофлор заповедника "Кивач". Природа государственного заповедника "Кивач". – Тр. Кар НЦ РАН. 10: 71–84.

Kund M., Vares A., Sims A., Tullus H., Uri V. 2010. Early growth and development of silver birch (*Betula pendula* Roth.) plantations on abandoned agricultural land. – European Journal of Forest Reseach. 129: 679–688. https://doi.org/10.1007/s10342-010-0369-0

[Liksakova] Ликсакова Н.С. 2004. Мелколиственные леса Чудовского района Новгородской области. – Бот. журн. 89 (8): 1319–1342.

[Liksakova, Kurbatova] Ликсакова Н.С., Курбатова Л.Е. 2021. Растительность острова Коневец (Ладожское озеро, Ленинградская область). – Бот. журн. 106 (3): 21–39. https://doi.org/10.31857/S0006813621030054

Makarova M. 2010. Large-scale mapping of actual vegetation in heterogeneous landscape conditions (NW Ladoga region, Russia). – Conf. proc. "Mapping and monitoring of Nordic vegetation and landscapes". 115, NO–1431 As, Norway. Norsk institutt for skog og landskap. Viten fra Skog og landskap [Norwegian forest and landscape institute. Forest and landscape research]. 01 (10): 75–79.

[Makarova] Макарова М.А. 2020. Прибрежно-водная растительность островов Ладожского озера (Северо-Западное Приладожье). – Материалы IX Междунар. науч. конф. по водным макрофитам "Гидроботаника 2020" (Борок, Россия, 17–21 октября 2020 г.) – Борок: ИБВВ РАН, Ярославль. 107–109.

[Morozov] Морозов Г.Ф. 1949. Учение о лесе. Изд. 7-е. Под ред. В.Г. Нестерова. Гослесбумиздат. М.-Л. 456 с.

Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. – Appl. Veg. Sci. V. 19. Supplement 1. December 2016: 3–264. https://doi.org/10.1111/avsc.12257

[Nitzenko] Ниценко А.А. 1972. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л. 138 с.

[Pavlova] Павлова И.Е. 1970. Растительность южной части прибрежной зоны Печерского водохранили-

ща. – Влияние водохранилищ лесной зоны на прилегающие территории. М. С. 112–125.

[Popov] Попов С. Ю. 2017. Растительность березовых и осиновых лесов Пинежского заповедника In.: Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2 (2): 66–83.
https://doi.org/10.24189/ncr.2017.015

[Rysin] Рысин Л.П. 1979. Типы леса Восточного Подмосковья. В кн: Леса Восточного Подмосковья. М. С. 39–125.

[Sambuk] Самбук В.Ф. 1930. Ботанико-географический очерк долины р. Печоры – Труды Ботанического музея АН СССР. Л. 22: 49–145.

[Semenishchenkov] Семенищенков Ю.А. 2009. Фитоценотическое разнообразие Судость-Деснянского междуречья. Брянск. 400 с.

[Semenishchenkov] Семенищенков Ю.А. 2017. Отражение географических особенностей лесной растительности на уровне синтаксонов низших рангов (на примере российской части бассейна Верхнего Днепра). – Растительность России. 30: 94–108.
https://doi.org/10.31111/vegrus/2017.30.94

[Smagin] Смагин В.А. 1991. Болотные березняки и евтрофные сосняки Северо-Запада РСФСР. – Бот. журн. 76 (3): 365–377.

Špulák O., Souček J., Bartoš J., Kacálek D. 2010. Potenciál mladých porostů s dominancí břízy vzniklých sukcesí na neobhospodařované orné půdě. – Zprávy Lesnického Výzkumu. 55 (3): 165–170. [Potential of young stands with birch dominance established by succession on abandoned agricultural land.] (In Czech).

[Vasilevich] Василевич В.И. 1996. Незаболоченные березовые леса Северо-Запада Европейской России. – Бот. журн. 81 (11): 1–13.

[Vasilevich] Василевич В.И. 1997. Заболоченные березовые леса Северо-Запада Европейской России. – Бот. журн. 82 (11): 19–29.

[Vasilevich, Kessel] Василевич В.И., Кессель Д.С. 2017. Видовое разнообразие сообществ березовых и сероольховых лесов Северо-Запада России. – Бот. журн. 102 (5): 585–597.

[Vilikainen, Kuchko] Виликайнен М. И., Кучко А. А. 1974. К характеристике березовых лесов северной Карелии. – Лесные растительные ресурсы Карелии. Петрозаводск. С. 17–23.

[Volkova] Волкова Е.А. 2011. Лесная растительность. – Природа Сестрорецкой низины. СПб. С. 116–122.

[Volkova] Волкова Е.А. 2017. Растительность. – В кн.: Природа заказника “Озеро Щучье”. СПб. С. 41–59.

[Volkova, Khramtsov] Волкова Е.А., Храмцов В.Н. 2003. Характеристика растительности. – В кн.: Природная среда побережья и акватории Финского залива (район порта “Приморск”). СПб. С. 37–44.

[Volkova et all.] Волкова Е.А., Галанина О.В., Макарова М.А., Храмцов В.Н. 1999. Очерк растительности района Лужской губы Ленинградской области. – Бот. журн. 84 (12): 21–38.

[Volkova et all.] Волкова Е.А., Макарова М.А., Храмцов В.Н. 2007. Лесная растительность. – В кн.: Природная среда и биологическое разнообразие архипелага Березовые острова (Финский залив). СПб. С. 70–94.

[Yakovlev, Voronova] Яковлев Ф.С., Воронова В.С. 1959. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск. Гос. изд. Карел. АССР. 190 с.

Úradníček L., Maděra P., Tichá S., Koblížek J. 2009. Dřeviny České Republiky [Woody Species of the Czech Republic]. – Nakladatelství a vydavatelství Lesnická práce: 2. přeprac. vyd. Kostelec nad Černými lesy. Czech Republic. 367 p. (In Czech).

BIRCH FORESTS OF THE NORTH-WESTERN LADOGA REGION

M. A. Makarova[a,b,#]

[a] *Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences*
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

[b] *Arkhangelsk Branch of the Federal State Budgetary Institution “Roslesinforg”*
Nikitova Str., 13, Arkhangelsk, 163062, Russia

[#]*e-mail: MMakarova@binran.ru*

In order to compile a large-scale vegetation map (M 1: 25000), a key plot (35 km^2) was studied. The studied plot is located in the selga-hollow landscape area known as the North-Western Ladoga region. The main purposes of the study were to inventory the phytocoenotic diversity of the territory, and estimate the present-day changes of vegetation cover. The key plot is located in the area of the Baltic Crystalline Shield granite rock outcrops. Landscapes represent selga hills (granites and granite-gneiss compose them), limnetic clayey terraces and peat bogs in the selga depressions. The Ladoga Lake renders smoothed influence on the climatic conditions near shores (cool rainy summer, warm autumn and winter). The most widespread vegetation type is pine forests. Mixed forests (birch, aspen, young pine and spruce) replace coniferous forests after fires or felling.

The article deals only with the birch forests described within the mapped area. The birch forests of the key plot are formed by two species: *Betula pubescens* and/or *B. pendula*. 2 groups of associations (Betuleta herbosa, B. sphagnosa), 8 associations and 4 variants of associations of birch forests were identified. The birch forests of the herb group are: ass. Betuletum calamagrostidosum arundinaceae, B. oxalidosum, B. filipendu-

losum, B. calamagrostidosum canescenti. Within the ass. B. calamagrostidosum canescenti, a new variant (riparium) is described. The birch forests of the sphagnum group are: ass. Betuletum equisetoso-sphagnosum, B. caricoso-herboso-sphagnosum, B. myrtilloso-sphagnosum, B. fruticuloso-polytrichoso-sphagnosum.

Keywords: birch forests, *Betula pubescens*, *Betula pendula*, southern taiga, Baltic crystalline shield

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is grateful to L.E. Kurbatova (Komarov Botanical Institute) for identifying moss species, and G.A. Isachenko (Saint-Petersburg State University) for the provided field materials.

The work was carried out within the framework of the research project of the Laboratory of Geography and Vegetation Mapping of the Komarov Botanical Institute RAS No. 121032500047-1 "Vegetation of European Russia and Northern Asia: diversity, dynamics, principles of organization".

REFERENCE

Abaturov Yu.D., Zvorykina K.V., Iljushenko A.F. 1982. Birch forests type in central part of South Taiga subzone. Moscow: Nauka. 155 p. (In Russ.).

Bibikova T.V., Volkova E.A., Khramtsov V.N. 2002. Vegetation characteristics. – Komarovsky coast is a complex natural monument. St. Petersburg. P. 49–66 (In Russ.).

Buzunova I.O. 1974. Bereznyaki Sotkinskogo landshafta sredney Pinegi. – Vestnik Leningradskgo universiteta. [Bereznyaki of the Sotkinsk landscape of the middle Pinega – Bulletin of the Leningrad University]. 6: 108113 (In Russ.).

Cherepanov S.K. 1995. Vascular plants of Russia and adjacent States. St. Petersburg. 992 p. (In Russ.).

Degteva S.V. 2001. Classification of birch forests in the southern and middle taiga subzones of the Komi Republic. I. Herbaceous birch forests (Betuleta herbosa). – Vegetation of Russia. SPb. 2: 3–37 (In Russ.).

Degteva S.V. 2002. Listvennyye lesa podzon yuzhnoy i sredney taygi respubliki Komi: Avtoreferat diss. na soiskaniye uch. st. dok. biol. nauk. Komi nauchnyy tsentr UrO RAN [Deciduous forests of the southern and middle taiga subzones of the Komi Republic: Abstract dissertation for the degree of Doc. of biol. sciences. Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences]. Syktyvkar. 40 s. (In Russ.).

Degteva S.V., Zheleznova G.V., Pystina T.N., Shubina T.P. 2001. Coenotic and floristic structure of deciduous forests of the European North. St.-Petersburg. 269 p. (In Russ.).

Falkengren-Grerup U., ten Brink D., Brunet J. 2006. Land use effects on soil N, P, C and pH persist over 40–80 years of forest growth on agricultural soils. – For. Ecol. Manag. 225 (1–3): 74–81. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.027

Fedorchuk V.N., Neshataev V.Yu., Kuznetsova M.L. 2005. Forest ecosystems of the Northwest regions of Russia. Typology, dynamics, economic features. St. Petersburg. 382 p. (In Russ.).

Gavrilov K.A., Karpov V.G. 1962. Main types of forest and soil of the Vologda region in the area of distribution of the carbonate moraine. Types of forest and soil of the Northern part of the Vologda region. Proceedings of the Forest and Wood Institute. [Glavneyshiye tipy lesa i pochvy Vologodskoy oblasti v rayone rasprostraneniya karbonatnoy moreny. Tipy lesa i pochvy severnoy chasti Vologodskoy oblasti. Tr. In-ta lesa i drevesiny] V. LII. M.-L. P. 5–119 (In Russ.).

Gel'tman V.S. 1958. Types of birch forests in the Polesye lowland: Author's abstract. Dis. Caond. Biol. Science. [Tipy berezovykh lesov Polesskoy nizmennosti: Avtoref. Dis. Kand. Biol. Nauk]. Minsk. 24 s. 24 p. (In Russ.).

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A.A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. – Arctoa. 15: 1–130 (In Russ.).

Ipatov V.S. 1960. Birch forest of eastern regions of the Leningrad Province. Scientific notes of the Leningrad State University. Geobotany. 29: 156–170. (In Russ.).

Isachenko G.A. 1999. The methods of field study of landscape and the landscape-ecological mapping. Study manual. SPb University. St.-Petersburg. 112 p. (In Russ.).

Isachenko G.A. 2018. Long-term dynamics of landscapes of the North-Western Ladoga Region according to the stationary observations. – Vestnik of St.Petersburg University. Earth Sciences. 63 (1): 3–21. (In Russ.). https://doi.org/10.21638/11701/spbu07.2018.101

Isachenko G.A., Reznikov A.I. 1996. Dynamics of taiga landscapes in the North-West of European Russia. SPb. RGS. 166 p. (In Russ.).

Isachenko G.A., Reznikov A.I. 2003. The landscape map of the Karelian Isthmus. M 1 : 500 000. – In: Natural environment of the coastal area and water body of the Gulf of Finland (region of port "Primorsk"). St. Petersburg. Map-insert (In Russ.).

Jonczak J., Jankiewicz U., Kondras M., Kruczkowska B., Oktaba L., Oktaba J., Olejniczak I., Pawłowicz E., Polláková N., Raab T., Regulska E., Słowińska S., Sut-Lohmann M. 2020. The influence of birch trees (Betula spp.) on soil environment – A review. – For. Ecol. Manag. 477. 118486. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118486.

Klimova N.V., Chernova N.A., Nikiforov A.N., Dyukarev A.G. 2020. The features of floristic composition

and community structure of the birch forests in the forest-to-bog ecotones in the South of the Vasyugan plain. – Journal of Siberian Federal University. Biology. Krasnoyarsk 13 (1): 25–43 (In Russ.). https://doi.org/10.17516/1997-1389-0314

Kucherov I.B., Filimonova L.V., Kutenkov S.A., Maksimov A.I., Maksimova T.A. 2006. Geographical structure of forest coenoflora of the Kivach reserve. – Nature of the Kivach state reserve. Proceedings of the Karelia SC RAS. 10: 71–84 (In Russ.).

Kund M., Vares A., Sims A., Tullus H., Uri V. 2010. Early growth and development of silver birch (*Betula pendula* Roth.) plantations on abandoned agricultural land. – European Journal of Forest Reseach. 129: 679–688. https://doi.org/10.1007/s10342-010-0369-0

Liksakova N.S. 2004. Small-leaved forests of the Chudovsky district of the Novgorod region – Botanical journal. 89 (8): 1319–1342. (In Russ.).

Liksakova N. S., Kurbatova L. Ye. 2021. Vegetation of Konevets island (Ladoga lake, Leningrad region). – Botanical journal. 106 (3): 21–39 (In Russ.).

Makarova M. 2010. Large-scale mapping of actual vegetation in heterogeneous landscape conditions (NW Ladoga region, Russia). – Conf. proc. "Mapping and monitoring of Nordic vegetation and landscapes". 115, NO–1431 As, Norway. Norsk institutt for skog og landskap. Viten fra Skog og landskap [Norwegian forest and landscape institute. Forest and landscape research]. 01 (10): 75–79.

Makarova M.A. 2020. Riparian-aquatic vegetation of the Islands of lake Ladoga (North-Western Ladoga region). – Proceedings of IX International scientific conference on aquatic macrophytes "Hydrobotany 2020" (Borok, 17–21 October, 2020). Borok: IBIW RAS. Yaroslavl. P. 107–109 (In Russ.).

Morozov G.F. 1949. Ychenie o lese [The handbook of the forest]. Publ. 7th. Ed. V. G. Nesterova. Goslesbumizdat. M.-L. 456 p. (In Russ.).

Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. – Applied Vegetation Science. V. 19. Supplement 1. December 2016. P. 3–264. https://doi.org/10.1111/avsc.12257

Nizenko A.A. 1972. Typologya melkolistvennyh lesov evropeyskoy chasti Rossii [Typology of small-leaved forests in the European part of Russia]. L. 138 p. (In Russ.).

Pavlova I.E. 1970. Rastitel'nost' yuzhnoy chasti pribrezhnoy zony Pecherskogo vodokhranilishcha. – Vliyaniye vodokhranilishch lesnoy zony na prilegayushchiye territorii. [Vegetation of the southern part of the coastal zone of the Pechersk reservoir. – Influence of reservoirs of the forest zone on the adjacent territories]. M. P. 112–125 (In Russ.).

Popov S. Yu. 2017. Vegetation of birch and aspen forests of the Pinezhsky reserve. – Nature Conservation Research. Conservation science. 2 (2): 66–83 (In Russ.). https://doi.org/10.24189/ncr.2017.015

Rysin L.P. Forest types in the Eastern Moscow region. Forests of the Eastern Moscow region [Tipy lesa Vostochnogo Podmoskov'ya. Lesa Vostochnogo Podmoskov'ya]. M., 1979. P. 39–125 (In Russ.).

Sambuk V.F. 1930. Botaniko-geograficheskiy ocherk doliny r. Pechory – Trudy Botanicheskogo muzeya AN SSSR [Botanical-geographical sketch of the river valley. Pechory – Proceedings of the Botanical Museum of the USSR Academy of Sciences]. L. 22: 49–145.

Semenishchenkov Yu. A. 2009. Phytocoenotic diversity of the Sudost-Desna watershed area. Bryansk. 400 p. (In Russ.).

Smagin V.A. 1991. Bog birch and eutrophic pine forests of the North-West of the RSFSR [Bolotnyye bereznyaki i yevtrofnyye sosnyaki Severo-Zapada RSFSR]. – Bot. zhurn. 76 (3): 365–377 (In Russ.).

Špulák O., Souček J., Bartoš J., Kacálek D. 2010. Potenciál mladých porostů s dominancí bířzy vzniklých sukcesí na neobhospodařované orné půdě. – Zprávy Lesnického Výzkumu. 55 (3): 165–170. [Potential of young stands with birch dominance established by succession on abandoned agricultural land] (In Czech).

Vasilevich V.I. 1996. Upland birch forests in north-west of European Russia. – Bot. Zhurn. 81 (11): 1–13 (In Russ.).

Vasilevich V.I. 1997. Lowland birch forests in the North-West of European Russia. – Bot. Zhurn. 82 (11): 19–29 (In Russ.).

Vasilevich V.I., Kessel D. 2017. Species diversity of communities of birch and gray alder forests of the North-West of Russia. – Botanical journal. T. 102 (5): 585–597 (In Russ.).

Vilikainen M.I., Kuchko A.A. 1974. To the characteristics of birch forests of northern Karelia. – Forest plant resources of Karelia [K kharakteristike berezovykh lesov severnoy Karelii. – Lesnyye rastitel'nyye resursy Karelii.]. Petrozavodsk. P. 17–23 (In Russ.).

Volkova E.A. 2011. Forest vegetation. – In: The nature of the Sestroretsk lowland. St. Petersburg. P. 116–122 (In Russ.).

Volkova E.A. 2017. Vegetation. – In: Nature of the reserve "Ozero Shchuchye". St. Petersburg. P. 41–59 (In Russ.).

Volkova E.A., Galanina O.V., Makarova M.A., Khramtsov V.N. 1999. Ocherk rastitelnosti raiona Luzhskoy gybi Leningradskoy oblasti [Essay of vegetation of Luzhskaya Guba district of Leningrad region]. – Botanicheskii zhurnal. 84 (12): 21–38 (In Russ.).

Volkova E.A., Khramtsov V.N. 2003. Vegetation description. – In: Natural environment of the coastal area and water body of the Gulf of Finland (region of port "Primorsk"). St. Petersburg. P. 37–44 (In Russ.).

Volkova E.A., Makarova M.A., Khramtsov V.N. 2007. Forest vegetation. – In: Environment and biological diversity of the Berezovye Islands archipelago (The Gulf of Finland). St. Petersburg. P. 70–94 (In Russ.).

Yakovlev F.S., Voronova V.S. 1959. Types of Karelian forests and their natural zoning. Petrozavodsk. State ed. Karelian. ASSR [Tipy lesov Karelii i ikh prirodnoye rayonirovaniye. Petrozavodsk. Gos. izd. Karel. ASSR]. 190 p. (In Russ.).

Úradníček, L., Maděra, P., Tichá S., Koblížek J. 2009. Dřeviny České Republiky [Woody Species of the Czech Republic]. – Nakladatelství a vydavatelství Lesnická práce: 2. přeprac. vyd. Kostelec nad Černými lesy. Czech Republic. 367 p. ISBN 978-80-87154-62-5 (In Czech).

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 1, с. 70–80

СООБЩЕНИЯ

ALIEN AQUATIC PLANT SPECIES IN EUROPEAN RUSSIA

© 2022 г. A. V. Shcherbakov[1], E. V. Ershkova[2,3,], A. A. Khapugin[2,4,***], and N. V. Lyubeznova[1,****]**

[1] *Department of vascular plants, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University st. Leninskie Gory, 1, b. 12, Moscow, 119234, Russia*

[2] *Joint Directorate of the Mordovia State Nature Reserve and National Park "Smolny" st. Krasnaya, d. 30, Saransk, 43008, Russia*

[3] *National Research Mordovia State University st. Bolshevistskaya, d. 68/1, Saransk, 430005, Russia*

[4] *Tyumen State University st. Volodarskogo, d. 6, Tyumen', 625003, Russia*

**e-mail: shch_a_w@mail.ru*

***e-mail: vargot@yandex.ru*

****e-mail: hapugin88@yandex.ru*

*****e-mail: nvlubeznova@gmail.com*

Received November 5 , 2020; Revised April 28, 2021; Accepted October 26, 2021

The intense hydrobotanical investigations and high activity of international ornamental trade contributed to the list of the alien aquatic plant species in European Russia during several last decades (late 20th – early 21st centuries). However, the records from the Herbaria were not included in these reports. Our study aimed to complete this inventory by using multiple herbarium sources, our own field observations, and all publicly available references. In this region we identified 26 species of alien aquatic plants species by reporting multiple new localities and status of their invasiveness. Two species from Eastern Asia (*Wolffia globosa*, *Monochoria korsakowii*) have not been observed previously in Western, Central or Southern Europe. Ten species (53%) were originated from North and Central America, four species (21%) – from South America, three species (16%) – from tropics and subtropics of the Old World, one species (5%) – from the Far East, and one species (5%) – from Southeast Asia. We found that the aliens grow predominantly in the rivers with thermal inputs and artificial water bodies. Invasive species occasionally can be found in the non-disturbed aquatic communities, although most of these species have been established in the surroundings of the cities with dense population where they were introduced from aquarium and ornamental culture. According to the classification of invasive plants (Pyšek et al., 2004), twelve species (46%) are the outside cultivation casual plants, and eleven species (42%) are the alien outside cultivation naturalized non-invasive plants. *Elodea canadensis* Michx. and *Lemna minuta* Kunth are characterized by high invasiveness. *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John most recently also showed more signs of being invasive.

Keywords: alien plant, aquatic vascular plant, biological invasion, water body, European Russia

DOI: 10.31857/S0006813622010082

Currently, the problem of dispersal of plants outside of their natural habitats is very important (Pyšek et al., 2017). Because of the expansion of economic and cultural international relations, the organisms associated with the human activity have been often found beyond their native range (Pyšek et al., 2015; van Kleunen et al., 2015). The alien species often take over the natural habitats, which leads to the loss of the biodiversity in the ecosystems (Dumalisile, Somers, 2017, Pyšek et al., 2017; Starodubtseva et al., 2017; Wagner et al., 2017, Helsen et al., 2018). Many recent studies focus on biological invasion and its management (e.g., Pergl et al., 2016).

The number of new records and resettlement of alien species constantly increased over the past 200 years (Seebens et al., 2017). The most recent high activity of the international ornamental trade accelerates this process (Hüssner, 2012). The investigations of alien plant species have been intensified in many regions worldwide (e.g., Medvecká et al., 2012; Pyšek et al., 2015; Wang et al., 2016; Tuniyev, Timukhin, 2017; Vinogradova et al., 2018). These studies provided the valuable insights on biodiversity in the local (partial) floras, and invasive biology and plant geography in general. The investigations of the alien aquatic plants have been carried out in China (Wang et al., 2016), Japan (Kadono, 2004), Ukraine (Dubina et al., 2017),

and Slovakia (Hrivnák et al., 2019). Information on invasive aquatic plants in Europe has been constantly accumulated (Hüssner, 2012; Anđelković et al., 2016; Lukács et al., 2016; Oertli et al., 2018; Hrivnák et al., 2019), and updated (European and Mediterranean Plant Protection Organization) EPPO, https://www.eppo.int/.

However, the above sources provided incomplete, and in some cases, inaccurate information about the list and distribution of the alien hydrophytes in European Russia. The EPPO was mainly referencing to the study by Vinogradova et al. (2018), although this source along with the earlier publication by the same authors (Vinogradova et al., 2009) did not focus on the exhaustive studying of the alien aquatic species and did not report the status of the invasive species in European Russia, such as: *Eichornia crassipes* (Mart.) Solms and *Pistia stratiotes* L. (EPPO A1/A2 Lists of pests recommended for regulation as quarantine pests); *Cabomba caroliniana* A. Gray, *Egeria densa* Planch. and *Hydrilla verticillata* (EPPO List of invasive alien plants). Moreover, two native species to the European part of Russia (*Lemna gibba* L. and *Zannichellia repens* Boen) were treated as the alien species for this territory (Hüssner, 2012).

A lot of new information about the alien aquatic species in European Russia was accumulated in late 20th – early 21st centuries due to detailed hydrobotanical investigations carried out during this period (Shcherbakov, 1990, 2010; Papchenkov, 2001; Petrova, 2006; Solovyeva, 2008; Vargot, 2009; Laktionov et al., 2014). Unfortunately, most of these results were reported in Russian which made it less accessible to the non-Russian speaking peers.

Our study was aimed to provide more complete and up-to-date inventory of the alien aquatic vascular plants in European Russia. We present an overview of the alien aquatic plant species within European Russia, including their taxonomic composition, habitat preferences, data on the introduction sources and the invasion pathways, as well as their population dynamics and extent of naturalization. Importantly, we hope that our publication in English will help to assimilate this information in the international peer-accessible online sources for the alien plant species.

MATERIALS AND METHODS

Terminology

We considered as aquatic plants those species which grow only in the aquatic habitats (Papchenkov et al., 2007). The hygrophyte plants which can be found not only in water but also in the terrestrial habitats have not been included in this study.

To define the species of different origin, we used the following terms:

– *native species* – a species originated, evolved, and established on a given territory;

– *alien species* – a species, which has been introduced into a given territory due to the human activity (intentionally) or spread without human influence from a territory where it is considered as alien (unintentionally) (Pyšek et al., 2004);

– *range-expanding native species*, which are currently expanding their geographical ranges (up to several hundred of kilometers during a few decades) due to climate changes or natural reasons.

Invasive species are naturalized plants that produce reproductive offspring, often in very large numbers, at considerable distances from the parent plants, and thus have the potential to spread over a large area (Pyšek et al., 2004).

We differentiated range-expanding native species and alien species on the basis of the following criteria: i) a species invades the area directly from its primary range; ii) propagules are transported by natural agents; iii) a species invades natural habitats or in anthropogenically transformed habitats having natural analogues, such as ponds recognized as analogues of lakes. If a species fits all three criteria, then it could be classified as a range-expanding native species. If one or more criteria are not fulfilled, a species is classified as alien (Shcherbakov, 2014).

In the study, we categorized the alien species according to Pyšek et al. (2004).

Area of the study

In present study, we use the interpretation of the borders of European Russia according to the Wikipedia (https://en.wikipedia.org/wiki/European_Russia). The northern border passes along the coast of the Barents Sea and White Sea, the eastern follows along the main boundary between the East European Plain and West Siberian Lowland (along the Ural Mountains up to the headwaters of the Ural River), then it passes along the Ural River, the boundary between Russia and Kazakhstan, and coast of the Caspian Sea up to the mouth of the Kuma River. The southern border passes along the Kuma River, Manych River, Don River and the coast of the Sea of Azov up to the boundary between Russia and Ukraine. The western boundary is formed by the Russian state border from the Sea of Azov in the south to the Barents Sea in the north.

The European Russia is predominantly located in the temperate climatic zone, but is also represented by the arctic, subarctic, temperate and subtropical zones. It provides a lot of natural (rivers, oxbow lakes, karst, thermokarst, suffosion, karst-suffosion, aeolian, glacial lakes, swamps) and artificial (canals, reservoirs, ponds, treatment facilities, quarries, ditches, flooded ditches, rice paddies, ephemeral water bodies) habitats for the aquatic plant species.

The present study summarized the floristic data on alien aquatic plant species in 43 regions in European

Russia. We did not consider the regions with more than 25% of their area located outside of Europe: i.e., the Sverdlovsk region, Chelyabinsk region, Orenburg region, or Republic of Dagestan. We also did not analyze data from the Kaliningrad region located outside of the main part of European Russia, and the Crimea peninsula where the alien aquatic plant species were studied earlier by Alexandrov et al. (2007).

Due to its large area and heterogeneity of natural conditions, we divided the territory of European Russia into eight macro regions on the basis of similarity of climatic and socio-economic characteristics of regions included in them:

North (N): Arkhangelsk, Vologda, Murmansk regions, Republic of Komi, Republic of Karelia, Nenets Autonomous Okrug.

North-West (NW): Leningrad, Novgorod, Pskov regions.

Central Industrial (CI): Moscow, Bryansk, Vladimir, Ivanovo, Kaluga, Kostroma, Ryazan, Smolensk, Tver, Tula, Yaroslavl regions.

Volga-Vyatka (VV): Kirov, Nizhny Novgorod regions, Permsky Krai, Republic of Mari El, Udmurt Republic, Republic of Bashkortostan.

Central Chernozemny (CC): Belgorod, Voronezh, Kursk, Lipetsk, Orel, Tambov regions.

Middle Volga (MV): Penza, Samara, Ul'yanovsk regions, Republic of Mordovia, Republic of Tatarstan, Chuvashian Republic.

Lower Volga (LV): Astrakhan, Volgograd, Saratov regions, Republic of Kalmykia.

Lower Don (LD): Rostov-on-Don region.

Sourced Data

The following data were used to determine the distribution of alien aquatic plant species in the macro regions of European Russia.

We used our own field observations of the changes of the aquatic flora during the last 30 years for the following macro regions: CI, CC, LD, LV, MV, VV (see Appendix 1 for the full names of the herbaria). Most of our herbarium vouchers are kept in the MW, MHA, GMU herbarium collections. Some herbarium vouchers were transferred to the herbarium depositories in LE, IBIW and other publicly accessible collections. The additional data were obtained from the publicly available sources (Tzynger, 1885; Sukachev, 1903; Syreischikov, 1914; Rychin, 1948; Krasovskaya, 1955; Maevskii, 1964; Tikhomirov, 1964; Fedorov, 1979; Katanskaya, 1979; Skvortsov, 1982; Ignatov et al., 1990; Alexandrova et al., 1996; Reshetnikova, 1997; Shvetsov, 1997; Klinkova, Sagalaev, 1999; Braslavskaya, 2000; Tzvelev 2000; Plaksina, 2001; Grigoryevskaya et al., 2004; Poluyanov, 2005; Petrova, 2006; Skvortsov, 2006; Khlyzova et al., 2008; Solovyeva, 2008; Kapitonova, 2011; Khlyzova, 1984; Sukhorukov, 2010; Mayorov et al., 2012; Saksonov, Senator, 2012; Seregin, 2012; Laktionov et al., 2014; Maevskii, 2014; Agafonov et al., 2015; Panasenko, Anischenko, 2018; Zarubo, Mayorov, 2020). We also analyzed published data from ten specialized national conferences on aquatic plants (Borok, 1977, 1988, 1992, 1995, 2000, 2003, 2005, 2010, 2015, 2020), six national conferences on alien and synanthropic flora (Tula, 2003; Izhevsk, 2006, 2012, 2017; Moscow, 2012, 2014), and multiple-regional and macro-regional floristic meetings (for example, the meeting in Moscow, 1983; Kursk, 1983). We searched the appropriate sources by using bibliographic data on the floras of USSR (Lipshits, 1975), Central Russia (Syreishchikov, 1914; Gubanov et al., 2002; Kalinichenko et al., 2006, 2011, 2016) and hydro-botanical literature (Garin, 2006). Latin names of alien aquatic plants were employed from the World Flora Online (http://www.worldfloraonline.org/, last visited October 14, 2021).

The following herbarium collections were analyzed: BRSU, BSU, GMU, HERZ, HMNR, IBIW, IVGU, KURS, LE, LECB, MHA, MOSP, MW, MWG, NNSU, OHHI, OKA, PKM, PVB, RSU, RV, RWBG, SARAT, TU, TUL, TVBG, UPSU, VOR, VORG, VU, as well as the Herbarium of P.P. Semenov-Tyan-Shanskiy Lipetsk State Pedagogical University, the Herbarium of Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (see the full names of the herbaria used in this study in the Appendix 1 (Thiers, 2017). We have worked out about 3000 herbarium vouchers. The most important of them are given in Appendix 3.

RESULTS

We identified 26 alien aquatic plant species and their hybrids from 21 genera and 11 families in European Russia (Table 1, Appendix 2).

Table 1 includes the species listed as alien at least in one region within one of the distinguished macro regions. We included *Lemna gibba* and *Zannichellia repens* in this list, which we consider as native to European Russia by the criteria described above. Nineteen species and one hybrid from 16 genera and seven families are recognized as alien in European Russia. Seven species are alien only in some macro regions, while they are recognized as native species or range-expanding native species in other macro regions. Two species (*Wolffia globosa*, *Monochoria korsakowii*) (MW; MHA; Skvortsov, 2006; Mayorov et al., 2012) have not been observed previously in Western, Central or Southern Europe. Twenty-one species and one hybrid out of 26 species reported in this study for European Russia are new to the latest treatment of the European alien aquatic species (Hüssner, 2012), and to the EPPO website (https://www.eppo.int/). Families Hydrocharitaceae and Araceae contained the largest number of alien aquatic plants (eight and five species, respectively) in European Russia. Families Alismataceae

Table 1. The alien aquatic plant species in European Russia
Таблица 1. Список чужеземных водных растений Европейской России

Species	Status	Macro regions							
		N	NW	CI	VV	CC	MV	LV	LD
Azollaceae									
Azolla caroliniana	NI	–	–	–	–	–	–	A/2009	–
Nymphaeaceae									
Nelumbo nucifera	NI	–	–	–	–	A/2013	–	A/18th century	–
Nuphar advena	C	–	–	A/1914	–	–	–	–	–
Nymphaea* × *marliacea hort.	NI	–	–	A/1960	–	–	–	–	–
Cabombaceae									
Cabomba caroliniana	NI	–	–	A/1997	–	–	–	–	–
Trapaceae									
Trapa natans	C	–	N	N; A/ late 1950s	N	N	N	N	N
Elatinaceae									
Elatine triandra	C	N	N	N	N	REN	–	–	A/1931
Menyanthaceae									
Nymphoides peltata	InH**	A/1886	A/1952	N; A/1905	A/1928	A/1989	A/1940s	N	N
Araceae									
Lemna minuta	C	–	–	A/2008	–	A/2010	A/2004	A/2010	–
Pistia stratiotes	C	–	–	A/1998	–	A/2002	A/2006	A/1986	A/2013
Wolffia arrhiza	NI**	–	–	REN; ?A/2011	–	REN; A/ early 1980s	?	A/1988	–
****Wolffia globosa***	C	–	–	A/2002	–	A/2010	–	–	–
Hydrocharitaceae									
Egeria densa	NI	–	–	A/1983	–	–	–	–	A/1991
Elodea canadensis	T	A/1905	A/1881	A/1885	A/1897	A/1910	A/1914	A/1920	A/1917
Elodea nuttallii	InH	–	–	A/2017	–	–	–	–	
Hydrilla verticillata	C	–	–	A/1972	–	–	–	–	A/1989
Najas graminea	NI	–	–	–	–	–	–	A/1993	A/2007
Najas major	C**	–	–	REN; A/2011	REN; A/2005	REN	N	N	N
****Vallisneria neotropicalis***	NI	–	–	A/2010	–	–	–	–	–
Vallisneria spiralis	C	–	–	A/1979	A/1968	A/1910	?	N	N
Alismataceae									
Sagittaria latifolia	NI	–	A/1927	–	–	–	–	–	–
Sagittaria platyphylla	NI	–	–	A/2002	–	–	–	–	–
Hydrocleys nymphoides	C	–	–	–	A/2009	–	–	–	–
Potamogetonaceae									
Potamogeton nodosus	NI**	–	N	REN; A/2010	A/1968	REN	REN	N	N
Pontederiaceae									
Eichhornia crassipes	C	–	–	A/2002	–	–	–	–	–

Table 1. (Contd.)

Species	Status	Macro regions							
		N	NW	CI	VV	CC	MV	LV	LD
**Monochoria korsakowii*	C	–	–	–	–	–	–	A/1997	–
Total number of taxa in a macro region:									
A		2	2	14	5	7	6	8	6
N		1	3	1	2	1	3	5	5
REN		–	–	–	–	3	1	–	–
N; A		–	–	2	–	–	–	–	–
REN; A		–	–	3	1	1	–	–	–

Notes. Macro regions: N – North, NW – North-West, CI – Central Industrial, VV – Volga-Vyatka, CC – Central Chernozemny, MV – Middle Volga, LV – Lower Volga, LD – Lower Don. Status of invasiveness in the European Russia: A – alien species (/dates of the first registrations); N – native species; REN – range-expanding native species. A sign "?" is used, if the status is assumed. *Alien aquatic plants, have not been observed previously in Western, Central or Southern Europe. **Bold** is used for the names of the species which were not indicated by Hüssner (2012) for European Russia. Status of the alien aquatic plants in European Russia (Pyšek et al., 2004): NI – alien naturalized non-invasive plant, C – alien casual plants, outside cultivation, InH – alien naturalized invasive not harmful plants, outside cultivation, T – alien naturalized invasive transformer plants, outside cultivation. ** – data on alien locations in the regions.

and Nymphaeaceae contained four and three species respectively. The other families included 1–2 species.

The native ranges of the alien aquatic plant species found in European Russia are demonstrated in the Table 2.

Seven plant species are alien regionally (Table 1, Appendix 2). Two regionally alien species *Valissneria spiralis*, and *Nymphoides peltata* are recognized as native plants in the LV and LD macro regions. They are alien in all other macro regions. The range-expanding native species *Wolffia arrhiza*, *Trapa natans*, *Najas major* and *Potamogeton nodosus* started shifting to the north due to climate warming, but some sporadic alien locations are in the CI, VV. The exception was *Elatine triandra*, whose native range is confined mainly to the forest zone. This species was found in the rice paddies in the surroundings of Rostov (LD). In European Russia, this is the only case of alien species invading in a northern direction instead a southern one.

The aliens predominantly grow in the rivers with thermal inputs and artificial water bodies, such as canals, reservoirs, ponds, rice paddies, treatment facilities. Two species (*Elodea canadensis*, and *Lemna minuta*) also grow in the natural water bodies (oxbow lakes, karst, thermokarst, suffosion, karst-suffosion, aeolian, glacial lakes).

The date of the first records, status of invasiveness and invasive activity, and degree of naturalization (Pyšek et al., 2004) are represented in the Table 1. Only two alien aquatic plant species (*Nelumbo nucifera* and *Elodea canadensis*) recorded in 18th and 19th centuries. Six species were found in 1914–1989 years. Most of the localities of aliens in Europaean Russia were recorded in 1990–2020 years (Fig. 1).

Our results demonstrated that the most of the alien aquatic plants belonged to the categories of the outside cultivation casual plants and alien outside cultivation naturalized non-invasive plants (Pyšek et al., 2004).

Table 2. Native ranges of the alien aquatic plant species found in European Russia.
Таблица 2. Первичные ареалы чужеземных водных растений, отмеченных в Европейской России

Native range	Number of species	%	Species
North and Central America	10	53	*Azolla caroliniana*, *Cabomba caroliniana*, *Elodea canadensis*, *E. nuttallii*, *Lemna minuta*, *Nuphar advena*, *Nymphaea × marliacea hort.*, *Sagittaria latifolia*, *S. platyphylla*, *Vallisneria americana*
South America	4	21	*Egeria densa*, *Eichhornia crassipes*, *Hydrocleys nymphoides*, *Pistia stratiotes*
Tropics and subtropics of the Old World	3	16	*Najas graminea*, *Nelumbo nucifera*, *Wolffia globosa*
Far East	1	5	*Monochoria korsakowii*
Southeast Asia	1	5	*Hydrilla verticillata*

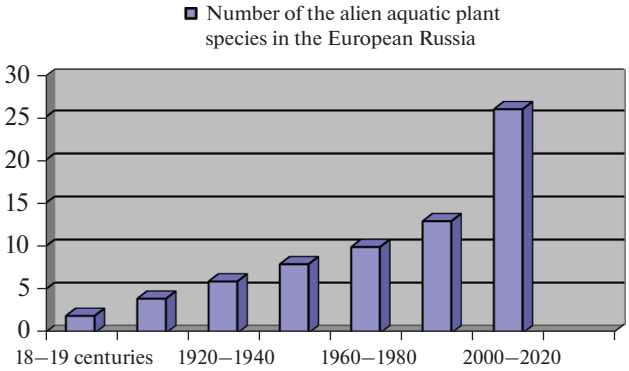

Fig. 1. The accumulation of the records of the alien aquatic plant species during the 18th–21st centuries.

Рис. 1. Динамика численности чужеземных водных растений в 18–21 веках.

DISCUSSION

The majority of the alien aquatic plant species (19 species, 73%) were recorded in the CI macro region, predominantly in the rivers and urban ornamental ponds in Moscow region (Table 1, Appendix 2). This massive occurrence of the alien hydrophytes can be explained by presence of multiple water bodies with thermal inputs, and high population density in Moscow region and Moscow city, in particular. The presence of sites with discharge of warm wastewaters makes conditions suitable for existence of hydrophytes (especially in winter) originated from subtropics and tropics of the Old and New Worlds, Southeast Asia and the Far East. Affluent populations in the Moscow region also contributes to the invasion of alien thermophile ornamental plant species from aquarium culture or ornamental waters into these water bodies.

Eight alien species (31%) were found in the CC macro region. Four of them are aquarium plant species (*Pistia stratiotes*, *Wolffia arrhiza*, *Wolffia globosa*, *Vallisneria spiralis*), and have also been found in thermal water bodies in the Voronezh (Appendix 2). Two species (*Nelumbo nucifera*, *Nymphoides peltata*) were potentially cultivated as ornamental plants. *Elodea canadensis* and *Lemna minuta* have been unintentional resettled by means of natural agents.

Six (23%), six (23%), eight (31%) and six (23%) alien plant species were registered in the VV, MV, LV, LD macro regions, respectively. Most of them are aquarium and ornamental plans. The plants originated from the subtropical regions of the Old and New Worlds, as far as from the Far East invaded relatively well-heated waters. They were commonly found in Nizhny Novgorod, Samara, Astrakhan, and Rostov (Appendix 2). Interestingly, *Monochoria korsakowii* and *Najas graminea*, which are known as the typical weeds in the cultivation of rice, began to be found in the LV and LD macro regions in 1997 and 1993, 2007 respectively (Table 1).

The least number of alien aquatic plant species (two, 8%) were recorded in the NW macro region, despite the fact that this Saint-Petersburg is the second largest urban agglomeration in Russia with intensive landscape design. There are numerous discharges of thermal waters similar to those in the surroundings of Moscow and Nizhny Novgorod. It may be explained by the fact that this area belongs to the different biogeographic zone. However, we suggest that a focused study of the flora of water bodies in St. Petersburg may reveal more findings of the alien plant species.

Thus, most of the aliens invade water bodies of European Russia from aquarium culture, similarly to the records from other countries in Eurasia (Kadono, 2004; Hüssner, 2012; Dubina et al., 2017; Wang et al., 2016; Hrivnák et al., 2019; EPPO website). Based on our observations, the thermal inputs majorly contribute to the establishing of the alien aquarium vascular hydrophytes in natural and artificial water bodies of European Russia. The optimal conditions for the invasion of alien aquatic plants were set up in the water bodies at or near the large urban agglomerations.

The most of the alien aquatic species were first recorded in European Russia in the 20th–21st centuries. However, by contrast to the native species, which populations are more established for the longer period of time (Le Roux et al., 2019), the alien species experience constant changes of their ranges. Some of the early findings have been successfully established for centuries since they were recorded (*e.g.*, *Nelumbo nucifera* and *Elodea canadensis*), while others have been reported occasionally in early 20th century, and have never been re-discovered later (e.g., *Nuphar advena* and *Sagittaria latifolia*, Table 1, Appendix 2). Introduced species *Nuphar advena* and *Sagittaria latifolia* were registered only in early 20th century, but have not been re-discovered later. Similarly, *Egeria densa* and *Hydrilla verticillata* were recorded in 1970–1990s (Table 1, Appendix 2). Currently *Egeria densa* has been only found in the surroundings of Moscow (CI; Mayorov et al., 2012), possibly due to the inflow of thermal water into the river Pekhorka. The current status the species population in the LD macro region was not confirmed. The same is applied to *Hydrilla verticillata*, which according to our records, has disappeared from the known locations. However, we do not exclude its possible re-discovery in water bodies of European Russia. Some of the ranges of the alien species have the tendency to expand. For example, in the 2000s, the number of records of *Pistia stratiotes* increased. In addition to the recent records in MV, LV, LD, this species has also been found in the Caucasus (Shapovalov, Saprykin 2016). In most cases (with the exception of a population located in the river Pekhorka, CI), this species behaves as an ephemerophyte (Solovyeva, 2008; Mayorov et al., 2012; Shapovalov, Saprykin, 2016).

Throughout the history of the introduction of the alien aquatic plants in European Russia, different species naturalized with various success. According to the available data (Syreishchikov, 1914; Kaden, 1951; Fedorov, 1979), the introduced species *Nuphar advena* and *Sagittaria latifolia* have not become naturalized in planting sites. We attributed *Nuphar advena*, *Trapa natans* (a population from Moscow), *Elatine triandra*, *Nymphoides peltata*, *Pistia stratiotes*, *Wolffia globosa*, *Hydrilla verticillata*, *Najas major* (a population from Udmurtia), *Vallisneria spiralis*, *Eichhornia crassipes*, and *Monochoria korsakowii* to the alien casual plants, occurring outside cultivation. In the sites where these species were introduced, they did not form the stable populations. Their number, abundance and vitality strongly depended on the weather climatic conditions in the area. *Azolla caroliniana*, *Nelumbo nucifera*, *Nymphaea* × *marliacea* hort., *Cabomba caroliniana*, *Wolffia arrhiza*, *Egeria densa*, *Najas graminea*, *Vallisneria americana*, *Sagittaria platyphylla*, and *Potamogeton nodosus* (the populations from the surroundings of Moscow and Nizhny Novgorod) are the alien naturalized non-invasive plants, occurring outside cultivation. These species formed well-established populations which existed in the known locations for more than ten years. The generative reproduction contributed to establishing of the populations of *Azolla caroliniana*, *Nelumbo nucifera*, *Najas graminea* and *Potamogeton nodosus*. *Cabomba caroliniana*, *Wolffia arrhiza*, *Egeria densa*, and *Vallisneria americana* maintained their populations only due to vegetative reproduction. Among the non-invasive alien plants, the populations of *Cabomba caroliniana*, *Egeria densa*, *Vallisneria spiralis*, *Vallisneria americana* and *Eichhornia crassipes* almost entirely depended on the inflow of heated wastewater to their sites.

Based on our own observations, herbarium and publicly available references (https://www.eppo.int, last time visited October 14, 2021), three species should be determined as invasive (*Elodea canadensis*, *Elodea nuttallii*, and *Lemna minuta*). *Elodea canadensis* is a well-known alien naturalized invasive transformer, which occurred outside its cultivation (Vinogradova et al., 2009). We consider *Lemna minuta* and *Elodea nuttallii* as the alien naturalized invasive species, but not harmful plants, which occurred outside cultivation. The North American species *Lemna minuta* appeared in the flora of European Russia over the past two decades. This species is able to successfully establish in the existing locations as well as invade the other water bodies with the help of birds and aquatic mammals. In 2017, *Elodea nuttallii* has been recorded for the first time in European Russia. However, we expect that, similarly to Europe, this species will actively invade the water bodies and watercourses of Europea Russa, as it did in Europe. The other aliens have been shown low invasiveness, despite the fact that in many countries of Europe (https://www.eppo.int, last time visited October 14, 2021; Hüssner, 2012; Dubina et al., 2017), China (Wang et al., 2016), and Japan (Kadono, 2004) they have been identified as invasive plant species.

Our study identified primarily two ways in which alien aquatic plant invade the water bodies of European Russia. The first way is the intentional introduction: *Nuphar advena* (Syreishchikov, 1914; Kaden, 1951), *Nymphaea* × *marliacea* hort. (Reshetnikova, 1997), *Nelumbo nucifera* (Agafonov et al., 2015; Laktionov et al., 2019), *Trapa natans* (Tikhomirov, 1964), *Pistia stratiotes* (Majorov et al., 2012; Shapovalov, Saprykin, 2016), *Sagittaria latifolia* (Fedorov, 1979), *S. platyphylla* (Majorov et al., 2012), or invasion from an aquarium culture: *Cabomba caroliniana*, *Wolffia arrhiza*, *W. globosa*, *Pistia stratiotes*, *Egeria densa*, *Vallisneria americana*, *V. spiralis*, *Eichornia crassipes* (Majorov et al., 2012), *Hydrocleys nymphoides* (Zarubo, Majorov, 2020), *Monochoria korsakowii* (Skvortsov, 2006). The second way is unintentional resettlement by means of natural agents (waterfowl and aquatic mammals) into water bodies with suitable living conditions: *Azolla caroliniana*, *Elatine triandra*, *Nymphoides peltata*, *Lemna minuta*, *Elodea canadensis*, *E. nuttallii*, *Wolffia arrhiza*, *Najas graminea*, *Najas major*, *Potamogeton nodosus*.

The data provided in this study contributes to more accurate and complete information about the distribution and status of invasiveness for the alien aquatic plants in the Eastern Europe.

ACKNOWLEDGEMENTS

Authors express our deep gratitude to the reviewer, Maria Leonidovna Kuzmina, Ph.D., Research Associate, Adjunct Professor at the Centre for Biodiversity Genomics (CBG), University of Guelph, Guelph, Canada for a detailed study of the manuscript and valuable comments on its preparation for publication. Authors thank S.R. Mayorov, N.Yu. Khlyzova, G.Yu. Klinkova, O.V. Biryukova, S.Yu. Bolshakov, A.V. Chkalov, A.Ya. Grigor'evskaya, O.G. Grishutkin, D.G. Mel'nikov, I.L. Mininzon, V.V. Vasyukov, for their help in collecting material. The study has partially been carried out within the framework of state budget R&D "Analysis of the structural and chorological diversity of higher plants in connection with the problems of their phylogeny, taxonomy and sustainable development" № AAAA-A16-116021660045-2, "Study of patterns of morphogenesis and formation of productivity elements under the influence of environmental factors; development of the principles of morphophysiological classification of plants" № AAAA-A16-116021660105-3, and within the framework of the state assignment FEWZ-2020-0009 from Ministry of Education and Science of the Russian Federation, and funded by RFBR, project number 20-44-720006. No conflicts of interest are declared.

REFERENCES

Agafonov V.A., Kazmina E.S., Negrobov M.M., Terekhova N.A. 2015. Lotus (*Nelumbo caspica* (Fisch. ex DC.) Fisch.) v Voronezhskoy oblasti [Lotus (*Nelumbo caspica* (Fisch. ex DC.) Fisch.) in Voronezh region]. – In: Flora i rastitel'nost' Central'nogo Chernozem'ya: materialy Mezhregion. nauch. konf., posvyashch. 80-letnemu yubileyu Centr.-Chernozem. zapovednika (g. Kusk, 4 Aprelya 2015). Kursk. P. 33–34 (In Russ.).

Alexandrov B., Boltachev A., Kharchenko T., Lyashenko A., Son M., Tsarenko P., Zhukinsky V. 2007. Trends of aquatic alien species invasions in Ukraine. – Aquatic Invasions. 2: 215–242.

Alexandrova K.I., Kazakova M.V., Novikov V.S., Rzhevutskaya N.A., Tikhomirov V.N. 1996. Flora Lipetskoy oblasti [Flora of Lipetsk region]. Moscow. 375 p. (In Russ.).

Anđelković A.A., Živković M.M., Cvijanović D.Lj., Novković M.Z., Marisavljević D.P., Pavlović D.M., Radulović S.B. 2016. The contemporary records of aquatic plants invasion through the Danubian floodplain corridor in Serbia. – Aquatic Invasions. 11 (4): 381–395.

Braslavskaya T.Yu. 2000. On a find of *Wolffia arrhiza* (Lemnaceae) in Bryansk Region. – Bot. Zhurn. 85 (12): 95–96 (In Russ.).

Dubyna D.V., Dziuba T.P., Dvoretzkiy T.V., Zolotariova O.K., Taran N.Yu., Mosyakin A.S., Iemelianova S.M., Kazarinova G.O. 2017. Invasive aquatic macrophytes of Ukraine. – Ukrainian Botanical Journal. 74 (3): 248–262 (In Ukr.).

Dumalisile L., Somers M.J. 2017. The effects of an invasive alien plant (*Chromolaena odorata*) on large African mammals. – Nature Conservation Research. 2 (4): 102–108.

European and Mediterranean Plant Protection Organization. Activities. Invasive alien plants. 2020. https://www.eppo.int/ACTIVITIES/iap_activities (accessed 6 September 2019).

Falahati-Anbaran M., Rijal D.P., Lundemo S., Alsos I.G., Stenøien H.K. Disentangling the genetic origin of Heracleum persicum (Apiaceae) in Europe: multiple introductions from multiple source populations. – Biol. Invasions. 2021. https://doi.org/10.1007/s10530-021-02618-0

Fedorov An.A., editor. 1979. Flora Evropeiskoy chasti SSSR [Flora of European part of the USSR]. Vol. 4. Leningrad. 355 p. (In Russ.).

Garin E.V. 2006. Vodnye i pribrezhno-vodnye makrofity Rossii I sopredel'nyh gosudarstv (v predelah byvshego SSSR). Retrospektivnyi bibliograficheskii ukazatel'. [Aquatic and semi-aquatic macrophytes of Russia and adjacent countries (within former USSR). Retrospective Bibliographic Index]. Rybinsk. 177 p. (In Russ.)

Grigoryevskaya A.Ya., Starodubtseva E.A., Khlyzova N.Yu., Agafonov V.A. 2004. Adventivnaya flora Voronezhskoy oblasti: istoricheskii, biogeograficheskii, ecologigeskii aspekty [Adventive flora of Voronezh region: historical, biogeographical, ecological aspects]. Voronezh. 320 p. (In Russ.).

Gubanov I.A., Kalinichenko I.M., Shcherbakov A.V. 2002. Flora of Central Russia: Annotated bibliography. First addition. Moscow. 60 p. (In Russ.).

Helsen K., Smith S.W., Brunet J., Cousins S.A.O., De Frenne P., Kimberley A., Kolb A., Lenoir J., Ma Sh., et al. 2018. Impact of an invasive alien plant on litter decomposition along a latitudinal gradient. Ecosphere. 9 (1): e02097.

Hrivnák R., Medvecká J., Baláži P., Bubíková K., Oťaheľová H., Svitok M. 2019. Alien aquatic plants in Slovakia over 130 years: historical overview, current distribution and future perspectives. NeoBiota. 49: 37–56.

Hüssner A. 2012. Alien aquatic plant species in European countries. – Weed Research. 52 (4): 297–306.

Ignatov M.S., Makarov V.V., Chichev A.V. 1990. Konspekt flory adventivnyh rasteniy Moskovskoy oblasti [Synopsis of the flora of alien plant species of Moscow region]. – Floristicheskie issledovaniya v Moskovskoi oblasti. Moscow. P. 5–105 (In Russ.).

Kaden N.N. 1951. Fruits and seeds of Nymphaeaceae and Berberidaceae from Middle Russia. – Bull. of Mosc. Soc. of Nat. Biol. Ser. 56 (5): 81–90 (In Russ.).

Kadono J. 2004. Alien aquatic plants naturalized in Japan: History and present status. – Global Environmental Research. 8: 163–169.

Kalinichenko I.M., Novikov V.S., Shcherbakov A.V. 2006. Flora of Central Russia: Annotated bibliography. Second addition. Moscow. 78 p. (In Russ.).

Kalinichenko I.M., Novikov V.S., Shcherbakov A.V. 2011. Flora of Central Russia: Annotated bibliography. Third addition. Moscow. 136 p. (In Russ.).

Kalinichenko I.M., Novikov V.S., Shcherbakov A.V. 2016. Flora of Central Russia: Annotated bibliography. Fourth addition. Moscow. 156 p. (In Russ.).

Kapitonova O.A. 2011. Alien species of plants in aquatic ecosystems of Vyatka-Kama region. – Russ. Journ. of Biol. Invas. 1: 34–42.

Kapitonova O.A. 2015. Synopsis of macrophyte flora of the Vyatka-Kama Cis-Urals. – Phytodiversity of Eastern Europe. IX (4): 4–85 (In Russ.).

Kapitonova O.A. 2019. Gidrofil'naya flora Vyatsko-Kamskogo Predural'ya i ee ekologo-biologicheskie osobennosti [Hydrophytic flora of the Vyatka-Kama Cis-Urals and its ecological and biological features: Diss. Doct. Sci. Vol. 1. Tobol'sk. 740 p. (In Russ.).

Katanskaya V.M. 1979. Rastitel'nost' vodohranilishch-ohladitelei teplovyh elektrostantsyi Sovetskogo Soyuza [Vegetation of the water refrigerate reservoir of the Soviet Union thermal electric power station]. Le-ningrad. 278 p. (In Russ.).

Khlyzova N.Yu. 1984. Materialy k poznaniyu vodnoi i pribrezhno-vodnoi flory basseina reki Voronezh [Materials for the knowledge of aquatic and littoral flora of the Voronezh river basin]. – Sostoyanie i perspektivy issledovaniya flory srednei polosy evropeiskoi chasti SSSR: materialy soveshchaniya, dekabr' 1983. Moscow. P. 76–77 (In Russ.).

Khlyzova N.Yu., Novikova N.M., Davydova N.S. 2008. Flora malykh iskusstvennykh vodoemov Voronezhskoi oblasti [Pond flora in the Voronezh region]. – Povolzhskiy Journal of Ecology. 7 (4): 361–367 (In Russ.).

Klinkova G.Yu., Sagalaev V.A. 1999. New botanical records in Astrakhan region and Volgograd region. – Bull. of Mosc. Soc. of Nat. Biol. Ser. 104 (3): 52–55 (In Russ.).

Krasovskaya N.S. 1955. Novoe mestonakhozhdenie *Wolffia arrhiza* [New locality of *Wolffia arrhiza* (L.) Wimmer.]. – Priroda. 2: 116. (In Russ.).

Laktionov A.P., Meshcheryakova N.O., Pilipenko V.N. 2014. Flora of water bodies and watercourses of Astrakhan region: monograph. Astrakhan. 314 p. (In Russ.).

Laktionov A.P., Pilipenko V.N., Kosobokova S.R. 2019. Distribution of the *Lotus* (*Nelumbo nucifera* GAERTN.) – as one of possible indicators of anthropogenic transformation of flora. – Astrakhan Vestnik of Ecological Education. Biol. Ser. 2 (50): 214–224 (In Russ.).

Landolt E. 1986. The family of *Lemnaceae* – a monographic study. Vol. 1. Zürich. 556 p.

Le Roux J.J., Hui C., Castillo M.L., Iriondo J.M., Keet J.-H., Khapugin A.A, Médail F., Rejmánek M., Theron G., Yannelli F.A. et al. 2019. Recent Anthropogenic Plant Extinctions Differ in Biodiversity Hotspots and Coldspots. – Curr. Biol. [09.09.2019]. https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.07.063

Lipshits S.Yu. 1975. Literaturnye istochniki po flore SSSR [Literary sources on the flora of the USSR]. Leningrad. 231 p. (In Russ.).

Lukács B.A., Vojtkó A.E., Mesterházy A., Molnar V.A., Süveges K., Vegvari Z., Brusa G., Cerabolini B.E.L. 2017. Growth-form and spatiality driving the functional difference of native and alien aquatic plants in Europe. – Ecology and Evolution. 7: 950–963.

Maevskii P.F. 1964. Flora srednei polosy Evropeiskoi chasti SSSR [Flora of Middle belt of the European part of the USSR]. Leningrad. 880 p. (In Russ.).

Maevskii P.F. 2014. Flora srednei polosy Evropeiskoi chasti Rossii [Flora of Middle belt of the European part of Russia]. Moscow. 635 p. (In Russ.).

Mayorov S.R., Bochkin V.D., Nasimovich Yu.A., Shcherbakov A.V. 2012. Alien flora of Moscow and Moscow region. Moscow. 412 p. (In Russ.).

Medvecká J., Kliment J., Májeková J., Halada L'., Zaliberová M., Gojdičová E., Feráková V., Jarolímek I. 2012. Inventory of the alien flora of Slovakia. – Preslia. 84: 257–310.

Oertli B., Boissezon A., Rosset V., Ilg C. 2018. Alien aquatic plants in wetlands of a large European city (Geneva, Switzerland): from diagnosis to risk assessment. – Urban Ecosystems. 21 (2): 245–261.

Panasenko N.N., Anischenko L.N. 2018. On the distribution of *Najas major* All. in Bryansk region. – Bull. of Mosc. Soc. of Nat. Biol. Ser. 123 (5): 67–72 (In Russ.).

Panasenko N.N., Shcherbakov A.V. 2018. *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John (Hydrocharitaceae) – a new potentially invasive species for the flora of Russia. – Bull. of Mosc. Soc. of Nat. Biol. Ser. 123 (6): 58–59 (In Russ.).

Papchenkov V.G. 2001. Rastitel'nyi pokrov vodoemov I vodotokov Srednego Povolzhya [Vegetation cover of water bodies and watercourses of Middle Volga]. Yaroslavl. 200 p. (In Russ.).

Papchenkov V.G., Shcherbakov A.V., Lapirov A.G. 2007. VI All-Russian School-Conference on aquatic macrophytes. – Bull. of Mosc. Soc. of Nat. Biol. Ser. 112 (2): 84–85 (In Russ.).

Papchenkov V.G. 2011. Supplement to the flora of the Meschera national park // Study and protection of the flora of Central Russia: materials of the VII scientific meeting to flora of Central Russia (Kursk, January 29-30, 2011); ed. V.S. Novikova, S.R. Mayorov and A.V. Shcherbakov. – M .: Ed. Botanical Garden of Moscow State University. P. 113–115.

Parfenov V.I., editor. 2013. Flora of Belarus. Vol. 2, Liliopsida. Minsk. 447 p. (In Belarus).

Pergl J., Genovesi P., Pyšek P. 2016. Better management of alien species. – Nature. 531: 173.

Petrova E.A. 2006. Flora i rastitel'nost' starits reki Sury [Flora and vegetation of oxbows of Sura river]: Diss. Cand. Sci. Saransk. 202 p. (In Russ.).

Plaksina T.I. 2001. Konspekt flory Volgo-Uralskogo regiona [Synopsis of flora of Volga-Ural region]. Samara. 387 p. (In Russ.).

Poluyanov A.V. 2005. Flora Kurskoy oblasti [Flora of Kursk region]. Kursk. 264 p. (In Russ.).

Pyšek P., Manceur A.M., Alba C., McGregor K.F., Pergl J., Stajerová K., Chytrý M., Danihelka J., Kartesz J., Klimesova J., et al. 2015. Naturalization of central European plants in North America: species traits, habitats, propagule pressure, residence time. – Ecology. 96: 762–774.

Pyšek P., Pergl J., Essl F., Lenzner B., Dawson W., Kreft H., Weigelt P., Winter M., Kartesz J.T., Nishino M., et al. 2017. Naturalized alien flora of the world: species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion. – Preslia. 89: 203–274.

Pyšek P., Richardson D.M., Rejmánek M., Webster G.L., Williamson M., Kirschner J. 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. – Taxon. 53 (1): 131–143.

Reshetnikova N.M. 1997. Spisok sosudistykh rastenii okrestnostei Glubokogo ozera [The list of vascular plants of vicinity of the Glubokoe lake]. – In: Trudy Gidrobiologicheskoi stantsii na Glubokom ozere. 7: 128–178 (In Russ.).

Reshetnikova N.M., Mayorov S.R., Skvortsov A.K., Krylov A.V., Voronkina N.V., Popchenko M.I., Shmytov A.A. 2010. Flora of the Kaluga: an annotated list of plants of Kaluga region. Moscow. 548 p. (In Russ.).

Rychin Yu.V. 1948. Flora gidrofitov [Flora of hygrophytes]. Moscow. 448 p. (In Russ.).

Saksonov S.V., Senator S.A. 2012. Guide the Samara flora (1851–2011). Togliatti. 511 p. (In Russ.).

Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E., Genovesi P., Hulme Ph.E., Jeschke J.M., Pagad S.N., Pyšek P., Winter M., Arianoutsou M., et al. 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. – Nature Communications. 8: 14435.

Seregin A.P. 2012. Flora of Vladimir Oblast, Russia: Checklist and atlas. Tula. 620 p. (In Russ.).

Seregin A.P. (ed.). Digital Herbarium of Moscow State University: Electronic resource. Moscow: Moscow

State University, 2021. Access mode: https://plant.depo.msu.ru/ (date of access 11.11.2021, data of the publications).

Shapovalov M.I., Saprykin M.A. 2016. Alien species *Pistia stratiotes* L. (Araceae) in water bodies of urbanized territories of Southern Russia. – Russ. Journ. of Biol. Invas. 7 (2): 195–199 (In Russ.).

Shcherbakov A.V. 1990. Flora vodoemov Moskovskoi oblasti [Flora of water bodies of Moscow region: Diss. Cand. Sci. Moscow. 481 p. (In Russ.).

Shcherbakov A.V. 1999. Atlas flory vodoemov Tul'skoi oblasti [Atlas of water bodies flora of the Tula region]. Moscow. 45 p. (In Russ.).

Shcherbakov A.V. 2010. Vodnaya sosudistaya flora Orlovskoi oblasti [Aquatic vascular flora of Orel region]. Moscow. 92 p. (In Russ.).

Shcherbakov A.V. 2014. On the notion of species expansion and its employment in studies of adventive flora. – Skvortsovia. 1 (4): 275.

Shcherbakov A.V., Khlyzova N.Yu., Vargot E.V. 2008. *Potamogeton nodosus* Poir. (*Potamogetonaceae*) in Central Russia. – Bull. of Mosc. Soc. of Nat. Biol. Ser. 113 (6): 62–64. (In Russ.).

Shcherbakov A.V., Demina O.N., Lyubeznova N.V., Rogal L.L. 2017. The list of aquatic vascular plants of Rostov region. – Phytodiversity of Eastern Europe. 10 (1): 4–13 (In Russ.).

Shcherbakov A.V., Panasenko N.N., Luybeznova N.V. 2018. Checklist of vascular aquatic plants of Bryansk region. – Phytodiversity of Eastern Europe. 12 (2): 128–137 (In Russ.).

Shvetsov A.N. 1997. Konspekt flory g. Moskva [Synopsis of the flora of Moscow]. – Bull. of Main Bot. Gard. 174: 47–57 (In Russ.).

Skvortsov A.K. 1982. Novye dannye щи adventivnoi flore Moskovskoi oblasti [New data on alien flora of Moscow region]. 3. – Bull. of Main Bot. Gard. of AS USSR. 124: 43–48 (In Russ.).

Skvortsov A.K., editor. 2006. Flora Nizhnego Povolzhya [Flora of Light Volga region]. Vol. 1. Moscow. 435 p. (In Russ.).

Solovyeva V.V. 2008. Struktura I dinamika rastitel'nogo pokrova ekotonov prirodno-tekhnicheskikh vodoemov Srednego Povolzhya [Structure and dynamics of vegetation cover of ecotones of natural-technical water bodies of Middle Volga]: Diss. Doct. Sci. Togliatti. 494 p. (In Russ.).

Starodubtseva E.A., Grigoryevskaya A.Ya., Lepeshkin L.A., Lisova O.S. 2017. Alien species in local floras of the Voronezh Region Nature Reserve Fund (Russia). – Nature Conservation Research. 2 (4): 53–77.

Sukachev V. N. 1903. Botaniko-geograficheskie issledovaniya v Graivoronskom I Oboyan'skom uezdakh Kurskoi gubernii [Botanical-geographical researches in Grayvoronsk uyezd and Oboyansk uyezd of Kursk gubernia]. – Writtings of Naturalists Society of Kharkiv University. 37: 321–355 (In Russ.).

Sukhorukov A.P., editor. 2010. The identification manual of vascular plants of the Tambov region. Tula. 349 p. (In Russ.).

Syreischikov D.P. 1914. Illyustrirovannaya flora Moskovskoi gubernii [Illustrated flora of Moscow gubernia]. Part 4. Moscow. 191 p. (In Russ.).

WFO (2021): World Flora Online. Published on the Internet. 2021. http://www.worldfloraonline.org [accessed 21 August 2021].

Thiers B. 2017 (continuously updated). Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. New York Botanical Garden, Bronx, New York, USA. Website http://sweetgum.nybg.org/science/ih [accessed October 23, 2021]

Tikhomirov V.N. 1964. Vodyanoi orekh (*Trapa natans* L. s. l.) v Moskovskoi oblasti [Water chestnut (*Trapa natans* L. s. l.) in Moscow region]. – Biol. sci. 1: 105–108. (In Russ.).

Tuniyev B.S., Timukhin I.N. 2017. Species composition and comparative-historical aspects of expansion of alien species of vascular plants on the Sochi Black Sea Coast (Russia). – Nature Conservation Research. 2 (4): 2–25.

Tzynger V. Ya. 1885. Sbornik svedenii po flore Srednei Rossii [Collection of writing about flora of Central Russia]. Moscow. 520 p. (In Russ.).

Tzvelev N.N. 2000. Determinant of the vascular plants of North-West Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod regions). St. Petersburg: Publishing House "SPHFA". 781 p.

Van Kleunen M., Dawson W., Essl F., Pergl J., Winter M., Weber E., Kreft H., Weigelt P., Kartesz J., Nishino M., et al. 2015. Global exchange and accumulation of non-native plants. – Nature. 525: 100–103.

Vargot E.V. 2009. Flora vodnykh sosudistykh rastenii vodoemov i vodotokov basseina Srednei Sury [Flora of aquatic vascular plants of the water bobies of Middle Sura River basin]: Diss. Cand. Sci. Saransk. 355 p. (In Russ.).

Vargot E.V., Khapugin A.A., Chugunov G.G., Ivashina A.A., Silaeva T.B., Kiryukhin I.V. 2012. Additions to the flora of the Republic of Mordovia. – Bull. of Mosc. Soc. of Nat. Biol. Ser. 117 (3): 73–74 (In Russ.).

Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R., Khorun L.V. 2009. Black Data Book of the flora of Central Russia: alien plant species in ecosystems of Central Russia. Moscow. 512 p. (In Russ.).

Vinogradova Yu., Pergl J., Essl F., Hejda M., Van Kleunen M., Abramova L.M., Akatova T.V., Baranova O.G., Bochkin V.D., Borisova E.A. et al. 2018. Invasive alien plants of Russia: insights from regional inventories. – Biological Invasions. 20 (8): 1931–1943.

Wagner V., Chytrý M., Jiménez-Alfaro B., Pergl J., Hennekens S., Biurrum I., Knollová I., Berg Ch., Vassilev K., Rodwell J.S. et al. 2017. Alien plant invasions in European woodlands. – Divers. Distrib. 23 (9): 969–981.

Wang H., Wang Q., Bowler P.A., Xiong W. 2016. Invasive aquatic plants in China. – Aquatic Invasions. 11 (1): 1–9.

Wikipedia. MediaWiki version 1.37.0-wmf.18. 2021. https://ru.wikipedia.org/wiki/Европейская_часть_России/ [accessed 27 August 2021].

Zarubo T., Mayorov S.R. 2020. *Hydrocleys nymphoides* (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Buchenau (Alismataceae), a new alien species for the flora of Russia. – Phytodiversity of Eastern Europe. 15 (1): 62–65.

ЧУЖЕЗЕМНЫЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

А. В. Щербаков[a,#], Е. В. Ершкова[b,c,##], А. А. Хапугин[b,d,###], Н. В. Любезнова[a,####]

[a] *Кафедра высших растений, Биологический факультет,*
Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Москва, 119234, Россия

[b] *Объединенная дирекция Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича и национального парка "Смольный"*
ул. Красная, д. 30, Саранск, 43008, Россия

[c] *Мордовский государственный университет имени Н.П. Огарева*
ул. Большевистская, д. 68/1, Саранск, 430005, Россия

[d] *Тюменский государственный университет*
ул. Володарского, д. 6, Тюмень, 625003, Россия

[#]*e-mail: shch_a_w@mail.ru*
[##]*e-mail: vargot@yandex.ru*
[###]*e-mail: khapugin88@yandex.ru*
[####]*e-mail: nvlubeznova@gmail.com*

Наша работа посвящена обзору чужеземных водных сосудистых растений Европейской России. На указанной территории выявлено 26 таксонов (25 видов и 1 гибрид); 2 вида (*Wolffia globosa*, *Monochoria korsakowii*) ранее не были учтены в Европе. Десять видов (53%) произошли из Северной и Центральной Америки, четыре вида (21%) – из Южной Америки, три вида (16%) – из тропиков и субтропиков Старого Света, один вид (5%) – с Дальнего Востока и один вид (5%) – из Южной Азии. Преимущественно чужеземные виды произрастают в искусственных водоемах и водотоках с поступлением подогретых сточных вод. Оптимальные условия для вселения чужеземных гидрофитов складываются в водных объектах крупных городских агломераций. Основной источник чужеземных водных растений – аквариумная культура и торговля декоративными видами. Бóльшая их часть выявлена в Европейской России в конце 20 – начале 21 столетия. Это связано с активизацией гидроботанических исследований и развитием международной торговли декоративными растениями в этот период. Чужеземные водные гидрофиты заселяются в водные объекты Европейской России двумя путями: во время намеренной интродукции и непреднамеренного заноса с помощью природных агентов. Большинство выявленных видов обладают низкой степенью инвазивности, являются эфемерофитами и колонофитами. Из 26 видов только *Elodea canadensis* и *Lemna minuta* отнесены к инвазионным растениям. Также мы, на основании анализа вторичного ареала вида, предполагаем в будущем проявление высокой инвазионной активности *Elodea nuttallii*.

Ключевые слова: чужеземные виды, водные сосудистые растения, биологические инвазии, водные объекты, Европейская Россия

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 1, с. 81–94

СООБЩЕНИЯ

ВЛИЯНИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ БОБРОВ НА ФЛОРУ ЗАПОВЕДНИКА “КАЛУЖСКИЕ ЗАСЕКИ”

© 2022 г. М. П. Ягодовская[1,*], Н. М. Решетникова[1,]**

[1] *Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина РАН*
ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия

**e-mail: korczak-jagodowski@list.ru*

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

Поступила в редакцию 02.02.2021 г.
После доработки 04.06.2021 г.
Принята к публикации 26.10.2021 г.

В середине 90-х годов XX века отмечался резкий рост численности бобров, животные быстро распространялись по всей Средней России и, в частности, по территории заповедника “Калужские засеки”. В результате деятельности бобров образуются специфические местообитания, которые могут заселяться новыми видами растений. Виды, впервые отмеченные в заповеднике в местах жизнедеятельности бобров, разделены на три группы по степени влияния животных на их местообитания. Для каждой группы указано число новых, а также увеличивающих свою численность в регионе чужеродных и аборигенных видов. Даны краткие описания необычных морфологических форм четырех видов, произраставших вблизи поселений бобров.

Ключевые слова: Castor fiber, флора, сосудистые растения, влияние животных, расселение растений, заповедник “Калужские засеки”

DOI: 10.31857/S0006813622010100

Одним из факторов, изменяющих состав флоры, является деятельность животных, например, хорошо известно влияние копытных на формирование степных сообществ (Filippova, 2017). На растительность пойм малых рек оказывает влияние деятельность бобра речного (*Castor fiber* L.). Бобры селятся по берегам лесных рек и существенно трансформируют местообитания. Возможно, пойменные луговые сообщества в отсутствии деятельности человека были сформированы именно бобрами (личное сообщение А.А. Боброва). Кормовая база бобров исследована достаточно подробно (Dyakov, 1975; Mlekopitayushchiye ..., 1999; Bobry ..., 2018). Деятельность бобров речного и канадского (*Castor canadensis* Kuhl) приводит к появлению уникальных местообитаний (Stringer, Gaywood, 2016) и как следствие – увеличению разнообразия травянистых растений (Wright et al., 2002; Sommer et al., 2019). Подобные локальные изменения в заповеднике “Калужские засеки” стали предметом данного исследования. Цель работы – изучение влияния бобров на флору заповедника, для этого были проанализированы конкретные изменения состава флоры в местах активной жизнедеятельности бобров.

Государственный природный заповедник “Калужские засеки” создан для сохранения и изучения многовидовых старовозрастных участков широколиственных лесов в 1992 г. (Zapovednik ..., 2020). Его территория расположена в северо-западной части Среднерусской возвышенности на водоразделе рек Ока и Вытебеть (приток р. Жиздры). Заповедник находится на юго-востоке Калужской обл., в Ульяновском р-не и состоит из двух участков – северного и южного, находящихся на расстоянии 12 км друг от друга (рис. 1). Общая площадь заповедника составляет более 18.5 тысячи га. На территории протекает около 20 небольших рек и ручьев (на северном участке – реки Красная и Песочная, на южном – Чечера, Машок, Дубровня, ручей Титов Верх), имеются пруды в урочище Кумово, болота небольших размеров (Zapovednik ..., 2020).

Первые сведения о флоре заповедника “Калужские засеки” приведены А.Ф. Флеровым (Florov, 1912). В 1981 г. здесь собирал гербарный материал А.К. Скворцов (MHA), в 1996 и 1999 гг. – А.А. Шмытов (MW), в 1987–1997 гг. подробно растительность изучала О.В. Смирнова с учениками, они выявили уникальность старовозрастных участков сложных дубрав, что стало основанием для организации заповедника. На основе

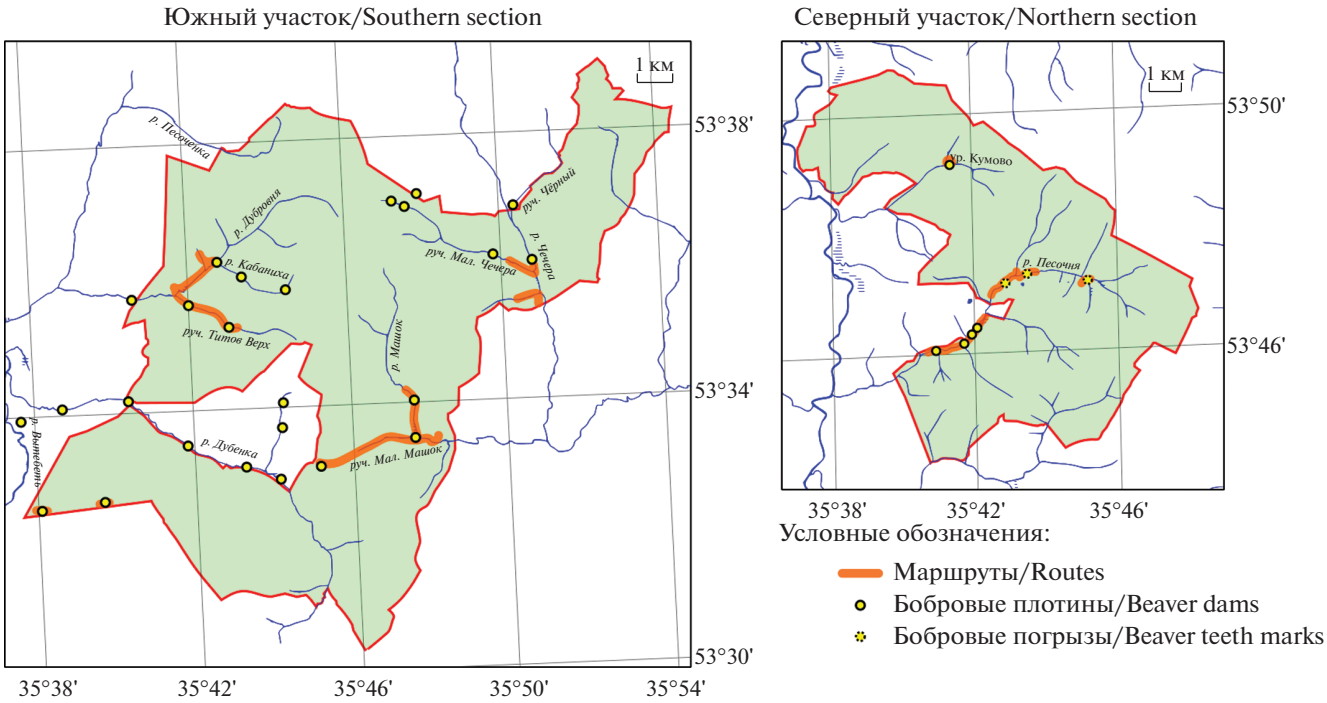

Рис. 1. Карта маршрутов и бобровых поселений в заповеднике. Данные по южному участку были предоставлены зоологом – Е.М. Литвиновой. Отметки на северном участке выставлены согласно нашим наблюдениям.

Fig. 1. Map of routes and beaver settlements in the reserve. Data on the southern section was provided by the zoologist E.M. Litvinova. The marks in the northern section are put according to our observations.

работ, проведенных ими, был выпущен аннотированный список сосудистых растений “Калужских засек” (Shovkun, Yanitskaya, 1999). Исследования флоры заповедника продолжаются (Reshetnikova, Krylov, 2013; Reshetnikova, Bobrovskiy, 2016), отмечено более 700 видов сосудистых растений.

В 1980-х и начале 1990-х гг. численность бобров на территории заповедника “Калужские засеки”, как и по всей Средней России, была достаточно низкой (Bobry ..., 2018, Korablev et al., 2018), а с середины 1990-х годов стала резко расти. В настоящее время бобры обосновались на многих лесных ручьях и речках. Для южного участка заповедника есть данные зоологов о численности бобров: в 2000 г. – 75 особей, в 2004 г. – 90 (Galchenkov, Loktionov, 2004), в 2018 г. – 120; в 2019 г. – численность снизилась, до 90 особей (личное сообщение Е.М. Литвиновой). По северному участку данных нет.

Бобр речной – животное, способное преобразовывать исходные биотопы. Бобры селятся по берегам лесных рек с обширной для них кормовой базой и формируют характерный бобровый ландшафт, образованный плотинами, каналами, прудами и заболоченными лугами. С появлением бобров на новой территории происходят заметные локальные изменения уровня воды в реке и пойме (Dyakov, 1975). В результате деятельности бобров в заповеднике проточные реки и ручьи были местами перегорожены плотинами, появились заводи со стоячей водой и системы каналов (в том числе и на болотах), которых ранее на территории не было. Изменился и характер увлажнения близлежащих территорий, произошло подтопление лугов и участков леса.

Плотины бобрами возводятся в сравнительно неширокие и неглубокие проточные водоемах, обычно на ручьях и небольших речках. Образуются широкие полноводные пруды или системы прудов, если бобры сооружают несколько плотин (Dyakov, 1975). Уровень воды в одиночных прудах может повышаться на 0.5–1.0 м, а при создании системы прудов – на 2 м, образуются болотно-прудовые комплексы, размеры которых достигают десятков тысяч м^2. Образованные пруды постепенно зарастают, проходя несколько стадий развития. В Нечерноземье в первые 3–5 лет образуются сообщества, представленные рясково-тростниковыми и разнотравными черноольшаниками, в которых преобладают нитрофильные и водноболотные растения. В конце этого периода деревья (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) погибают, семья бобров переходит на другой участок реки, а плотины постепенно разрушаются. Пруд мелеет и переходит в травяно-болотную стадию развития,

которая может длиться более 5 лет, преобладают травяные сообщества с содоминированием видов водно-болотных, влажнолуговых и нитрофильных эколого-ценотических групп. Следующая – кустарниковая стадия, на которой к травянистому покрову прибавляются кустарники (*Salix cinerea* L., *S. pentandra* L.) и деревья (*Alnus glutinosa*, *Betula pubescens* Ehrh.). Через 20–30 лет после того как бобры оставили пруд, начинает формироваться черноольшаник крапивный (Aleynikov, 2010).

Бобры ходят за кормом и строительными материалами по одним и тем же тропам в течение нескольких лет, в результате эти тропы протаптываются, заливаются водой и постепенно превращаются в каналы. Иногда, чтобы сплавлять куски деревьев, бобры специально роют каналы, которые достигают нескольких сотен метров в длину, до метра в глубину и 50 см в ширину. Каналы могут пересекать плотины, образуя систему со ступенчатым подъемом воды (Dyakov, 1975).

Кормовые предпочтения бобров во многом зависят от набора растений в районе их жилищ в разные сезоны. Летом бобры питаются в основном травянистыми растениями, а зимой – корой и побегами деревьев и кустарников. Из древесных пород бобры в первую очередь выедают виды родов *Salix*, *Populus*, *Malus*, *Alnus* и *Betula*, из травянистых растений: *Equisetum fluviatile* L., *Nymphaea candida* J. Presl et C. Presl, *Nuphar lutea* (L.) Sm., *Urtica dioica* L., *Comarum palustre* L., *Iris pseudacorus* L., виды родов *Typha* и *Phragmites* (Dyakov, 1975; Mlekopitayushchiye..., 1999); в результате местами бобры подрывают популяции перечисленных видов (Bobry..., 2018).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Из опроса инспекторов и сотрудников заповедника были выяснены места дислокации бобров и запланированы маршруты, охватывающие наиболее интересные участки (рис. 1). При работе использовался маршрутно-флористический метод. На каждом маршруте, который был привязан к определенной территории (пойме речки, долине ручья, бобровому поселению), в заранее заготовленных бланках с названиями сосудистых растений отмечали все встреченные виды с указанием их местообитаний. Учитывались растения, произрастающие в местах видимой жизнедеятельности бобров (в воде, на отмелях, затопленных лугах и по берегам лесных рек), и в местах, бывших длительное время под влиянием бобров, а затем покинутых ими, например, на дне спущенных прудов. Для изучения влияния бобров на флору заповедника было пройдено 19 маршрутов в августе 2018–2019 гг. (из них 3 наиболее интересных – дважды в разные годы). Учтены данные предыдущих лет, начиная с 2014 г., полученные в местообитаниях, где заметна средообразующая роль бобров[1].

Наиболее интересные и новые для заповедника виды и формы растений собраны в гербарий (140 листов) и переданы в Гербарий Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (MHA).

Список найденных видов растений сравнивался с ранее опубликованном аннотированным списком сосудистых растений заповедника (Shovkun, Yanitskaya, 1999) и обобщающей сводкой по флоре Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В местообитаниях, связанных с деятельностью бобров, нами выявлено 352 вида сосудистых растений, из них в Красную книгу Калужской области занесены 6 видов: *Acer campestre* L., *Euonymus europaeus* L., *Festuca altissima* All., *Glyceria nemoralis* (R. Uechtr.) P. Uechtr. et Koern., *Potamogeton gramineus* L., *Scrophularia umbrosa* Dumort. (Krasnaya..., 2015), среди них вне бобровых местообитаний не встречались или редки: *Potamogeton gramineus*, обитающий в воде и иногда встречающийся на пересохших участках, и *Scrophularia umbrosa*, растущий по берегам ручьев и канав, у родников и по ключевым болотам, а остальные 4 вида встречаются в заповеднике в других биотопах.

Со времени подробного изучения флоры заповедника (Shovkun, Yanitskaya, 1999) произошли значительные изменения. На участках, где заметны следы жизнедеятельности бобров, найдено 40 видов, отсутствующих в аннотированном списке видов заповедника (Shovkun, Yanitskaya, 1999), а 5 видов из этого списка нами не были отмечены в ходе проведенных исследований.

Новые виды на территории заповедника

Естественно, возникает вопрос о связи новых находок именно с деятельностью бобров, ведь некоторые из них могли быть пропущены при обследовании флоры заповедника предыдущими исследователями. Поэтому мы разделяем виды на три группы по степени возможного влияния деятельности бобров на их появление в заповеднике.

Группа 1. Виды, напрямую связанные с деятельностью бобров (с экотопами, созданными бобрами). К этой группе отнесены виды, которые росли только или преимущественно в местообитаниях, сформировавшихся в результате жизнедеятельности бобров: на плотинах, в бобровых прудах, на подтопленных бобрами лугах и на дне спущенных прудов. До появления бобров на тер-

[1] Флористические исследования по многим маршрутам проводились и ранее хотя бы один раз, наиболее подробно в урочище Клягино (5 раз в разные сезоны), однако специального внимания местообитаниям, связанным с деятельностью бобров, не уделялось.

ритории заповедника аналогов таких местообитаний не было.

Группа 2. Виды, имеющие косвенную связь с жизнедеятельностью бобров. Виды этой группы росли в местообитаниях, которые существуют на территории и вне деятельности бобров: на отмелях, по берегам бобровых водоемов, на сырых пойменных лугах и на заболоченных участках леса. Они могли быть ранее пропущены при исследованиях, особенно это вероятно для видов, известных ранее в окрестностях заповедника – в Ульяновском р-не (это оговаривается в тексте).

Группа 3. Виды, чье появление в заповеднике связанно не с деятельностью бобров. Впервые они встречены в заповеднике в антропогенных местообитаниях. Это виды, отмеченные в пруду на месте бывшей деревни в урочище Кумово и появившиеся там в ходе естественной сукцессии зарастания водоема (недавно там поселились бобры – но средообразующая роль их пока не очевидна), и те виды, которые сначала появились на обочинах дорог в заповеднике, а затем в 2018–2019 гг. обнаружены уже в "бобровых местообитаниях".

Ниже перечислены новые виды по группам, для каждого вида указан год и место его первой регистрации, распространение в заповеднике и в регионе.

Виды, напрямую связанные с экотопами, созданными бобрами

Плотины, состоящие из стволов, ветвей, дерна и глины, являются масштабным сооружением для лесных речек. Они довольно быстро зарастают, когда бобры переходят на следующий участок и строят новую плотину. В "Калужских засеках" в северном участке было осмотрено несколько плотин по р. Песочня и на ручье Титов Верх, в южном – на ручье по южной границе заповедника. На плотинах отмечены:

Epilobium pseudorubescens A.K. Skvortsov – впервые указан для заповедника в 2014 г., в период 2014–2019 гг. отмечен на 23 маршрутах, рос на плотинах, на дне спущенных бобровых прудов, в поймах лесных рек и по обочинам дорог. Вид чужеродный, встречается по всей территории Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

Plantago intermedia DC (*P. major* var. *intermedia* (Gilib.) Ces.) – обнаружен в 2019 г. на бобровых плотинах и на дне спущенного пруда, ранее подтопленного бобрами, в урочище Клягино. Вид распространен, по-видимому, по всей Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

Выше по течению относительно плотин образуются **бобровые пруды со стоячей водой** и с более высоким уровнем воды, чем во всей реке. На территории заповедника бобровые пруды встречены в разных экотопах: в лесу на р. Песочня, ручье Титов Верх, на лугах на просеке под ЛЭП в южном участке, на заболоченных участках в поймах рек Чечера и Машок, в урочище Мочули. В бобровых прудах отмечены:

Scirpus radicans Schkuhr – в 2015 г. на колее дороги у болота в урочище Мочули и в бобровом пруду урочища Клягино. Наблюдался там же в спущенном пруду после разрушения плотины в 2018 г. и 2019 г. Вид известен в Брянско-Жиздринском полесье в долине р. Вытебеть (Reshetnikova et al., 2010).

Elodea canadensis Michx. – в 2014 г. в противопожарном пруду южнее д. Ягодная. В 2018 г. и 2019 г. вид наблюдался в бобровых прудах на ручье Титов Верх, реках Песочня и Машок. Чужеродный вид, встречается очень часто по всей территории Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

Lemna turionifera Landolt – встречен в 2018 г. в бобровом пруду на ручье Титов Верх (Reshetnikova, Yagodovskaya, 2020), ранее в Калужской обл. не отмечался.

Spirodela polyrhiza (L.) Schleid. – в 2014 г. в р. Машок у урочища Полушкино и южнее д. Ягодная, в противопожарном пруду, в 2015 г. в пруду в урочище Кумово, в обводненных бочагах и канавах в урочище Мочули, в бобровом пруду в урочище Клягино. В 2018 г. и 2019 г. вид отмечен на 6 маршрутах: в пруду в урочище Кумово, в бобровых запрудах на ручье Титов Верх и р. Машок, в спущенном пруду в урочище Клягино. Вид распространен по всей Калужской обл., встречается часто (Reshetnikova et al., 2010).

Potamogeton lacunatus Hagstr. (возможно экологическая раса *P. bercholdii* Fieber) – в 2018 г. на заболоченном пойменном лугу, подтопленном бобрами, в старице р. Машок. Вид (раса?) редкий в регионе, впервые собран в 2010 г. (Reshetnikova, Krylov, 2013, Reshetnikova, Yagodovskaya, 2020).

Ceratophyllum demersum L. – в 2014 г., в бобровой запруде в р. Машок. Позднее вид не наблюдался. Нередок в Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

C. submersum L. – в 2015 г. в бобровой запруде в урочище Клягино, позднее не наблюдался. До 2010 г. в Ульяновском р-не не встречался (Reshetnikova et al., 2010), в регионе и Средней России прогрессирует – в последние десятилетия регистрируется чаще, встречается в новых местонахождениях (Reshetnikova, 2016; Shcherbakov, 2011).

Persicaria amphibia (L.) Delarbre. – в 2014 г. на пойменном лугу р. Чечера у границы с Орловской обл. (близ с. Середичи) и в затопленном бобрами пруду в урочище Клягино. В 2019 г. вид отмечен уже в пересохшем пруду урочища Клягино, а также в пруду урочища Кумово. Вид распространен по всей Калужской обл., встречается нередко (Reshetnikova et al., 2010), прогрессирует (Reshetnikova, 2016).

Образование прудов приводит к локальному подтоплению поймы, появляются **заболоченные луга с неустойчивым межсезонным режимом увлажнения** и большим количеством бобровых каналов. Неустойчивые местообитания способствуют выживанию гибридов, которые не выдерживают конкуренции с родительскими видами в стабильных условиях. Так произошло на р. Машок, где бобры возвели плотины и прорыли сложные системы каналов, и в урочище Мочули, где было запружено сфагновое болото. На заболоченных в результате деятельности бобров лугах отмечены:

Carex elata All. s. str. – обнаружен в 2015 г. на заболоченном бобрами пойменном лугу у р. Машок. В 2018 г. вид отмечен там же и в 2019 г. единично в черноольшанике у р. Песочня. Вид, новый для Средней России (Reshetnikova, 2018, Reshetnikova, Yagodovskaya, 2020).

Calamagrostis × *rigens* Lindgr. (*C. canescens* (Web.) Roth × *C. epigeios* (L.) Roth) – отмечен в 2016 г. на заболоченном лугу у р. Песочня, где образовывал большие заросли на протяжении приблизительно 200 метров (Reshetnikova, 2018). В 2019 г. там же встречался в значительно меньшем обилии – что связано, по-видимому, с пересыханием бобровых каналов. В Калужской обл. был известен только из одного местонахождения (Reshetnikova, 2015).

Epilobium hirsutum L. – обнаружен в 2014 г., в 2014–2019 гг. отмечен на 11 маршрутах: на пойменных лугах у р. Машок, у р. Чечера, на спущенном бобровом пруду в урочище Клягино, на обочине бетонной дороги и у выходов грунтовых вод на склонах. Вид распространен по всей территории Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010), прогрессирует в Средней России (Reshetnikova, 2016).

Scrophularia umbrosa – в 2015 г. отмечен по берегам бобровых протоков и заболоченным лугам в пойме р. Машок, а в 2016 г. у р. Песочня в черноольшанике. В области вид не был известен в Брянско-Жиздринском полесье (Reshetnikova et al., 2010). В “бобровых” местообитаниях *S. umbrosa* наблюдался обильно, в то время как в регионе, где вид растет по выходам ключей, как правило, немногочислен (Krasnaya ..., 2015).

Спущенные пруды образуются на месте бобровых прудов, при разрушении плотин, когда семья бобров покидает свой участок. В заповеднике спущенный пруд образовался в урочище Клягино в южном участке заповедника, долгое время бобры поддерживали его плотиной на р. Дубровня. Спущенные пруды имеются и на протяжении ручья Титов Верх. В спущенных бобровых прудах отмечены:

Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult. – обнаружен в 2018 г., на месте пересохшего пруда в урочище Клягино. Вид нередок в Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

Eleocharis austriaca Hayek – обнаружен в 2014 г. в спущенном бобровом пруду на ручье Титов Верх. В 2018 г. вид отмечен и на других спущенных прудах на ручье Титов Верх, и на подтопленном бобрами лугу р. Песочня. В области известен только на территории заповедника (Reshetnikova, 2015; Reshetnikova, Yagodovskaya, 2020).

Scirpus radicans – встречается в бобровых прудах (см. выше).

Potamogeton gramineus – вид, вероятно, был указан в конспекте флоры заповедника (Shovkun, Yanitskaya, 1999) ошибочно, так как был приведен для быстрых мелководных лесных речек, в то время как в Калужской обл. он обитает не в проточных, а в стоячих водоемах. По-видимому, эти указания следует относить к нередкому в заповеднике *P. alpinus* Balb., который отсутствует в списке. В 2018 г. *P. gramineus* отмечен на одном маршруте в пересыхающей луже на дне спущенного пруда в урочище Клягино. До 2010 г. достоверно известно всего 5 находок в Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010; Krasnaya, 2015).

Chenopodium rubrum L. – собран в 2018 г. в урочище Клягино, до 2010 г. в Ульяновском р-не не встречался (Reshetnikova et al., 2010), прогрессирует в регионе (Reshetnikova, 2016).

Epilobium pseudorubescens – отмечен также на плотинах (см. выше).

Epilobium smyrneum Boiss. et Bal. – собран в 2019 г. в урочище Клягино. До 2010 г. рос местами в долине р. Вытебеть (Reshetnikova et al., 2010).

Plantago intermedia, *Persicaria amphibia* – отмечены также на плотинах (см. выше).

Виды, имеющие косвенную связь с жизнедеятельностью бобров

Берега водоемов могут затопляться в результате активной деятельности бобров. Для этой группы учитывались виды, встреченные у р. Песочня на северном участке, р. Дубровня, бобрового пруда под ЛЭП, ручья Титов Верх и ручья, протекающего по границе заповедника на южном участке. По берегам бобровых водоемов отмечены:

Carex acutiformis Ehrh. – обнаружен в 2015 г. в черноольшанике у р. Песочня к северо-востоку от Новой Деревни. В 2019 г. отмечен там же. Вид довольно редок в Брянско-Жиздринском полесье, но был известен в Ульяновском р-не (Reshetnikova et al., 2010).

C. diandra Schrank – отмечен в 2015 г. в урочище Мочули, там же в 2018 г. и 2019 г.; в 2019 г. собран на заболоченном пойменном лугу р. Машок, на топком берегу бобрового канала, в воде. Вид известен в Ульяновском р-не (Reshetnikova et al., 2010).

Barbarea stricta Andrz. ex Besser – отмечен в 2015 г. в затопленном бобрами черноольшанике на берегу р. Песочня к юго-западу от Новой Де-

ревни. В 2018 г. вид встречен выше по течению (к северо-востоку от Новой Деревни). Редкий в регионе вид, не был известен ранее в Ульяновском р-не (Reshetnikova et al., 2010).

Cucubalus baccifer L. (*Silene baccifera* (L.) Roth) – найден в 2015 г. на северном участке в урочище Мушкань в долине р. Вытебеть, в 2019 г. вид отмечен на берегу пруда в урочище Кумово. До 2010 г. для Ульяновского р-на не приводился (Reshetnikova et al., 2010), прогрессирует в регионе и в Средней России (Reshetnikova, 2016).

Epilobium hirsutum – отмечен на заболоченных лугах (см. выше).

Отмели всегда есть в руслах небольших рек, однако ниже по течению относительно плотин пересохших участков реки становится больше из-за понижения уровня воды в реке. Нестабильность местообитаний (как и на заболоченных лугах) способствует появлению гибридов. В заповеднике песчаные отмели были на р. Песочня, р. Дубровня, притоках р. Чечера, ручье Титов Верх и др. В этом местообитании встречены:

Barbarea stricta, *Epilobium hirsutum*, *Epilobium pseudorubescens* – найдены и в других местообитаниях (см. выше).

Epilobium roseum × *E. pseudorubescens* – собран в 2019 г. около 5 км к юго-востоку от с. Кирейково на отмели ручья вблизи его устья у р. Чечера (Reshetnikova, Yagodovskaya, 2020). Растения имеют промежуточные морфологические признаки двух родительских видов, произраставших рядом. Подобные гибриды были отмечены Н.Н. Цвелевым в Ленинградской обл. (Tzvelev, 2007).

При строительстве бобрами большого числа плотин, затоплению подвергаются пойменные луга и участки леса, которые без вмешательства бобров могли подвергаться затоплению только при разовых сезонных выходах воды из русел рек. Подобное обводнение поймы наблюдалось в долине р. Песочня, где выше по течению относительно плотины на лугу стояла вода, и у левых притоков р. Чечера, где заболотился участок леса. На **сырых лугах** отмечены:

Epilobium parviflorum Schreb. – обнаружен в 2014 г. на поляне на прикормочной площадке с выходами грунтовых вод, в 2018 г. вид отмечен на берегу ручья Титов Верх и в пойме р. Машок. В области вид растет по ключевым болотам в долинах рек (Reshetnikova et al., 2010).

Salix alba L. × *S. fragilis* – отмечен в 2015 г. на трех маршрутах, в пруду, на зарастающем лугу на месте пашни и на бобровом лугу у бобровых запруд.

В заболоченных **пойменных лесах** обнаружены:

Dryopteris expansa (C. Presl) Fraser-Jenkins et Jermy – в 2014 г., в 2014–2019 гг. встречен в еловошироколиственных лесах и черноольшаниках, в поймах лесных ручьев, по берегам левого притока р. Чечера, в заболоченном лесу выше по течению р. Дубровня от урочища Клягино – на 12 маршрутах. Вид редкий в Ульяновском р-не (Reshetnikova et al., 2010).

Carex acutiformis – отмечена также по берегам водоемов (см. выше).

Dipsacus pilosus L. – в 2014 г. у р. Чечера, затем в черноольшанике у тропы зубров между р. Машок и урочищем Мочули, в широколиственном лесу в пойме р. Машок, рос группами около 10 экземпляров, в 2019 г. рос обильно на протяжении не менее 100 м в черноольшанике между р. Машок и урочищем Мочули. Ранее не был отмечен в Калужской обл.

Scrophularia umbrosa – отмечен также на заболоченных лугах (см. выше).

Viola × *ruprechtiana* Borbas (*V. epipsila* × *V. palustris*) – в 2015 г. на опушке сыроватого березняка у заболоченного луга, подтопленного бобрами в пойме р. Машок, на площади несколько десятков метров – несколько групп, его появление по-видимому связано с колебаниями водного режима. Гибрид, ранее в Калужской обл. не регистрировался, впервые отмечен в этом местонахожеднии (Reshetnikova, 2016). Известен с территории сопредельного участка национального парка “Орловское полесье” (Radygina et al., 2003).

Виды, появление которых не связано с деятельностью бобров (впервые они встречены в заповеднике в антропогенных местообитаниях). Один из них, возможно, исчез именно в связи с появлением бобров.

В пруду на месте бывшей деревни в урочище Кумово, где в 2018–2019 гг. наблюдалось бобровое поселение, были найдены:

Sagittaria sagittifolia L. – обнаружен в 2015 г, в 2018–2019 гг. встречен не был. Вид широко распространен по всей Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

Potamogeton trichoides Cham. et Schltdl. – отмечен в 2015 г., в 2018–2019 гг. встречен не был, для этого вида известна годичная динамика. В Калужской обл. встречается изредка, прогрессирует (Reshetnikova et al., 2010; Reshetnikova, 2016).

Nuphar lutea – отмечен в 2015 г., в 2018–2019 гг. встречен не был. Не исключено, что этот вид мог быть полностью съеден бобрами, как это произошло в Приокско-Террасном государственном биосферном природном заповеднике (Rechnoi...., 2012) Вид распространен по всей Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

Nymphaea candida – обнаружен в 2015 г. В 2019 г. отмечен повторно. Вид распространен по всей Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

Виды, первоначально обнаруженные **на обочинах дорог**. Большое число новых видов заносится вдоль бетонной дороги, проходящей на северном участке по территории заповедника:

Eleocharis ovata (Roth) Roem. et Schult. – в 2015 г., в колее у бетонной дороги близ р. Песочня, повторно в 2018 г. на затопленном бобрами лугу у р. Песочня около 2 км ниже по течению. Вид редкий в Калужской обл., ранее в Ульяновском р-не не был отмечен (Reshetnikova et al., 2010).

Juncus alpinoarticulatus Chaix – в 2015 г. отмечен на обочине бетонной дороги, повторно встречен на двух маршрутах в 2018 г. на подтопленных бобрами лугах у р. Песочня в районе Новой Деревни. Ранее в Ульяновском р-не не был отмечен (Reshetnikova et al., 2010).

Lolium perenne L. – в 2016 г. отмечен у бетонной дороги в окрестностях Новой Деревни и около 2 км к северу, в 2019 г. собран уже в естественном местообитании на отмели у бобровой плотины на р. Песочня – ниже моста на бетонной дороге. В Калужской обл. встречается рассеянно (Reshetnikova et al., 2010).

Bidens frondosa L. – на обочине бетонной дороги в 2016 г. В 2019 г. вид встречен на дне спущенного бобрового пруда в урочище Клягино и на бобровой плотине около 2 км к юго-востоку от д. Ягодная, под ЛЭП. Вид чужеродный, быстро прогрессирует в регионе (Reshetnikova, 2016), до 2010 г. в Ульяновском р-не не отмечен (Reshetnikova et al., 2010).

Lactuca serriola L. – в 2014–2016 гг. отмечен на 8 маршрутах – по обочинам дорог у д. Ягодная, на лугу в урочище Чичин луг, на спущенном бобровом пруду, под ЛЭП, по обозначающей границу заповедника колее. В 2019 г. вид обнаружен в спущенном пруду в урочище Клягино. *L. serriola* активно расселяется в регионе по долинам рек. Ранее в Ульяновском р-не не встречался, в Калужской обл. изредка (Reshetnikova et al., 2010); заметно прогрессирует в последние годы (Reshetnikova, 2016).

Solidago canadensis L. – в 2014 г. отмечен в урочище Чичин луг, в 2018 г. и 2019 г. на участках, где заметна деятельность бобров по берегам и поймам рек Песочня, Чечера, Дубровня. Также наблюдался на обочинах дорог – особенно многочислен у бетонной дороги. Быстро увеличил численность на территории. Вид чужеродный, известен в долине р. Вытебеть, прогрессирует в регионе (Reshetnikova et al., 2010).

Elsholtzia ciliata (Thunb.) Hyl. – в 2015 г. отмечен на обочине бетонной дороги близ р. Красная, повторно в 2019 г. в 2.5 км к юго-востоку от Новой Деревни, в ольшанике на берегу р. Песочня. Вид чужеродный, известен по всей территории Калужской обл. (Reshetnikova et al., 2010).

Fallopia dumetorum (L.) Holub (*Polygonum dumetorum* L.) – впервые отмечен в 2015 г., в 2015–2019 гг. встречен на 9 маршрутах, по обочинам бетонной дороги обильно, по опушкам леса в долине р. Вытебеть, по ограничивающей заповедник канаве на песках, и на опушках леса к югу от д. Ягодной, по берегам прудов и у р. Песочня. Вид был известен в долине р. Вытебеть (Reshetnikova et al., 2010), заметно прогрессирует в регионе (Reshetnikova, 2016).

Виды, как указывалось в конспекте флоры заповедника (Shovkun, Yanitskaya, 1999), “нуждающиеся в подтверждении”

Таких видов было шесть, резкому увеличению численности четырех из них могло способствовать создание бобрами благоприятных местообитаний для их произрастания:

Epilobium adenocaulon Hausskn. – ранее встречен один раз на брошенном огороде у Новой Деревни (Shovkun, Yanitskaya, 1999). В 2014–2016 гг. отмечен на 16 маршрутах: на лугах, в поймах рек и ручьев, на склонах, на болоте, по обочинам и около бетонной дороги, в 2018 г. и 2019 г. отмечен на 11 маршрутах.

Epilobium roseum Schreb. – указан в приречном высокотравье у р. Чечера (Shovkun, Yanitskaya, 1999). В 2014–2016 гг. вид отмечен на 3 маршрутах: в черноольшанике у р. Дубенка по дороге от д. Нагая в урочище Городок, к югу от д. Ягодная на обочине дороги в сосняке с вязами в большом числе, а также у р. Машок на лугу, затопленном бобрами – обильно. В 2018 и 2019 гг. отмечен на 7 маршрутах, на обсохших отмелях, по берегам лесных рек Песочня, Чечера, Дубровня, в пойме р. Машок и у границы заповедника к югу от д. Ягодная, также наблюдался по обочинам дорог. Ранее для этого вида в европейской части не были указаны в качестве биотопов обочины дорог и обсохшие отмели (Skvortsov, Reshetnikova, 2018). Вне заповедника в Калужской и Московской областях вид в последнее время наблюдается также и на огородах, где в XX веке не встречался.

Veronica anagallis-aquatica L. – отмечен один раз в ручье (Shovkun, Yanitskaya, 1999). В 2014–2016 гг. найден на 5 маршрутах: в колее дороги в пойме реки, в реках Дубенка и Дубровня, у ключа на прикормочной площадке зубров, в 2018 и 2019 гг. отмечен на 10 маршрутах по участкам, освоенных бобрами. В ручьях встречены широколистные формы.

Cardamine dentata Schult. – указан в сырых канавах в светлых лесах (Shovkun, Yanitskaya, 1999). Нами вид отмечен в 2015 г., в 2018 и 2019 гг. на 7 маршрутах.

Увеличение численности еще у 2 видов, вероятно, не связано с бобрами:

Carex appropinquata Schumach. – указан в черноольшанике и низинных болотах (Shovkun,

Yanitskaya, 1999), вид отмечен в 2015 г. на заболоченном лугу у р. Машок, позднее, в 2018 и 2019 гг. на двух маршрутах на заболоченном лугу в пойме р. Машок, среди многочисленных бобровых каналов.

C. elongata L. – указан на сырых лугах и в ольшаниках (Shovkun, Yanitskaya, 1999), отмечена в 2014 г. – в сырых черноольшаниках и ельниках по берегам лесных ручьев, в 2018 и 2019 гг. на 12 маршрутах.

Из упомянутых в списке заповедника (Shovkun, Yanitskaya, 1999) **нами не обнаружено 5 видов,** приуроченных к влажным местообитаниям. Среди них как "обычный" приведены:

Rorippa sylvestris (L.) Besser – встречается по сырым лугам, опушкам и придорожным канавам. Причины отсутствия вида в обследованных местообитаниях не выявлены, в Калужской обл. он обычен.

Chaerophyllum prescottii DC. – встречается в зарослях кустарников в поймах лесных ручьев, по опушкам. В Калужской обл. наблюдаются изменения численности по долинам рек (Решетникова, 2006).

Schoenoplectus lacustris (L.) Palla – встречался только в прудах в урочище Кумово. Его исчезновение, возможно, связано с естественной сукцессией этих водоемов.

Iris sibirica L. – был известен в единственной точке в заповеднике на сырых пойменных лугах р. Песочня. В настоящее время этот луг зарос кустарником и крапивой.

Juncus conglomeratus L. – встречается по сырым луговинам. В Калужской обл. вид редкий.

Редкость или исчезновение всех этих пяти видов связаны с естественными сукцессиями, но не с деятельностью бобров. Эти виды не являются их кормовой базой (за исключением камыша озерного) и указаны вне местообитаний, трансформированных бобрами.

Необычные формы растений

Были найдены необычные формы у *Bidens tripartita* L., *Epilobium roseum*, *Linaria vulgaris* Mill., *Veronica longifolia* L.

Для *B. tripartita* характерны зубчатые 3–5 раздельные или рассеченные листья, высота растения при этом (3) 15–75 (100) см (Vasilchenko, 1959). Однако мелкие экземпляры могут иметь цельные крупнозубчатые до надрезанных листья, подобные формы иногда выделяли в *B. minima* Huds. На бобровой плотине около 2.5 км к юго-востоку от д. Ягодная было обнаружено около 10 особей около 50–70 высотой, у которых отмечались только цельные зубчатые листья. В коллекциях MW и MHA из 400 образцов *B. tripartita* выявлено 14 мелких (до 20 см) и 7 средних (30–40 см) образцов с цельными или со слабо рассеченными листьями. Образцов с такими же признаками, как у особей на плотине, в перечисленных коллекциях не выявлено.

Для *E. roseum* характерен розовый венчик с лепестками 6–7 мм (Skvortsov, Reshetnikova, 2018). В заповеднике этот вид часто встречался с белым венчиком, с лепестками около 4 мм (табл. I). Из 220 изученных образцов *E. roseum* в коллекциях MW и MHA лишь 19 имели схожие признаки с найденными формами. Изменение морфологических признаков может быть связано со сменой местообитания вида или его гибридизацией с *E. pseudorubescens*, см. выше.

Практически голая форма *L. vulgaris* с единичными короткими железистыми волосками в соцветии была собрана в 2018 г. около 2 км к востоку от Новой Деревни на подтопленном бобрами лугу у р. Песочня и в 2019 г. в урочище Клягино на дне спущенного пруда. На типичных растениях *L. vulgaris* железистое опушение обычно лучше выражено, из 60 изученных образцов коллекции MHA лишь 14 имели слабое опушение в соцветии.

Широколистная форма *V. longifolia* была обнаружена примерно в 2 км к юго-западу от Новой деревни на берегу р. Песочня. Обычно у этого вида ширина листьев колеблется в пределах 1 см при длине 4–10 см, у найденной формы ширина листьев достигала 3–4 см при длине 5–10 см. По личному сообщению С.А. Полуэктова, такие же широколистные формы *V. longifolia* встречались по берегам бобровых водоемов в Московской обл.

ОБСУЖДЕНИЕ

Резкий рост численности бобров на территории заповедника привел к формированию ранее там отсутствовавших типов местообитаний, на которых появились новые для заповедника виды растений.

1. Тенденции изменения флоры в регионе

Количественное распределение новых видов по выделенным ранее группам по степени оказанного влияния бобров на их местообитания отображено на рис. 2. Всего было выявлено 6 новых для Калужской обл. видов, 6 чужеродных и 8 аборигенных, увеличивающих свою численность в регионе.

Больше половины аборигенных и чужеродных видов, увеличивающих свою численность в Калужской обл, относится к первой группе видов, имеющих прямую связь с жизнедеятельностью бобров, – с экотопами, созданными бобрами. Эти местообитания оказались наиболее открытыми к внедрению туда новых видов. Впервые отмеченные в Калужской обл. виды сосудистых растений росли в местообитаниях, на которые бобры повлияли напрямую или косвенным образом, а в

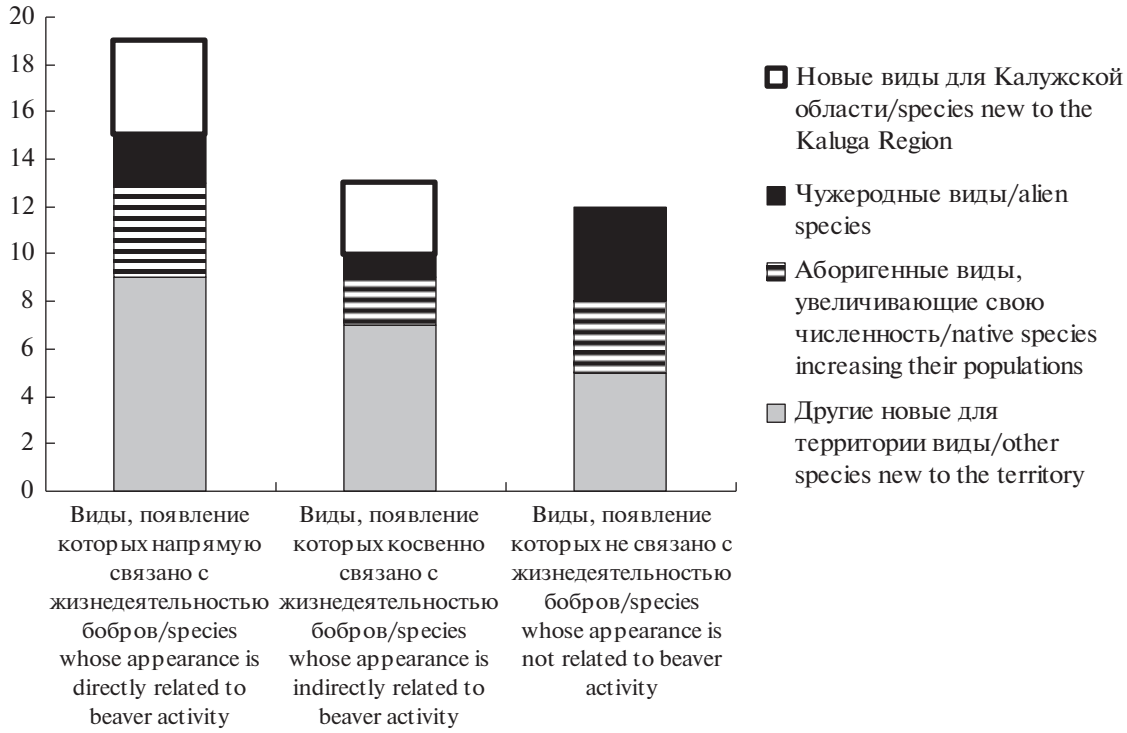

Рис. 2. Новые виды сосудистых растений для заповедника "Калужские засеки", найденные в местах с видимыми следами жизнедеятельности бобров. На гистограмме по оси X представлены группы видов в зависимости от степени влияния бобров, по оси Y – число видов в группах (цветом обозначены новые для региона, чужеродные для региона и увеличивающие численность в регионе виды).

Fig. 2. Vascular plant species new for the Kaluzhskiye Zaseki Nature Reserve found in sites with visible traces of beaver activity. X-axis: groups of species, depending on the degree of influence of beavers; Y-axis: the number of species in groups (the colors indicate species new to the region, alien to the region and increasing their population in the region).

стабильных местообитаниях (связанных с жизнедеятельностью бобров не напрямую), таких видов отмечено не было (рис. 2).

Мы не можем утверждать, что есть виды, которые на территории региона не встречаются в местообитаниях, не связанных с деятельностью бобров. Однако очевидно, что именно новые для территории местообитания, сформированные бобрами, ускоряют расселение новых и прогрессирующих в регионе видов, способствуют появлению гибридов и необычных форм: отмечено 4 гибрида и по крайней мере 4 необычных формы, не известных в иных местообитаниях. В стабильных местообитаниях новые гибриды в заповеднике не регистрировались.

2. Анализ изменений флоры по группам местообитаний.

К первой группе (в местообитаниях, которые образованы непосредственно в результате жизнедеятельности бобров) отнесено 19 новых для заповедника видов. Больше всего новых видов отмечено на дне зарастающих спущенных прудов и в бобровых водоемах (рис. 3). Спущенный пруд представляет собой большое открытое пространство, недавно освободившееся от воды. В условиях отсутствия конкуренции с видами предыдущего водного сообщества, его территория за 2–3 года зарастает как местными, так и новыми видами, особенно активно распространяющимися в этом регионе. Появившиеся в большом количестве на территории заповедника бобровые пруды позволили распространиться видам, обитающим преимущественно в стоячей воде, а не в проточных руслах лесных рек. До появления бобров в заповеднике пруды были только на месте деревень в урочищах Кумово и Клягино. Сравнительно немного новых видов обнаружено на заболоченных в результате деятельности бобров лугах и на плотинах. Заболоченные луга представляют собой естественные сообщества с преобладанием многолетних трав, которые затрудняют внедрение туда новых видов, особенно чужеродных. На плотинах отмечено мало новых видов ввиду ограниченной площади этого местообитания.

Во второй группе среди новых видов, местообитания которых косвенно связаны с жизнедеятельностью бобров, меньше видов, увеличивающих численность в области. В основном эти виды встречены по берегам бобровых водоемов, в затопленных участках леса и на отмелях (рис. 4).

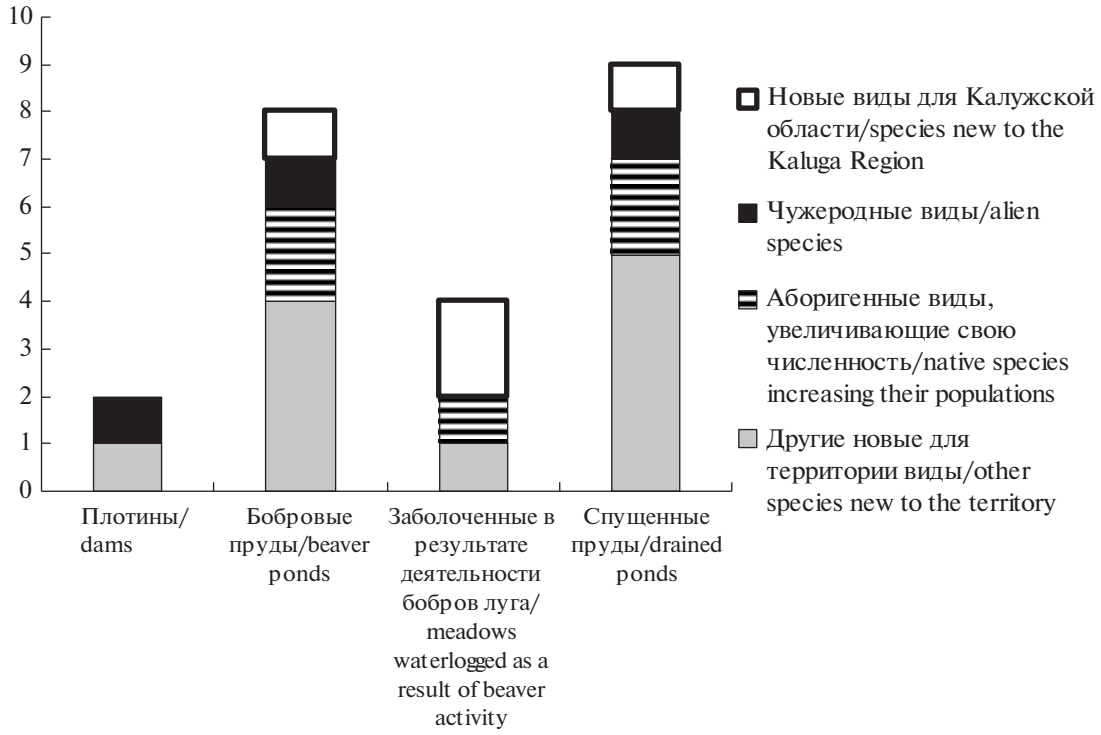

Рис. 3. Количество новых видов, местообитания которых напрямую связаны с бобрами. На гистограмме по оси X представлены местообитания, в которых отмечены новые для заповедника виды, по оси Y – число видов выявленных в этих местообитаниях (цветом обозначены новые для региона, чужеродные для региона и увеличивающие численность в регионе виды).

Fig. 3. Number of new species whose habitats are directly related to beavers. X-axis: the habitats where the new species are recorded, Y-axis: the number of species identified in these habitats (the colors indicate species new to the region, alien to the region and increasing the population in the region).

Отмели являются нестабильными местообитаниями, которые затопляются даже при незначительном подъеме воды в реке, но там легко прорастают семена. Отмели и берега бобровых водоемов являются более открытыми для внедрения новых видов, чем сырые луга, на которых имеется высокая конкуренция с местными видами. В заболоченных пойменных лесах выявлено много новых для заповедника видов, что возможно связано с переходной стадией этого местообитания и разнообразием микроусловий в зависимости от близости к воде.

В третьей группе растений (среди новых видов, появление которых в заповеднике связано не только с деятельностью бобров, а в первую очередь с деятельностью человека), аборигенных видов, увеличивающих свою численность в области, было выявлено мало (всего три), а все чужеродные виды (их четыре), расселились с обочин дорог. Обочины дорог – очень нестабильные местообитания, на которые постоянно заносятся новые диаспоры, часть из них хорошо приживается и, распространяясь, внедряется в другие экотопы. Бобры могут способствовать их расселению, трансформируя исходные местообитания и создавая свободные участки для внедрения новых видов.

Мы провели сопоставление влияния деятельности бобров и антропогенного фактора на флору заповедника. По нашим подсчетам на основе анализа всех описаний флоры территории, исследованной в 2014–2019 гг., в результате непосредственного антропогенного влияния появилось 45 новых видов сосудистых растений. В основном это виды, отмеченные на насыпи бетонной дороги на северном участке и в окрестностях огородов на окраине д. Ягодная на южном участке. В местообитаниях, непосредственно сформированных бобрами, найдено всего 19 новых видов. Еще 6 видов были сначала зарегистрированы на обочинах дорог, а затем выявлены в бобровых местообитаниях. Таким образом, антропогенный фактор оказывает значительно большее первоначальное влияние на флору в качестве источника новых диаспор, что отмечается даже на заповедной территории. Животные способствуют расселению новых видов в естественные ненарушенные сообщества.

В настоящий момент численность бобров в заповеднике “Калужские засеки” стабилизирова-

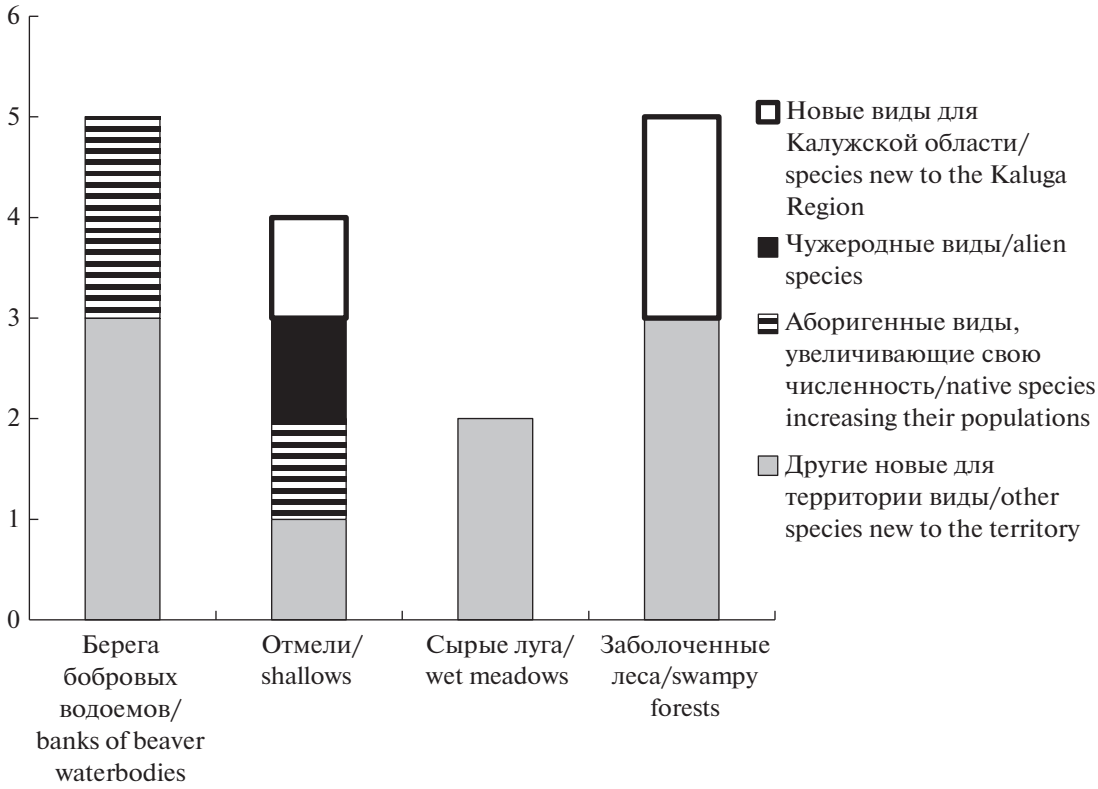

Рис. 4. Количество новых видов, местообитания которых косвенно связаны с бобрами. На гистограмме по оси X представлены местообитания, в которых отмечены новые для заповедника виды, по оси Y – число видов выявленных в этих местообитаниях (цветом обозначены новые для региона, чужеродные для региона и увеличивающие численность в регионе виды).

Fig. 4. Number of new species whose habitats are indirectly related to beavers. X-axis: the habitats where the new species are recorded, Y-axis: the number of species identified in these habitats (the colors indicate species new to the region, alien to the region and increasing the population in the region).

лась, по данным зоолога Е.М. Литвиновой, на бобров стали охотиться волки. Поэтому, вероятно, дальнейшие изменения во флоре заповедника будут проходить уже не так быстро, за счет пионерных видов через отмели или через спущенные бобровые пруды, как наиболее открытые и нестабильные местообитания.

ВЫВОДЫ

1. Деятельность бобров повысила биоразнообразие заповедника, в местах с видимой жизнедеятельностью бобров выявлено 39 видов и гибридов растений, которые отсутствовали в аннотированном списке видов сосудистых растений заповедника (Shovkun, Yanitskaya, 1999), из них 19 обнаружены в местообитаниях, непосредственно сформированных бобрами.

2. Созданные бобрами местообитания способствуют быстрому распространению по всей территории заповедника аборигенных и чужеродных видов, увеличивающих свою численность в Калужской обл. В трансформированных бобрами местообитаниях выявлено 6 чужеродных и 8 аборигенных, прогрессирующих в регионе новых для заповедника видов, а также 6 видов, новых для Калужской обл. Среди новых видов для заповедника 6 видов были сначала зарегистрированы на обочинах дорог, а затем выявлены в “бобровых” местообитаниях. В стабильных местообитаниях отмечен всего 1 прогрессирующий в регионе вид (*Epilobium parviflorum*).

3. Деятельность бобров способствует образованию особых местообитаний с неустойчивым водным режимом, в которых обнаружено 4 гибрида, и, по крайней мере, 4 необычные морфологические формы растений.

4. Наибольшее число новых в заповеднике видов найдено на открытых местообитаниях: в спущенных прудах, свободных от конкуренции с местными видами, в них отмечено 9 новых видов; в бобровых водоемах, формирующих заводи, отмечено 8 новых видов. Меньше всего новых видов было выявлено на небольших по площади плотинах – 2 вида; на обширных сырых и затопленных бобрами лугах – 1–3 вида, что обусловлено высо-

кой для новых видов конкуренцией с местными видами.

5. Антропогенное влияние на территории заповедника и в его окрестностях способствует массовому заносу диаспор новых видов растений, часть из которых могут распространиться в "Калужских засеках" благодаря активной деятельности бобров.

БЛАГОДАРНОСТИ

Искренне благодарим за организацию работ на территории заповедника его директора С.В. Федосеева и инспекторов. Благодарим Е.М. Литвинову за консультации по местам обитания бобров и флористические находки, а также А.М. Поташникова за помощь в работе. Благодарим за консультации и обсуждение результатов работы С.Р. Майорова и А.П. Серегина.

Финансирование работы: государственное задание ГБС РАН "Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения" № АААА-А18-118021490111-5. Благодарим Министерство науки и высшего образования РФ за поддержку ЦКП "Гербарий ГБС РАН", грант 075-15-2021-678.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Aleynikov] Алейников А.А. 2010. Средообразующая деятельность бобра европейского (Castor fiber) на территории заповедника "Брянский лес" и его охранной зоны. – Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". 18: 66–68.

[Bobry...] Бобры в заповедниках европейской части России. 2018. Великие Луки. 538 с.

[D'yakov] Дьяков Ю.В. 1975. Бобры европейской части Советского Союза. Смоленск. 480 с.

[Filippova] Филиппова А.В. 2017. Влияние режима особой охраны на изменение биоразнообразия ценозов заповедника "Оренбургский". – Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 26(3): 58–63.

[Galchenkov, Loktionov] Галченков Ю.Д., Локтионов Е.Ю. 2005. Результаты учетов бобра (Castor fiber L.) на южном участке заповедника "Калужские засеки" в 2004 г. – В сб.: Материалы XI Всероссийской науч. конф. и 5–7 апреля 2005 г. Калуга. С. 368–371.

[Korablev et al.] Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., Кораблев М.П. 2018. Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов: евроазиатский бобр, енотовидная собака, американская норка. М. 402 с.

[Krasnaya...] Красная книга Калужской области. Т. 1. 2015. Калуга. 536 с.

[Mlekopitayushchiye...] Млекопитающие. Большой энциклопедический словарь. 1999. М. 416 с.

[Radygina et al.] Радыгина В.И., Щербаков А.В., Полевова С.В., Киселева Л.Л., Пригоряну О.М. 2003. Сосудистые растения национального парка "Орловское Полесье": (Аннотированный список видов). – Флора и фауна национальных парков. 3: 91.

[Rechnoi...] Речной бобр (Caster fiber L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-террасного государственного биосферного природного заповедника). 2012. М. 150 с.

[Reshetnikova] Решетникова Н.М. 2015. Дополнения к флоре Калужской области по материалам 2014 г. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 120 (6): 69–74.

[Reshetnikova] Решетникова Н.М. 2016. Динамика флоры средней полосы европейской части России за последние 100 лет на примере Калужской области. Дис. ... докт. биол. наук. М. 599 с.

[Reshetnikova] Решетникова Н.М. 2018. Дополнения к флоре Калужской области по материалам 2015–2016 гг. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 123 (3): 64–70.

[Reshetnikova et al.] Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Скворцов А.К. и др. 2010. Калужская флора: аннотированный список сосудистых растений Калужской области. М. 764 с.

[Reshetnikova, Bobrovskiy] Решетникова Н.М., Бобровский М.В. 2016. Анализ изменения флоры сосудистых растений заповедника "Калужские засеки". – Бот. журн. 101 (11): 1321–1344.

[Reshetnikova, Krylov] Решетникова Н.М., Крылов А.В. 2013. Дополнения к флоре Калужской области по материалам 2010 г. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 118 (3): 67–69.

[Reshetnikova, Yagodovskaya] Решетникова Н.М., Ягодовская М.П. 2020. Дополнения к флоре Калужской области (по материалам из заповедника "Калужские засеки" в 2018–19 гг.). – Бюл. МОИП. Отд. биол. 125 (4): 25–27.

[Shcherbakov] Щербаков А.В. 2011. Гидрофильная флора сосудистых растений как модельный объект для инвентаризации и анализа флоры (на примере Тульской и сопредельных областей). Дис. ... докт. биол. наук. М. 552 с.

[Shovkun, Yanitskaya] Шовкун М.М., Яницкая Т.О. 1999. Сосудистые растения заповедника "Калужские засеки": аннотированный список видов. – Флора и фауна заповедников. М. Вып. 77. 52 с.

[Skvortsov, Reshetnikova] Скворцов А.К., Решетникова Н.М. 2018. Onagraceae Juss. – Кипрейные. – В кн.: Флора Нижнего Поволжья. Т. 2. Ч. 2. М. С. 386–402.

Sommer R., Ziarnetzky V., Messlinger U., Zahner V. 2019. The influence of beaver on the biodiversity of semi-aquatic habitats – current situation and meta-analysis for Europe and North America. – Naturschutz und Landschaftsplanung. 51: 108–115.

Stringer A., Gaywood M. 2016. The impacts of beavers Castor spp. on biodiversity and the ecological basis for their reintroduction to Scotland, UK. – Mammal Review. In Press. https://doi.org/10.1111/mam.12068

[Tzvelev] Цвелев Н.Н. 2007. О роде *Epilobium* L. (Onagraceae) в Восточной Европе. – Новости сист. высш. раст. 39: 241–259.

[Vasil'chenko] Васильченко И.Т. 1959. Род Череда – *Bidens* L. – В кн.: Флора СССР. Т. 25. С. 551–561.

Wright J., Jones C., Flecker A. 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. – Oecologia. 132: 96–101. https://doi.org/10.1007/s00442-002-0929-1

[Zapovednik ...] Заповедник "Калужские Засеки". 2020. http://zaseki.ru. (Дата изменения: 04.05.2020).

INFLUENCE OF BEAVER ACTIVITY ON THE FLORA OF THE KALUZHSKIYE ZASEKI NATURE RESERVE

M. P. Yagodovskaya[a,#] and N. M. Reshetnikova[a,##]

[a] N.V. Tsytsin Main Botanical Garden of RAS
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia
[#]e-mail: korczak-jagodowski@list.ru
[##]e-mail: n.m.reshet@yandex.ru

A sharp increase in the population of beavers in the mid-1990s allowed these animals to spread quickly throughout central Russia and, in particular, on the territory of the Kaluzhskiye Zaseki Nature Reserve. As a result of the activity of beavers, specific habitats are formed, where new plant species can settle, which contributes to the growth of biodiversity of the studied area. The species, first recorded in the reserve in the places where beavers live, are divided into three groups according to the degree of influence of the animals on their habitats. For each group, the number of new alien and native species, as well as those increasing their populations in the region, is given. Brief descriptions of unusual morphological forms of four species growing near beaver settlements are provided. A comparison of the influence of beavers and humans on the flora of the reserve is given.

Keywords: Castor fiber Linnaeus, flora, vascular plants, animal influence, plant habitats, Kaluzhskiye Zaseki Nature Reserve

ACKNOWLEDGEMENTS

We sincerely thank the director of the reserve S.V. Fedoseev and its inspectors for organizing the work on the area. We thank E.M. Litvinova for her consultations on beaver habitats, as well as A.M. Potashnikov for his help in the work. We are grateful to S.R. Mayorov and A.P. Seregin for the advice and discussion of the work results.

Financial support of the work: the state assignment of the N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences "Biological diversity of natural and cultural flora: fundamental and applied issues of study and conservation" (AAAA18-118021490111-5). We thank Ministry of Science and Higher Education of Russia for support of CCU "Herbarium MBG RAS", grant 075-15-2021-678.

REFERENCES

Aleynikov A.A. 2010. Castor fiber as an ecosystem engineer in "Bryanskiy les" reserve and its protective zone. – Vestnik TvGU. Seriya "Biologiya i ekologiya". 18: 66–68. (In Russ.).

[Bobry...] Bobry v zapovednikakh yevropeyskoy chasti Rossii [Beavers in the reserves of the European part of Russia]. 2018. Velikiye Luki. 538 p. (In Russ.).

D'yakov Yu.V. 1975. Bobry yevropeyskoy chasti Sovetskogo Soyuza. [Beavers of the European part of the Soviet Union.]. Smolensk. 480 p. (In Russ.).

European beaver (Castor fiber l.) as a key species of a small river ecosystem (Prioksko-terrasnyi nature biosphere reserve). 2012. Moscow. 150 p. (In Russ.).

Filippova A.V. 2017. The influence of the special protection regime for change of biodiversity of cenoses of the reserve "Orenburg". – Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii. 26 (3): 58–63 (In Russ.).

Galchenkov Yu.D., Loktionov Ye.Yu. 2005. Rezul'taty uchetov bobra (Castor fiber L.) na yuzhnom uchastke zapovednika "Kaluzhskiye zaseki" v 2004 g. [Results of beaver (Castor fiber L.) surveys in the southern section of the Kaluga Zaseki nature reserve in 2004.]. – In: Materialy XI Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii 5–7 aprelya 2005 g. Kaluga. P. 368–371 (In Russ.).

Korablev N.P., Korablev P.N., Korablev M.P. 2018. Mikroevolyutsionnyye protsessy v populyatsiyakh translotsirovannykh vidov: yevroaziatskiy bobr, yenotovidnaya sobaka, amerikanskaya norka. [Microevolution processes in populations of translocated species: Eurasian beaver, raccoon dog, American mink.]. Moscow. 402 p. (In Russ.).

Krasnaya kniga Kaluzhskoy oblasti. T. 1. [Red book of the Kaluga region. Vol. 1.]. 2015. Kaluga. 536 p. (In Russ.).

Mlekopitayushchiye. Bol'shoy entsiklopedicheskiy slovar'. [Mammals. Large encyclopedic dictionary]. 1999. Moscow. 416 p. (In Russ.).

Radygina V.I., Shcherbakov A.V., Polevova S.V., Kiseleva L.L., Prigoryanu O.M. 2003. Sosudistyye rasteniya natsional'nogo parka "Orlovskoye Poles'ye": (Annotirovannyy spisok vidov) [Vascular plants of the Oryol Polesie national Park: (Annotated list of species)]. – Flora i fauna natsional'nykh parkov. 3: 91 (In Russ.).

Reshetnikova N.M. 2015. Additions to the flora of Kaluga province based on records of 2014. – Byul. MOIP. Otd. biol. 120 (6):69–74 (In Russ.).

Reshetnikova N.M. 2016. Dinamika flory sredney polosy yevropeyskoy chasti Rossii za posledniye 100 let na primere Kaluzhskoy oblasti. [Dynamics of the flora of the middle zone of the European part of Russia over the past 100 years on the example of the Kaluga region.]. Dis. ... dokt. biol. nauk. Moscow. 599 p. (In Russ.).

Reshetnikova N.M. 2018. Additions to the flora of Kaluga province based on records of 2015-16. – Byul. MOIP. Otd. biol. 123 (3): 64–70 (In Russ.).

Reshetnikova N.M., Mayorov S.R., Skvortsov A.K. et al. 2010. Kaluzhskaya flora: annotirovannyy spisok sosudistykh rasteniy Kaluzhskoy oblasti. [Kaluga flora: an annotated list of vascular plants of the Kaluga region.]. Moscow. 764 p. (In Russ.).

Reshetnikova N.M., Bobrovskiy M.V. 2016. Multiyear changes of the vascular flora in the Kaluzhskie zaseki reserve. – Bot. zhurn. 101 (11): 1321–1344 (In Russ.).

Reshetnikova N.M., Krylov A.V. 2013. Additions to the flora of Kaluga province based on records of 2010. – Byul. MOIP. Otd. biol. 118 (3): 67–69 (In Russ.).

Reshetnikova N.M., Yagodovskaya M.P. 2020. Dopolneniya k flore Kaluzhskoy oblasti (po materialam iz zapovednika "Kaluzhskiye zaseki" v 2018–19 gg.). [Additions to the flora of the Kaluga region (based on materials from the Kaluga Zaseki nature reserve in 2018–19)]. – Byul. MOIP. Otd. biol. 125 (4): 25–27 (In Russ.).

Shcherbakov A.V. 2011. Gidrofil'naya flora sosudistykh rasteniy kak model'nyy ob'yekt dlya inventarizatsii i analiza flory (na primere Tul'skoy i sopredel'nykh oblastey). [Hydrophilic flora of vascular plants as a model object for inventory and analysis of flora (on the example of Tula and neighboring regions).]. Dis. ... dokt. biol. nauk. Moscow. 552 p. (In Russ.).

Shovkun M.M., Yanitskaya T.O. 1999. Sosudistyye rasteniya zapovednika "Kaluzhskiye zaseki": annotirovannyy spisok vidov. [Vascular plants of the Kaluga Zaseki nature reserve: annotated list of species.]. – Flora i fauna zapovednikov. Vyp. 77. Moscow. 52 p. (In Russ.).

Skvortsov A.K., Reshetnikova N.M. 2018. Onagraceae Juss. – Kipreynyye [Onagraceae Juss. – Onagraceae]. – In: Flora Nizhnego Povolzh'ya. T. 2. Ch. 2. Moscow. P. 386–402 (In Russ.).

Sommer R., Ziarnetzky V., Messlinger U., Zahner V. 2019. The influence of beaver on the biodiversity of semi-aquatic habitats – current situation and meta-analysis for Europe and North America. – Naturschutz und Landschaftsplanung. 51: 108–115.

Stringer A., Gaywood M. 2016. The impacts of beavers Castor spp. on biodiversity and the ecological basis for their reintroduction to Scotland, UK. – Mammal Review. In Press. https://doi.org/10.1111/mam.12068

Tzsvelev N.N. 2007. O rode *Epilobium* L. (Onagraceae) v Vostochnoy Evrope. [About the genus *Epilobium* L. (Onagraceae) in Eastern Europe.]. – Novosti sist. vyssh. rast. 39: 241–259 (In Russ.).

Vasil'chenko I.T. 1959. Rod Chereda – *Bidens* L. [The Genus Sereda – *Bidens* L.]. – In: Flora SSSR. T. 25. P. 551–561 (In Russ.).

Wright J., Jones C., Flecker A. 2002. 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. – Oecologia. 132: 96–101. https://doi.org/10.1007/s00442-002-0929-1

Zapovednik "Kaluzhskiye Zaseki". 2020. http://zaseki.ru. (last changed: 04.05.2020) (In Russ.).

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 1, с. 95–99

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

PHRAGMITES ALTISSIMUS И *LEMNA TURIONIFERA* – НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ФЛОРЫ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

© 2022 г. Б. Ю. Тетерюк[1,*], А. А. Панюков[1,], Е. В. Князева[1,***]**

[1] *Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН*
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Республика Коми, 176982, Россия
**e-mail: b_teteryuk@ib.komisc.ru*
***e-mail: panjukov.a.a@ib.komisc.ru*
****e-mail: ev_knyazeva@mail.ru*

Поступила в редакцию 12.10.2021 г.
После доработки 15.10.2021 г.
Принята к публикации 26.10.2021 г.

Приведены сведения о первых находках двух синантропных видов (*Phragmites altissimus* и *Lemna turionifera*) на Европейском Северо-Востоке России. Оба вида отмечены на антропогенных местообитаниях.

Ключевые слова: Phragmites altissimus, *Lemna turionifera*, флористические находки, водные растения
DOI: 10.31857/S0006813622010094

В ходе полевых исследований, проведенных в июле-августе 2021 г. на северном макросклоне Северных Увалов (Прилузский и Сысольский районы Республики Коми), связанных с изучением растительного покрова антропогенных и антропогенно-трансформированных водоемов, были найдены два новых, ранее не указывавшихся для данной территории, вида – *Phragmites altissimus* (Benth.) Mabille и *Lemna turionifera* Landolt (Fedorov, 1974, 1979; Flora..., 1974, 1976; Lisitsyna, Papchenkov, 2000). Гербарные образцы хранятся в гербариях Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (SYKO) и Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

Phragmites altissimus (Benth.) Mabille имеет евразиатско-североафриканский ареал с первичным распространением в пределах температно-меридиональной зоны. Он встречается в Атлантической и Средней Европе, Средиземноморье, Юго-Западной, Средней и Восточной Азии, Северной Африке (Tzvelev, 1976; Tzvelev, Probatova, 2019). В России *Ph. altissimus* распространен в Крыму, низовьях Дона, Предкавказье, дельте Волги, в южных районах Восточной Сибири и Дальнего Востока (Tzvelev, 1976, 2011; Probatova, 1985; Nikiforova, 2012; Tzvelev, Probatova, 2019). В последние годы в европейской части России отмечается активное расселение вида в северном направлении (Notov, 1999; Shvetsov et al., 2007; Naumenko, 2008; Papchenkov, 2008; Kapitonova, 2011, Kapitonova et al., 2020; Konechnaya et al., 2012; Borisova, Shilov, 2017; Golovanov et al., 2019; Zaripova, 2020). Это послужило основанием для включения *Ph. altissimus* в список инвазионных растений России (Vinogradova et al., 2015), согласно которому он имеет инвазионный статус в восьми российских регионах. До настоящего времени единственными северными пунктами распространения тростника высочайшего в европейской части России были пос. Кузнечное, пос. Красное Село, острова Финского залива (Ленинградская обл.) (Tzvelev, 2000) и окрестнорсти г. Петрозаводска (Карелия) (Kravchenko et al., 2008).

Встреченные нами ценопопуляции *Ph. atissimus* локализованы вдоль федеральной автодороги “Вятка”, соединяющей города Сыктывкар и Киров. Цветущих особей тростника не обнаружено. Средняя высота растений составила 3.6 м.

1. Республика Коми, Сысольский р-н, 6.5 км на ЮЗ от с. Визинга (рисунок), N 61°06'36", E 50°10'28", обочина дороги и прилегающая к ней придорожная канава, в составе разреженного сообщества *Carex rostrata* Stokes, 06.08.2021. Размеры ценопопуляции – 12 × 15 м.

2. Республика Коми, Сысольский р-н, 50.5 км на ЮЗ от с. Визинга (рисунок), N 60°43'11", E 49°29'40", придорожная канава, в составе разреженного сообщества *Carex rostrata*, 17.08.2021. Размеры ценопопуляции – 15 × 30 м.

3. Республика Коми, Прилузский р-н, 80 км на ЮЗ от с. Визинга (рисунок), N 60°22'09";

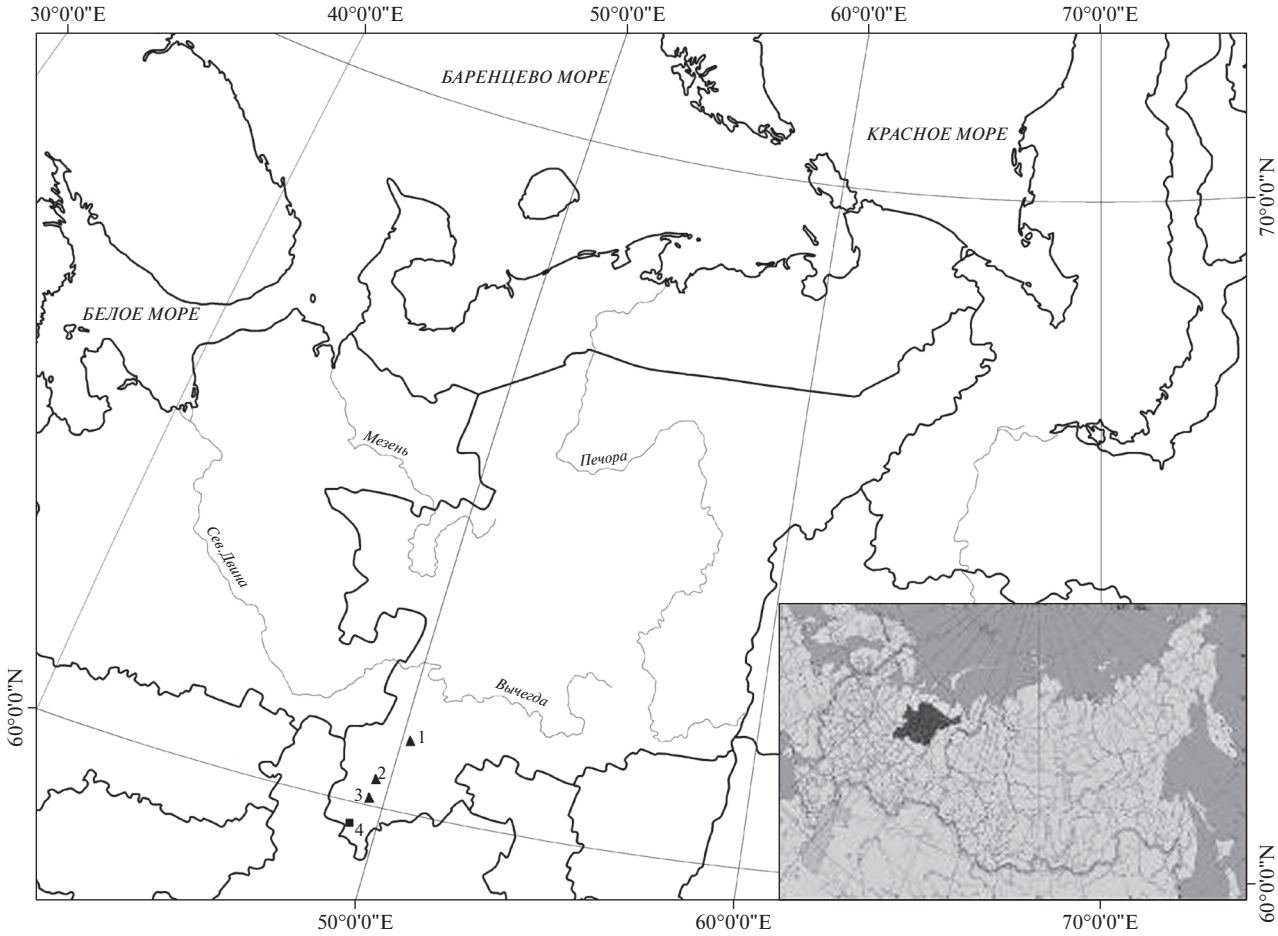

Рис. 1. Новые местонахождения *Phragmites altissimus* (обозначены треугольниками 1, 2 и 3) и *Lemna turionifera* (обозначены квадратом 4) на Европейском Северо-Востоке России.

Fig. 1. New localities of *Phragmites altissimus* (triangles 1, 2 and 3) and *Lemna turionifera* (box 4) in the European North-East of Russia.

E 49°40'32", сырая придорожная канава с глубиной воды до 15 см, грунт – глина, 06.08.2021. Размеры ценопопуляции – 10 × 60 м. Общее проективное покрытие сообщества – 80%, его состав: *Phragmites altissimus* – 50%, *Carex rostrata* – 40, *Salix phylicifolia* L. – 3, *Comarum palustre* L. – 3, *Scirpus sylvaticus* L. – 5, *Cicuta virosa* L. – 1, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. – 3, *Typha latifolia* L. – 3, *Equisetum fluviatile* L. – 1.

Lemna turionifera Landolt имеет первичное распространение в континентальных районах Северной Америки и Восточной Азии (Landolt, 1975). В настоящее время *L. turionifera* все чаще отмечается в водоемах Европы (Landolt, 1986; Wolff, Ortschiedt, 1993; Kaplan, 2000; Kapitonova, 2001; Wolff, Bruinsma, 2005; Hoste, Bruinsma, 2007; van Landuyt, 2007; Lansdown, 2008; Dzhus, 2014; Baastrup-Spohr et al., 2016) и Западной Сибири (Kipriyanova, Romanov, 2021; Kapitonova, 2019). Ее западные местонахождения трактуются как проявления инвазионного процесса (Lansdown, 2008).

На территории Европейского Северо-Востока России *Lemna turionifera* была обнаружена нами в Республике Коми близ деревни Гуляшор Прилузского р-на, N 59°25'47", E49°30'44" (рисунок), в пруду, 04.08.2021. Пруд сооружен в 2013 г., размеры 340 на 130 м, берега пологие, облесеные, средняя глубина – 1.2 м, грунт – глина с маломощными илистыми отложениями, минерализация воды – 392 мг/дм^3, pH – 7.52. Сообщество с участием *L. turionifera* размером 150×80 м имеет общее проективное покрытие – 90%, его состав: *Potamogeton berchtoldii* Fieb. – 80%, *Lemna turionifera* – 40, *L. minor* L. – 20, *L. trisulca* L. – 30, *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid – 5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Baastrup-Spohr L., Kragh Th., Petersen K., Moeslund B., Chr.Schou J., Sand-Jensen K. 2016. Remarkable richness of aquatic macrophytes in 3-years oldre-estab-

lished Lake Fil, Denmark. – Ecological Engineering. 95: 375–383.

[Borisova, Shilov] Борисова Е.А., Шилов М.П. 2017. Тростник высочайший (*Phragmites altissimus* (Benth.) Mabille) в Ивановской области. – Российский журнал биологических инвазий. 4: 18–27.

[Dzhus] Джус М.А. 2014. Сорные виды американского происхождения на клюквенных плантациях Беларуси. – Бот. журн. 99 (5): 540–554.

[Fedorov] Федоров А.А. 1974. Флора европейской части СССР. Т. I. Л. 404 с.

[Fedorov] Федоров А.А. 1979. Флора европейской части СССР. Т. IV. Л. 355 с.

[Flora...] Флора Северо-Востока европейской части СССР. 1974. Т. 1. Л. 273 с.

[Flora...] Флора Северо-Востока европейской части СССР. 1976. Т. 2. Л. 315 с.

[Golovanov et al.] Голованов Я.М., Абрамова Л.М., Ямалов С.М. 2019. О находке тростника высочайшего (*Phragmites altissimus* (Benth.) Mabille) на Южном Урале (Оренбургская область). – Фиторазнообразие Восточной Европы. XIII (1): 114–118.

Hoste I., Bruinsma, J. 2007. Na Noord-Frankrijk en Nederland: *Lemna turionifera* nu ook in België ontdekt. – Dumortiera. 91: 20–22.

[Kapitonova] Капитонова О.А. 2001. Находка *Lemna turionifera* (Lemnaceae) в Удмуртии. – Бот. журн. 86 (3): 123–124.

[Kapitonova] Капитонова О.А. 2011. Чужеродный виды растений в водных и прибрежно-водных экосистемах Вятско-Камского Предуралья. – Российский журнал биологичнских инвазий. 1: 34–43.

[Kapitonova] Капитонова О.А. 2019. Материалы к биологии и экологии рясковых (Lemnaceae) Сибири. – В кн.: Научные статьи по материалам XVIII Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул. С. 127–131.
https://doi.org/10.14258/pbssm.2019024

[Kapitonova et al.] Капитонова О.А., Платунова Г.Р., Беляков Е.А. 2020. К морфологии *Phragmites altissimus* (Benth.) Mabille (Poaceae). – В кн.: Материалы IX Междунар. науч. конф. по водным макрофитам “Гидроботаника 2020”. Борок. 70–72.

Kaplan Z. 2000. *Lemna turionifera* – nový druh pro květenu České republiky – Zprávy České Bot. Společ., Praha. 34 (2): 135–141.

[Kipriyanova, Romanov] Киприянова Л.М., Романов Р.Е. 2021. Флористические находки в Республике Алтай. – Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. 54: 176–185.
https://doi.org/10.17223/19988591/54/9

[Konechnaya et al.] Конечная Г.Ю., Ефимов П.Г., Цвелев Н.Н., Смагин В.А., Крупкина Л.И. 2012. Новые находки редких видов сосудистых растений на Северо-Западе европейской России. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 117 (3): 64–70.

[Kravchenko et al.] Кравченко А.В., Тимофеева В.В., Рудковская О.А., Фадеева М.А. 2008. Новые и редкие виды сосудистых растений для Карелии. – Бот. журн. 93 (5): 776–789.

Landolt E. 1975. Morphological differentiation and geographical distribution of the *Lemna gibba* – *Lemna minor* group. – Aquatic Botany. 1: 345–363.

Landolt E. 1986. The family Lemnaceae – a monographic study. – Veröff. Geobot. Inst. Stiftung Rübel. Zürich. 1: 572 p.

Lansdown R.V. 2008. Red duckweed (*Lemna turionifera* Landolt) new to Britain. – Watsonia. 27: 127–130.

[Lisitsyna, Papchenkov] Лисицина Л.И., Папченков В.Г. 2000. Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений. – М. 237 с.

[Naumenko] Науменко Н.И. 2008. Флора и растительность Южного Зауралья. – Курган. 512 с.

[Nikiforova] Никифорова О.Д. 2012. Род *Phragmites* Adans. – Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. – Новосибирск. С. 571.

[Notov] Нотов А.А. 1999. Дополнения к адвентивной флоре Тверской области. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 104 (2): 47–48.

[Papchenkov] Папченков В.Г. 2008. О распространении *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabille (Poaceae). – Российский журнал биологических инвазий. 1: 36–41.

[Probatova] Пробатова Н.С. 1985. Мятликовые – *Poaceae*. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. Л. С. 89–382.

[Shvetsov et al.] Швецов А.Н., Щербаков А.В., Крылов А.В. 2007. *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabille (Gramineae) в бассейне Верхней Оки. – Бюл. МОИП. Отд. Биол. 112 (3): 67–68.

[Tzvelev] Цвелев Н.Н. 1976. Злаки СССР. Л. 788 с.

[Tzvelev] Цвелев Н.Н. 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Запада России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). – СПб.: 781 с.

[Tzvelev] Цвелев Н.Н. 2011. О родах тростник (*Phragmites* Adans.) и змеевка (*Cleistogenes* Keng) семейства злаков (Poaceae) в России. – Новости сист. высш. раст. 43: 30–44.

[Tzvelev, Probatova] Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. 2019. Злаки России. – М.: 646 с.

Van Landuyt W. 2007. Herkenning van de vier in België voorkomende drijvende Lemna-soorten. – Dumortiera, 91: 16–20.

[Vinogradova et al.] Виноградова Ю.К., Акатова Т.В., Аненхонов О.А., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Антонова Л.А., Афанасьев В.Е., Багрикова Н.А., Баранова О.Г., Борисова Е.А., Борисова М.А., Бочкин В.Д., Буланый Ю.И., Верхозина А.В., Григорьевская А.Я., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Кравченко А.В., Крылов А.В., Куприянов А.Н., Лавриненко Ю.В., Лактионов А.П., Лысенко Д.С., Майоров С.Р., Меньшакова М.Ю., Мещерякова Н.О., Мининзон И.Л., Михайлова С.И., Морозова О.В., Нотов А.А., Панасенко Н.Н., Пликина Н.В., Пузырев А.Н., Раков Н.С., Решетникова Н.М., Рябовол С.В., Сагалаев В.А., Силаева Т.Б., Силантьева М.М., Стародубцева Е.А., Степанов Н.В., Стрельникова Т.О., Терехина Т.А., Тремасова Н.А., Третьякова А.С., Хорун Л.В., Чернова О.Д., Шауло Д.Н., Эбель А.Л. 2015. “Black” – лист инвазионных растений России. – Проблемы промыш-

ленной ботаники индустриально развитых регионов. Кемерово. С. 68–72.

Wolff P., Bruinsma J. 2005. *Lemna turionifera* Landolt – eine neue Wasserlinse für Süddeutschland, mit den Erstnachweisen für Europa [*Lemna turionifera* Landolt – a new duckweed for southern Germany, with the first records for Europe]. – Gorteria. 31 (1): 18–26.

Wolff P., Orschiedt O. 1993. *Lemna turionifera* Landolt – eine neue Wasserlinse für Süddeutschland, mit den Erstnachweisen für Europa. – Carolinea. 51: 9–26.

[Zaripova] Зарипова Н.Р. 2020. О распространении и развитии органов *Phragmites altissimus* в г. Казани. – В кн.: Материалы IX Междунар. науч. конф. по водным макрофитам "Гидроботаника 2020". Борок. С. 60–62.

PHRAGMITES ALTISSIMUS AND *LEMNA TURIONIFERA*, NEW SPECIES TO THE FLORA OF THE EUROPEAN NORTH-EAST OF RUSSIA

B. Yu. Teteryuk[a,#], A. A. Panyukov[a,##], and E. V. Knyazeva[a,###]

[a] *Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of RAS*
Kommunisticheskaya Str., 28, Syktyvkar, Komi Republic, 176982, Russia
[#]*e-mail: b_teteryuk@ib.komisc.ru*
[##]*e-mail: panjukov.a.a@ib.komisc.ru*
[###]*e-mail: ev_knyazeva@mail.ru*

The information on the first record of two synanthropic species (*Lemna turionifera* Landolt and *Phragmites altissimus* (Benth.) Mabille) in the European North-East of Russia is presented. Both species were recorded in anthropogenic habitats.

Key words: Phragmites altissimus, *Lemna turionifera*, floristic records, aquatic plants, European North-East of Russia

REFERENCES

Baastrup-Spohr L., Kragh Th., Petersen K., Moeslund B., Chr.Schou J., Sand-Jensen K. 2016. Remarkable richness of aquatic macrophytes in 3-years oldre-established Lake Fil, Denmark. – Ecological Engineering. 95: 375–383.

Borisova E.A., Shilov M.P. 2017. Phragmites altissimus (Benth.) Nabille (Reed very tall) in Ivanovo oblast. – Russian Journal of Biological Invasions. 4: 18–27 (In Russ.).

Dzhus M.A. 2014. Alien species of american origin on cranberry plantation in Belarus. – Bot. Zhurn. 9 (5): 540–554 (In Russ.).

Fedorov A.A. 1974. Flora partis Europaeae. – T. I. Leningrad. 404 p. (In Russ.).

Fedorov A.A. 1979. Flora partis Europaeae. – T. IV. Leningrad. 355 p. (In Russ.).

Flora regionis Boreali-Orientalis territotiae Europaeae URSS. 1974. T. 1. Leningrad. 273 p. (In Russ.).

Flora regionis Boreali-Orientalis territotiae Europaeae URSS. 1976. T. 2. Leningrad. 315 p. (In Russ.).

Golovanov Ya.M., Abramova L.M., Yamalov S.M. 2019. About the finding of the highest reed (*Phragmites altissimus* (Benth.) Mabille) at the Southern Urals (Orenburg oblast). – Phytodiversity of Eastern Europe. XII (1): 114–118 (In Russ.).

Hoste I., Bruinsma, J. 2007. Na Noord-Frankrijk en Nederland: *Lemna turionifera* nu ook in België ontdekt [After Northern France and the Netherlands: *Lemna turionifera* now also discovered in Belgium]. – Dumortiera. 91: 20–22 [In Nether.].

Kapitonova O.A. 2001. The finding of *Lemna turionifera* (Lemnaceae) in Udmurtia. – Bot. Zhurn. 86 (3): 123–124 (In Russ.).

Kapitonova O.A. 2011. Alies species of plants in aquatic ecosystems of VJatka-Kama region. – Russian Journal of Biological Invasions. 1: 34–43 (In Russ.).

Kapitonova O.A. 2019. Materialy k biologii i ekologii ryaskovykx (Lemnaceae) Sibiri [Materials for the biology and ecology of duckweed (Lemnaceae) Siberia]. – In:. Nauchnye statii po materialam XVIII Mezhdunar. nauch.-prakti. konf. Barnaul. P. 127–131 (In Russ.). https://doi.org/10.14258/pbssm.2019024

Kapitonova O.A., Platunova G.R., Belyakov E.A. 2020. To morphology *Phragmites altissimus* (Benth.) Mabille (Poaceae). – In: Proceedings of international scientific conference on aquatic macrophytes "Hydribotany 2020". Borok. P. 70–72 (In Russ.).

Kaplan Z. 2000. *Lemna turionifera* – nový druh pro květenu České republiky [*Lemna turionifera* – a new species for the flowering of the Czech Republic]. – Zprávy České Bot. Společ., Praha. 34 (2): 135–141 (In. Czech).

Kipriyanova L.M., Romanov R.E. 2021. Floristic novelties in the Republic of Altai. – Tomsk State University Journal of Biology. 54: 176–185 (In Russ.). https://doi.org/10.17223/19988591/54/9

Konechnaya G.Yu., Efimov P.G., Tzvelev N.N., Smagin V.A., Krupkina L.I. 2012. New records of rare vascular plants in North-West European Russia. Bulletin of Moscow society of naturalists. Biological series. 117 (3): 64–70 (In Russ.).

Kravchenko A.V., Timofeeva V.V., Rudkovskaya O.A., Fadeeva M.A. 2008. Vascular plant species new and rare to Karelia. Bot. Zhurn. 93 (5): 776–789 (In Russ.).

Landolt E. 1975. Morphological differentiation and geographical distribution of the *Lemna gibba* – *Lemna minor* group. – Aquatic Botany. 1: 345–363.

Landolt E. 1986. The family of Lemnaceae. – Zürich: Ed. Geobot. Inst. ETH. 1: 566 p.

Lansdown R. V. 2008. Red duckweed (*Lemna turionifera* Landolt) new to Britain. – Watsonia. 27: 127–130.

Lisitsyna L.I., Papchenkov V.G. 2000. Flora vodoyomov Rossii: Opredelitel' sosudistykh rasteniy [Flora of reservoirs of Russia: Guide of vascular plants]. – Moscow. 237 p. (In Russ.).

Naumenko N.I. 2008. Flora i rastitelnost' Yuzhnogo Zauralya [Flora and vegetation of the Southern Trans-Urals]. – Kurgan. 512 p. (In Russ.).

Nikiforova O.D. 2012. Rod *Phragmites* Adans. [Genus *Phragmites* Adans]. – Konspekt flory Aziatskoi Rossii: Sosudistye rastenia. – Novosibirsk. P. 571 (In Russ.).

Notov A.A. 1999. Additions to the alien flora of Tver' Region. – Bulletin of Moscow society of naturalists. Biological series. 10 4 (2): 47–48 (In Russ.).

Papchenkov V.G. 2008. About distribution of *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabille (Poaceae). – Russian Journal of Biological Invasions. 1: 36–41 (In Russ.).

Probatova N.S. 1985. Myatlikovye – Poaceae [Bluegrass – Poaceae]. – In: Plantae vasculares Oientis Extremi sovietici. Vol.1. Leningrad. P. 89–382 (In Russ.).

Shvetsov A.N., Shcherbakov A.V., Krylov A.V. 2007. *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabille (Gramineae) In the Upper Oka river basin. – Bulletin of Moscow society of naturalists. Biological series. 112 (3): 67–68 (In Russ.).

Tzvelev N.N. 1976. Zlaki SSSR [Cereals of the USSR]. Leningrad. 788 p. (In Russ.).

Tzvelev N.N. 2000. Manual of the vascular plants of North-West Russia. – St. Peterburg: 781 p. (In Russ.).

Tzvelev N.N. 2011. On the genera Phragmites Adans. and Cleistogenes Keng (Poaceae) in Russia. – Novitates Systematicae Plantarum Vascularium 43: 30–44 (In Russ.).

Tzvelev N.N., Probatova N.S. 2019. Cereals of Russia. – Moscow. 646 p. (In Russ.).

Van Landuyt W. 2007. Herkenning van de vier in België voorkomende drijvende Lemna-soorten [Recognition of the four floating Lemna species found in Belgium]. – Dumortiera. 91: 16–20 (In Nether.).

Vinogradova Yu.K., Akatova T.V., Anenkhonov O.A., Ankipovich E.S., Antipova E.M., Antonova L.A., Afanasyev V.E., Bagrikova N.A., Baranova O.G., Borisova E.A., Borisova M.A., Bochkin V.D., Bulany Yu.I., Verkhozina A.V., Grigorievskaya A.Ya., Efremov A.N., Zykova E.Yu., Kravchenko A.V., Krylov A.V., Kupriyanov A.N., Lavrinenko Yu.V., Laktionov A.P., Lysenko D.S., Mayorov S.R., Menshakova M.Yu., Meshcheryakova N.O., Mininzon I.L., Mikhailova S.I., Morozova O.V., Notov A.A., Panasenko N.N., Plikina N.V., Puzyrev A.N., Rakov N S., Reshetnikova N.M., Ryabovol S.V., Sagalaev V.A., Silaeva T.B., Silantyeva M.M., Starodubtseva E.A., Stepanov N.V., Strelnikova T.O., Terekhina T.A., Tremasova N.A., Tretyakova A.S., Horun L.V., Chernova O.D., Shaulo D.N., Ebel A.L. 2015. "Black" – list invazionnykh rasteniy Rossii ["Black" – a leaf of invasive plants in Russia]. – Problems of industrial botany in industrially developed regions. Kemerovo: 68–72 (In Russ.).

Wolff P., Bruinsma J. 2005. *Lemna turionifera* Landolt – eine neue Wasserlinse für Süddeutschland, mit den Erstnachweisen für Europa [*Lemna turionifera* Landolt – a new duckweed for southern Germany, with the first records for Europe]. – Gorteria. 31 (1): 18–26 (In Germ).

Wolff, P., Orschiedt, O. 1993. *Lemna turionifera* Landolt – eine neue Wasserlinse für Süddeutschland, mit den Erstnachweisen für Europa. – Carolinea. 51: 9–26.

Zaripova N. R. 2020. About the distribution and development of the above the ground organs of *Phragmites altissimus* in the city of Kazan. – In: Proceedings of international scientific conference on aquatic macrophytes "Hydribotany 2020". Borok. P. 60–62.

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 1, с. 100–104

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НАХОДКИ НОВЫХ И РЕДКИХ ВИДОВ *ALCHEMILLA* В РЕСПУБЛИКЕ МОРДОВИЯ (РОССИЯ)

© 2022 г. А. В. Чкалов[1,*], Е. В. Письмаркина[2,], Г. Г. Чугунов[3,4,***], А. М. Агеева[3,****], Т. Б. Силаева[3,*****], И. В. Кирюхин[3,******], Е. В. Ершкова[3,4,*******]**

[1] *Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского пр. Гагарина, 23, г. Нижний Новгород, 603950, Россия*

[2] *Ботанический сад УрО РАН ул. 8 Марта, 202а, г. Екатеринбург, 620144, Россия*

[3] *Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарева ул. Большевистская, 68, г. Саранск, 430000, Россия*

[4] *Объединенная дирекция Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича и национального парка "Смольный" ул. Красная, 30, г. Саранск, 430005, Россия*

**e-mail: biofor@yandex.ru*

***e-mail: elena_pismar79@mail.ru*

****e-mail: gennadiy-fl@yandex.ru*

*****e-mail: ageeva-75@bk.ru*

******e-mail: tbsilaeva@yandex.ru*

*******e-mail: stipakir@yandex.ru*

********e-mail: vargot@yandex.ru*

Поступила в редакцию 21.09.2021 г.
После доработки 15.10.2021 г.
Принята к публикации 26.10.2021 г.

Приводятся сведения о находках в Республике Мордовия 11 видов рода *Alchemilla* L. Впервые для региона приводится 5 видов: *Alchemilla longipes*, *A. mininzonii*, *A. psiloneura*, *A. sibirica*, *A. tichomirovii*. Также дополнены сведения о местонахождениях шести видов редких в Мордовии: *A. cheirochlora*, *A. cymatophylla*, *A. dasycrater*, *A. kemlensis*, *A. vorotnikovii* и *A. zimoenkensis*.

Ключевые слова: Alchemilla, апомиктические виды, манжетки, Мордовия, флористические находки

DOI: 10.31857/S0006813622010021

Род *Alchemilla* L. (Rosaceae) относится к наиболее многовидовым родам цветковых растений в Средней России. Но определение видов этого рода в поле, подготовка пригодного для определения гербария и идентификация образцов представляют собой значительные трудности для исследователей, проводящих инвентаризацию региональных флор. По этим причинам видовой состав манжеток в региональных флорах, например, во флоре Республики Мордовия, долгое время остается недостаточно изученным (Tikhomirov, 1996; Silaeva et al., 2010).

В ходе работы с материалами по роду *Alchemilla* L., хранящимися в Гербарии Мордовского государственного университета им. Н.П. Огарева (GMU), обнаружены сборы, подтверждающие находки новых и редких для флоры Республики Мордовия видов этого рода.

Материалом послужили сборы манжеток с территории Республики Мордовия, хранящиеся в GMU, ревизия которых была проведена в 2008 и 2014 гг.

Для оценки новизны флористических находок использовались сведения из литературы (Tikhomirov, 1996; Silaeva et al., 2010, 2019; Mayevskiy, 2014; Chkalov, Pakina, 2014), а также изучались гербарные материалы, собранные на территории Республики Мордовия и хранящиеся в Гербариях им. Д.П. Сырейщикова Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW) и им. И.И. Спрыгина Пензенского государственного университета (PKM). Поскольку Республика Мордовия находится в границах бассейнов рек Сура (правый приток Волги) и Мокша (правый приток Оки), инвентаризация флор которых проведена Т.Б. Силаевой (Silaeva, 2006)

и А.М. Агеевой (Ageeva, 2011), соответственно, нами также приводятся сведения о новизне процитированных находок для флор бассейнов этих рек.

Акронимы гербарных коллекций, кроме упомянутых выше: LE – Гербарий Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург), PVB – Гербарий Института экологии волжского бассейна РАН (г. Тольятти), UPSU – Гербарий Ульяновского государственного педагогического университета им. И.Н. Ульянова.

Новые виды для флоры Республики Мордовия

Alchemilla longipes Juz.: "г. Саранск, в широколиственном лесу около строящейся республиканской больницы. 30 V 2005. Е. Письмаркина, Т.С Надеждина, Н.К. Надеждина". – Новый вид для флоры бассейна Суры. Восточноевропейско-уральский лесо-луговой вид (Tikhomirov, 2001; Atlas..., 2007; Kulikov, 2010; Chkalov, Pakina, 2019). В сопредельных с Мордовией регионах известен в Ульяновской обл. – Инзенский р-н, 1961 г., собр. Л.А. Шалдыбина (MW) (Chkalov, Vasjukov, 2017); в Нижегородской обл. – Богородский р-н, территория г. Нижний Новгород (Chkalov et al., 2019).

A. mininzonii Czkalov: "Саранский верхний лес [недатированный и анонимный сбор, предположительно 1980-е гг.]". – Новый вид для флоры бассейна Суры. Эндемик Среднего Поволжья, лугово-опушечный вид из родства *A. monticola* Opiz., описан из сопредельных Чувашии и Нижегородской обл. (Chkalov, 2011a). Помимо этого, известен в Пензенской обл. (Vasjukov, Saksonov, 2020).

A. psiloneura Juz.: "Ичалковский р-н, национальный парк "Смольный", Львовское лесничество, обочина тенистой лесной дороги в 1 км севернее пос. Обрезки. 29 VI 2003. Г. Чугунов, И. Кирюхин". – Восточноевропейско-уральский лесо-опушечный вид (Tikhomirov, 2001; Chkalov, Pakina, 2019), новый для флоры бассейна Суры. Описан из Московской обл., известен на Урале (Chkalov, Pakina, 2019), а также в сопредельных Пензенской – окр. г. Пенза, собр. 2001 г. (PKM) (Vasjukov, Saksonov, 2020), и Нижегородской – Арзамасский р-н, сбор 2017 г. (Chkalov et al., 2019), областях.

A. sibirica Zämelis: 1) "Лямбирский р-н, лес к западу от с. Михайловка, южная опушка. 20 V 1980. В.К. Левин"; 2) "Ичалковский р-н, национальный парк "Смольный", Львовское лесничество, кв. 63, лесная поляна в 0,4 км западнее пос. Обрезки. 26 VI 2003. Е.А. Козлова, Н.В. Лукшина". – Новый вид для бассейна Суры. Отсутствует в сводке П.Ф. Маевского (Mayevskiy, 2014). Восточноевропейско-сибирско-центральноазиатский вид (Flora..., 1955; Atlas..., 2007; Polozhiy, Malyshev, 2005; Kulikov, 2005; Chkalov, Pakina, 2019). Изредка отмечается для Нижегородской обл., но преимущественно в ее таежной части (Chkalov et al., 2019). В регионах южнее Мордовии не выявлен.

A. tichomirovii Czkalov: 1) "Теньгушевский р-н, с. Белораменье. VI 1965. Фролова"; 2) "Зубово-Полянский р-н, пос. Зубова Поляна, луг. 27 VI 1968. Виноградова, Богдашкин, Илларионова"; 3) "Большеберезниковский р-н, Симкинское лесничество, опушка леса. 27 VI 1969. Миронова, Клачкова"; 4) "Большеберезниковский р-н, окр. с. Симкино. 14 VI 1993, В. Родюшкин, Т. Устинова"; 5) "Зубово-Полянский р-н, Комсомольское лесничество. 1977. Н. Крюкова, И. Плаксина"; 6) "Краснослободский р-н, окр. Краснослободского совхоза-техникума, лес. 22 VII 1987. Айнетова, Кадейкина, Дерябин"; 6) "Торбеевский р-н, в 1.5 км западнее с. Никольск, Никольский склон, высокое разнотравье в основании склонов к р. Парца. 25 VI 2011. А. Агеева, Т.В. Журавлева". – Восточноевропейский лесо-луговой вид, морфологически близкий к *A. acutiloba* Opiz. Описан из Чувашии и Нижегородской обл. (Chkalov, 2011a), назван в честь известного российского ботаника, исследовавшего манжетки, В.Н. Тихомирова. Зарегистрирован также в Ульяновской (MW, PVB, UPSU) и Пензенской (MW, PKM) областях (Chkalov, Vasjukov, 2017; Vasjukov, Saksonov, 2020). В новейшей флористической сводке по бассейну Мокши в Республике Мордовия (Silaeva et al., 2019) пропущен.

В статье-списке флоры сосудистых растений бассейна Мокши (Silaeva et al., 2019) для Республики Мордовия указывается *Alchemilla vorotnikovii* Czkalov без конкретизации пунктов и оценки новизны учтенных материалов. Тем не менее, этот вид ранее для республики нигде не приводился. *A. vorotnikovii* – эндемик Среднего Поволжья из родства *A. acutiloba*, описанный по образцам из Нижегородской обл. (LE) (Chkalov, 2011a). Как заносный вид известен в Карелии и на Урале (Chkalov, Pakina, 2019). Известные местонахождения *A. vorotnikovii* в Республике Мордовия: 1) "Краснослободский р-н, окр. Краснослободского совхоза-техникума. 22 VII 1987. Кокорева, Задкова, Селезнева"; 2) "Краснослободский р-н, по нижней трети высоких остепненных склонов близ с. Старое Лепьево. 7 VIII 2009. А. Агеева, Е. Письмаркина (прим.: поздний сбор, ненадежное определение)"; 3) "Торбеевский р-н, близ пос. Торбеево, по паровому полю в сыроватой низине, вдоль автотрассы Новые Выселки – Саранск. 1 VII 2008. А. Агеева"; 4) "Зубово-Полянский р-н, окр. с. Красавка, пойменная луговина. 3 VII 2009. Т. Силаева, А. Агеева, Е. Лобурева". Из сопредельных регионов вид известен в Пензенской обл. (Vasjukov, Saksonov, 2020).

Редкие виды в Республике Мордовия

Alchemilla cheirochlora Juz.: “Ичалковский р-н, национальный парк “Смольный”, Львовское лесничество, кв. 52, лесная поляна на месте вырубки в 0.6 км западнее пос. Обрезки. 26 VI 2003. Е. Варгот (в списке авторов статьи – Е. Ершкова), А.В. Демкин, Т.Е. Кистенева”. – Второе указание для республики. Приводился для Мордовского гос. заповедника как редкий вид (Chkalov, Pakina, 2014). Этот восточноевропейский вид (Chkalov, Pakina, 2019) известен как нередкий в правобережной и левобережной части Нижегородской обл. (Chkalov et al., 2019); в Мордовии – новый для флоры бассейна Суры. Отмечен для Пензенской обл. (окр. г. Пензы) (Vasjukov, Saksonov, 2020).

A. cymatophylla Juz.: “Краснослободский р-н, памятник природы “Сивинская лесная дача”, по опушке в сосновом лесу. 19 IX 2008. А. Агеева, Е.В. Лысенков”. – Для Краснослободского р-на в конспекте флоры Республики Мордовия (Silaeva et al., 2010) не указан. Немногим позднее приводится как вид, изредка и спорадически встречающийся по всему бассейну Мокши (Ageeva, 2011), но без конкретизации местонахождений. Однако из бассейна р. Мокша мы нашли, помимо вышеприведенного, только один сбор – из окр. с. Потьма Зубово-Поляновского р-на (29 VI 1980. В.К. Левин, GMU). Сведения из Ковылкинского и Торбеевского районов (Silaeva et al., 2019) не подтверждены гербарными сборами.

A. dasycrater Juz.: “Ичалковский р-н, национальный парк “Смольный”, Львовское лесничество, кв. 63, по опушке смешанного леса. 23 V 2008. Г. Чугунов, А.Б. Ручин”. – Второе указание для Мордовии. Эндемик Среднего Поволжья, описанный из Татарстана (Tikhomirov, 2001), известен в республике по двум сборам в Лямбирском р-не из близкорасположенных пунктов – сел Лямбирь (сбор 1979 г., MW 0199785) и Черемишево (сбор 2008 г., GMU) (Tikhomirov, 1996; Silaeva et al., 2010). Редко встречается в таежной части Нижегородской обл. (Chkalov et al., 2019).

A. kemlensis Czkalov: “Ичалковский р-н, национальный парк “Смольный”, Львовское лесничество, кв. [37 июнь 2003 г.] Д.А. Волков, Е.А. Козлова, Н.В. Мунгина”. – Второе указание для республики. Цитируемый сбор сделан недалеко от locus classicus: “Ичалковский р-н, 5 км к востоку от с. Кемля, луг на опушке дубравы. 28 VI 2008. А. Чкалов” (LE) (Chkalov, 2011b). Вид известен также на Урале (Chkalov, Pakina, 2019).

A. zimoenkensis Czkalov: “Ичалковский р-н, национальный парк “Смольный”, Львовское лесничество, кв. 63, просека в смешанном лесу. 23 V 2008. Г. Чугунов, А.Б. Ручин”. – Второе указание для Мордовии. Вид известен на северо-западе республики, в Мордовском гос. заповеднике, где отмечен как “нередкий” (Chkalov, Pakina, 2014). Эндемичный вид Среднего Поволжья, “довольно регулярно” встречающийся в соседней Нижегородской обл. (Chkalov, Pakina, 2014; Chkalov et al., 2019), новый для флоры бассейна Суры.

С учетом сведений, приведенных в данной статье и ранее опубликованных материалов (Silaeva et al., 2010, 2019), к настоящему времени на территории Республики Мордовия зарегистрировано 37 видов рода *Alchemilla* L.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Федерального государственного бюджетного учреждения науки “Ботанический сад УрО РАН” и при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 20-04-00183.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Ageeva] Агеева А.М. 2011. Флора бассейна реки Мокши в пределах Приволжской возвышенности: Дис. ... канд. биол. наук. М. 436 с.

Atlas Florae Europaeae. 2007. Vol. 14. Helsinki. 200 p.

[Chkalov] Чкалов А.В. 2011a. Новые виды *Alchemilla* L. из Центральной России. – Turczaninowia. 14 (3): 14–27.

[Chkalov] Чкалов А.В. 2011b. Новые виды рода *Alchemilla* (Rosaceae) из Среднего Поволжья. – Бот. журн. 96 (12): 1633–1643.

[Chkalov et al.] Чкалов А.В., Аверкиев Д.Д., Воротников В.П. 2019. Род манжетка (*Alchemilla* L., Rosaceae) во флорах Нижегородской области и Республики Марий Эл. – Вестник Пермского университета. Серия: Биология. 3: 264–279.

[Chkalov, Pakina] Чкалов А.В., Пакина Д.В. 2014. Род *Alchemilla* L. (манжетка) во флоре Мордовского государственного заповедника. — В кн.: Эколого-географические исследования природных объектов России и сопредельных государств. С. 102–105.

[Chkalov, Pakina] Чкалов А.В., Пакина Д.В. 2019. Род *Alchemilla* L. (Rosaceae) во флоре Пермского края. – Turczaninowia. 22 (1): 77–110.

[Chkalov, Vasjukov] Чкалов А.В., Васюков В.М. 2017. К изучению рода *Alchemilla* L. (Rosaceae) в Самарской и Ульяновской областях. – Изв. Самарского науч. центра РАН. 19 (2): 87–95.

[Flora...] Флора Узбекистана. 1955. Т. 3. Ташкент. 824 с.

[Kulikov] Куликов П.В. 2005. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс. 537 с.

[Mayevskiy] Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М. 635 с.

[Polozhiy, Malyshev] Положий А.В., Малышев Л.И. 2005. *Alchemilla* L. – Манжетка. — В кн.: Конспект флоры Сибири: сосудистые растения. Новосибирск. С. 117–119.

[Silaeva] Силаева Т.Б. 2006. Флора бассейна реки Суры: современное состояние, антропогенная трансформация и проблемы охраны: Дис. ... докт. биол. наук. М. 907 с.

[Silaeva et al.] Силаева Т.Б., Хапугин А.А., Ершкова Е.В., Агеева А.М. 2019. Список сосудистых растений Республики Мордовия в пределах бассейна реки Оки. — Тр. Мордовского гос. прир. зап-ка им. П.Г. Смидовича. 22: 175–221.

[Silaeva et al.] Силаева Т.Б., Кирюхин И.В., Чугунов Г.Г., Левин В.К., Майоров С.Р., Письмаркина Е.В., Агеева А.М., Варгот Е.В. 2010. Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры). Саранск. 352 с.

[Tikhomirov] Тихомиров В.Н. 1996. Новый вид и обзор манжеток (*Alchemilla* L.) флоры Мордовии. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 101 (5): 81–86.

[Tikhomirov] Тихомиров В.Н. 2001. Манжетка – *Alchemilla* L. – В кн.: Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. С. 470–531.

[Vasjukov, Saksonov] Васюков В.М., Саксонов С.В. 2020. Конспект флоры Пензенской области. Флора Волжского бассейна. Т. IV. Тольятти. 211 с.

RECORDS OF NEW AND RARE SPECIES OF *ALCHEMILLA* IN THE REPUBLIC OF MORDOVIA (RUSSIA)

A. V. Chkalov[a,#], E. V. Pismarkina[b,##], G. G. Chugunov[c,d,###], A. M. Ageeva[c,####], T. B. Silaeva[c,#####], I. V. Kiryukhin[c,######], and E. V. Ershkova[c,d,#######]

[a] *Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod*
Gagarina Ave., 23, Nizhny Novgorod, 603950, Russia

[b] *Russian Academy of Sciences, Ural Branch: Institute Botanic Garden*
8 Marta Str., 202a, Yekaterinburg, 620144, Russia

[c] *N.P. Ogarev Mordovia State University*
Bolshevistskaya Str., 68, Saransk, 430000, Russia

[d] *Joint Directorate of the Mordovia State Nature Reserve and National Park "Smolny"*
Krasnaya Str., 30, Saransk, 430005, Russia

[#]*e-mail: biofor@yandex.ru*
[##]*e-mail: elena_pismar79@mail.ru*
[###]*e-mail: gennadiy-fl@yandex.ru,*
[####]*e-mail: ageeva-75@bk.ru,*
[#####]*e-mail: tbsilaeva@yandex.ru,*
[######]*e-mail: stipakir@yandex.ru,*
[#######]*e-mail: vargot@yandex.ru*

Information on the findings of 11 *Alchemilla* species in the Republic of Mordovia is provided. Five species were revealed in the region for the first time: *Alchemilla longipes*, *A. mininzonii*, *A. psiloneura*, *A. sibirica*, and *A. tichomirovii*. The data on the discovered localities of six species rare or infrequent in Mordovia, *A. cheirochlora*, *A. cymatophylla*, *A. dasycrater*, *A. kemlensis*, *A. vorotnikovii*, and *A. zimoenkensis* – are presented.

Keywords: Alchemilla, apomictic species, floristic records, lady's mantle, Mordovia

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was carried out within the framework of the state assignment of the Federal state budgetary scientific institution "Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences", and with support from the Russian Foundation for Basic Research, grant № 20-04-00183.

REFERENCES

Ageeva A.M. 2011. [Flora of the Moksha River basin within the Volga Upland]: Diss. ... Kand. Sci. Moscow. 436 p. (In Russ.)

Atlas Florae Europaeae. 2007. Vol. 14. Helsinki. 200 p.

Chkalov A.V. 2011a. New species of *Alchemilla* L. from Central Russia. – Turczaninowia. 14 (3): 14–27 (In Russ. and Latin).

Chkalov A.V. 2011b. New species of the genus *Alchemilla* (Rosaceae) from the Middle Volga basin. – Bot. zhurn. 96 (12): 1633–1643 (In Russ. and Latin).

Chkalov A.V., Averkiev D.D., Vorotnikov V.P. 2019. Genus *Alchemilla* L., Rosaceae in the floras of Nizhny Novgorod Region and Republic of Mari El. – Bulletin of Perm University. Biology. 3: 264–279 (In Russ.). http://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-3-264-279

Chkalov A.V., Pakina D.V. 2014. The genus *Alchemilla* L. in the flora of the Mordovian State Reserve. – In: Ecological and geographical studies of natural objects in Russia and neighboring countries. P. 102–105 (In Russ.)

Chkalov A.V., Pakina D.V. 2019. The genus *Alchemilla* L. (Rosaceae) in the Perm Territory flora. – Turczaninowia. 22 (1): 77–110 (In Russ.). http://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.1.9

Chkalov A.V., Vasjukov V.M. 2017. On the study of the genus *Alchemilla* L. (Rosaceae) in the Samara and Ulyanovsk provinces. – Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 19 (2): 87–95 (In Russ).

Flora Uzbekistana [Flora of Uzbekistan]. 1955. Vol. 3. Tashkent. 824 p. (In Russ.)

Kulikov P.V. 2005. Konspekt flory Chelyabinskoy oblasti (sosudistye rasteniya) [Checklist of the flora of Chelyabinsk Region (vascular plants)]. Yekaterinburg; Miass. 537 p. (In Russ.).

Mayevskiy P.F. 2014. Flora sredney polosy Evropeyskoy chasti Rossii [Flora of the middle part of European Russia]. 11th ed. Moscow. 635 p. (In Russ.)

Polozhiy A.V., Malyshev L.I. 2005. *Alchemilla* L. – Lady's mantle. – In: Conspectus florae Sibiriae. Plantae vasculares. Novosibirsk. P. 117–119 (In Russ.).

Silaeva T.B. 2006. Flora basseyna reki Sury: sovremennoye sostoyaniye, antropogennaya transformatsiya i problemy okhrany [Flora of the Sura river basin: current state, anthropogenic transformation and conservation problems]: Diss. ... Doct. Sci. Moscow. 907 p. (In Russ.).

Silaeva T.B., Khapugin A.A., Ershkova E.V., Ageeva A.M. 2019. The list of vascular plants of the Republic of Mordovia within the Oka River basin. – Proceedings of the Mordovian State Natural Reserve named after P.G. Smidovich. 22: 175–221 (In Russ.).

Silaeva T.B., Kiryukhin I.V., Chugunov G.G., Levin V.K., Mayorov S.R., Pismarkina E.V., Ageeva A.M., Vargot E.V. 2010. Vascular plants of the Republic of Mordovia (compendium of flora). Saransk. 352 p. (In Russ.).

Tikhomirov V.N. 1996. A new species and review of the *Alchemilla* L. of the flora of Mordovia. — Byull. Mosk. obshch. isp. prir. otd. biol. 101 (5): 81–86 (In Russ.).

Tikhomirov V.N. 2001. Lady's mantle – *Alchemilla* L. – In: Flora Vostochnoy Evropy [Flora of the Eastern Europe]. T. 10. St. Petersburg. P. 470–531 (In Russ.).

Vasjukov V.M., Saksonov S.V. 2020. Check-list of the flora of the Penza region. Flora of the Volga basin. Vol. IV. Togliatti. 211 p. (In Russ.).