

**RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE**

**BOTANICHESKII  
ZHURNAL**

**Volume 106**

**№ 5**

MOSCOW  
2021

Founders:

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

**BOTANICHESKII ZHURNAL**

Periodicity 12 issues a year

Founded in December 1916

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

**Editor-in-Chief**

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

**EDITORIAL BOARD**

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

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

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

**Moscow**

**2021**

# СОДЕРЖАНИЕ

Том 106, номер 5, 2021

## ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

- Растительность острова Коневец (Ладожское озеро, Ленинградская область)  
*Н. С. Ликсакова, Л. Е. Курбатова* 419
- Развитие зародышевого мешка у *Euphorbia myrsinites* и *E. komaroviana*  
(Euphorbiaceae)  
*Г. Е. Титова, М. А. Ньюкалова* 438

## СООБЩЕНИЯ

- Диатомовые в альгоценозах озера Ламба (Петрозаводск, Республика Карелия)  
*С. И. Генкал, Т. С. Шелехова, С. Ф. Комулайнен* 460
- Аннотированный список печеночников хребта Удокан (Южная Якутия)  
*Е. В. Софронова* 474
- Flora of the Chivyrkuyskiy Bay islands: main features and patterns  
(Zabaikalskiy National Park, Russia)  
*Е. V. Bukharova, O. A. Anenkhonov, N. K. Badmaeva,  
A. I. Burdukovskiy, T. D. Pykhalova, and N. M. Luzhkova* 483
- Ранние этапы онтогенеза и размножения *Adonis vernalis* (Ranunculaceae)  
в условиях Крыма  
*С. В. Шевченко, Н. В. Марко* 494

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

- Новые находки *Asterosiphon dichotomus* (Xanthophyceae) в Европейской России  
*В. С. Вишняков* 508
- Новые и редкие виды мхов для Магаданской области  
*Е. Ф. Вильк, О. М. Афонина* 514

# Contents

---

Vol. 106, No. 5, 2021

---

## Original articles

- Vegetation of Konevets Island (Leningrad Region)  
*N. S. Liksakova, L. Ye. Kurbatova* 419
- Embryo sac development in *Euphorbia myrsinites* and *E. komaroviana*  
(Euphorbiaceae)  
*G. E. Titova, M. A. Nyukalova* 438
- 

## Communications

- Diatoms in the algal cenoses of Lamba Lake (Petrozavodsk, Republic of Karelia)  
*S. I. Genkal, T. S. Shelekhova, S. F. Komulaynen* 460
- Annotated list of liverworts of Udokan Range (South Yakutia)  
*E. V. Sofronova* 474
- Flora of the Chivyrkuyskiy Bay islands: main features and patterns  
(Zabaikalskiy National Park, Russia)  
*E. V. Bukharova, O. A. Anenkhonov, N. K. Badmaeva,  
A. I. Burdukovsky, T. D. Pykhalova, N. M. Luzhkova* 483
- Early stages of ontogenesis and reproduction of *Adonis vernalis*  
(Ranunculaceae) in the conditions of Crimea  
*S. V. Shevchenko, N. V. Marko* 494
- 

## Floristic records

- New records of *Asterosiphon dichotomus* (Xanthophyceae) in European Russia  
*V. S. Vishnyakov* 508
- New and rare moss species for Magadan Region  
*E. F. Vil'k, O. M. Afonina* 514
-

ОРИГИНАЛЬНЫЕ  
СТАТЬИ

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОСТРОВА КОНЕВЕЦ  
(ЛАДОЖСКОЕ ОЗЕРО, ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2021 г. Н. С. Ликсакова<sup>1,\*</sup>, Л. Е. Курбатова<sup>1,\*\*</sup>

<sup>1</sup> Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН  
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

\*e-mail: nliks@mail.ru

\*\*e-mail: kurbatovale@binran.ru

Поступила в редакцию 30.05.2020 г.

После доработки 09.11.2020 г.

Принята к публикации 10.11.2020 г.

На основе полевых исследований, проведенных в 2019 г., впервые приводится подробная характеристика растительности острова Коневец. В результате эколого-фитоценологической классификации было выделено 66 растительных ассоциаций. Составлена крупномасштабная карта растительности острова (м. 1:25000). Распределение растительных сообществ связано с подстилающими субстратами. Наибольшую площадь на острове занимают еловые и сосновые леса чернично-зеленомошные на песчаных и супесчаных почвах. Широколиственные леса, неморальнотравные еловые и осиновые леса приурочены к участкам с более богатыми суглинистыми почвами и располагаются преимущественно на возвышенностях и вокруг них. Многие болота образовались на месте заросших лагун. В составе некоторых растительных сообществ заметную роль играют натурализовавшиеся заносные виды. Описаны редкие растительные сообщества и сообщества, находящиеся на границе ареала, такие как бухарниковые луга с доминированием *Holcus mollis*, волосистоплодноосоково-сфагновое болото с доминированием *Sphagnum jensenii*, ясенники и кленовники. Отмечены старовозрастные еловые, сосновые и черноольховые леса.

**Ключевые слова:** растительность, Северо-Запад, Ладожское озеро, Коневец, карта растительности, широколиственные леса, старовозрастные леса, биологически ценные леса, *Holcus mollis*

**DOI:** 10.31857/S0006813621030054

Остров Коневец расположен в северо-западной части Ладожского озера. С XIV века по настоящее время, с несколькими перерывами, на нем действует Коневский мужской Рождество-Богородичный монастырь. На протяжении нескольких столетий ведение хозяйства на острове отличалось от хозяйства на материке. Благодаря относительной закрытости острова, его растительность не подверглась столь сильным преобразованиям. Здесь сохранились старовозрастные еловые и сосновые леса, ставшие редкими на других территориях и практически исчезнувшие в северо-западной части Ленинградской области. Кроме того, на острове есть небольшие участки широколиственных лесов, находящихся здесь на северной границе ареала. Растительность острова до настоящего времени была слабо изучена. В 1938 г. здесь побывал лихенолог Veli Räsänen, который сделал заметки и по флоре сосудистых растений (Räsänen, 1944). В 1997 г. Б.К. Ганнибал и А.А. Медведева изучали здесь садово-парковые объекты и интродуцированные виды (Gannibal, Medvedeva, 1997). Исследованиями фитогенных полей и простран-

ственной структуры растительного покрова на острове занимались В.Х. Лебедева с соавторами (Lebedeva et al., 2005, 2008, 2009 и др.). Лихенофлора острова, в том числе видам, связанным со старовозрастными лесами, посвящена статья Д.Е. Гимельбранта с соавторами (Himelbrant et al., 2018). Растительность прибрежных районов Карельского перешейка напротив острова Коневец (от Владимировки до Моторного) описана Т.В. Бибиковой (Bibikova, 1992).

#### РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Остров Коневец находится в 5 км от западного берега Ладожского озера. Площадь его составляет 9 км<sup>2</sup>. По происхождению остров считается озом, и его образование по одной из гипотез связано с ледниковыми отложениями, а по другой – с тектоническим сжатием в месте разлома земной коры (Chuvardinskiy, 1986). В рельефе острова выделяются две возвышенности – Святая гора (34 м над ур. м.) и Змеиная гора (29 м над ур. м.). Обе возвышенности широкие на юге, а к северу резко

сужаются. Кроме этих возвышенностей, на севере острова выделяется невысокий холм (около 3 м), а в юго-восточной и восточной частях — низкие гряды (1–2 м высотой) и понижения между ними, вытянутые в северо-северо-восточном направлении. Западный берег обрывистый, восточный — пологий, местами заболоченный. Юго-западная оконечность, северо-восточная и северная части острова сложены песчаными отложениями, северо-западная, юго-восточная и центральная — супесчаными и суглинистыми, что отражается в распределении растительности. Суглинистыми почвами сложены возвышенности, к ним приурочены более требовательные к богатству почв сообщества. Особенностью почвообразующих пород является большое количество валунов размером от нескольких сантиметров до нескольких метров, которые местами составляют до половины и более объема всего почвенного горизонта.

История хозяйственного освоения острова напрямую связана с историей существования монастыря. До его основания (в 1393 г.) остров использовался финно-угорскими племенами для летних пастбищ. В разные исторические периоды плотность населения острова менялась — от 2 семей (1718 г.) до порядка 100 (1816 г.) и 150 человек (1869 г.). Кормились пашней и рыбой, содержали скот. Во время правления Елизаветы Петровны на острове произошел пожар, в результате которого сгорела большая часть лесов. В конце XVIII века для строительства монастыря был построен кирпичный завод. Южная оконечность острова была значительно освоена: в 1869 г. здесь было много строений — как монастырских, так и хозяйственных, а основной лес использовался для выгонки смолы. Почти все пашни были сосредоточены на Святой горе и в ее окрестностях. Пристани и избы располагались по всем берегам. Около Конь-камня была густая сосновая роща, в то время как сейчас там еловый лес с отдельными старыми соснами (Istoriko-statisticheskoye..., 1869; Ostrov..., 1882; Popov, 1904; Voskresenskaya, 2018). После Великой Отечественной войны на острове существовала военная база, где проживало несколько сотен человек. В 1991 г. на острове началось восстановление монастыря. Сейчас продолжается реставрация монастыря, строительство дорог, пристани. Остров популярен среди паломников, их количество в праздничные дни доходит до нескольких сотен человек.

Растительность острова несет многочисленные отпечатки хозяйственной деятельности. Вокруг Святой горы видны груды камней, сложенные при расчистке полей, остатки мелиоративных канав, местами разрослись вторичные леса из березы и серой ольхи. На Святой горе и в ее окрестностях луга, по всей видимости, когда-то были сеянными. Через болото в северной части

острова проходят мелиоративные каналы. Интродуцированные виды заходят в естественные сообщества. Юг острова сильно преобразован, в окрестностях монастыря растут обедненные одновозрастные сосновые леса. На юго-востоке встречаются вырубки и гари. Тем не менее, в центральной и северной частях острова сохранились биологически ценные старовозрастные леса, а на склонах Святой горы встречаются небольшие участки широколиственных лесов.

Остров Коневец расположен в таежной зоне. По геоботаническому районированию (Геоботаническое..., 1989) он вместе с большей частью Карельского перешейка первоначально относился к подзоне средней тайги, для которой коренной растительностью являются ельники чернично-зеленомошные. Однако позднее эта территория была отнесена к южнотаежной подзоне (Safronova, Yurkovskaya, 2015), для которой коренными являются ельники кисличные.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Во время исследования растительности острова летом 2019 года было выполнено 125 полных геоботанических описаний, около 750 кратких заметок и 500 фотографий, их местоположение фиксировалось с помощью GPS-навигатора.

Геоботанические описания выполнялись на пробных площадях размером 20 × 20 м в лесных и 10 × 10 м в травянистых сообществах, или в границах фитоценоза. Для древесного яруса определялась сомкнутость, высота, проективное покрытие нижних ярусов и подростов. В старовозрастных лесах проводилось выборочное кернение для определения возраста деревьев. Для подлеска, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов отмечался видовой состав и проективное покрытие каждого вида. Образцы мохообразных были собраны как на пробных площадях, так и вне их, в том числе в старовозрастных лесах и на заболоченных местообитаниях.

Проведена эколого-фитоценотическая классификация растительности. Большинство сообществ отнесены к ранее выделенным на Северо-Западе России ассоциациям (Vasilevich, 1996, 1997, 1998, 2004, 2005 и др.).

Номенклатура и объем видов сосудистых растений в большинстве случаев соответствуют сводке Н.Н. Цвелёва (Tzvelev, 2000) с учетом более поздних обработок для ряда таксонов, лишайников — постоянно актуализируемому списку лишайников и родственных им грибов Фенноскандии (Nordin et al., 2011). Названия видов мохообразных приводятся в соответствии со списком печеночников и антоцеротовых России (Potemkin, Sofronova, 2006), списком мхов Восточной Европы и Северной Азии (Ignatov et al., 2006), а

также с учетом ряда таксономических обработок (Flora..., 2017, 2018; Ignatov, Milyutina, 2007; Laine et al., 2018).

При составлении карты растительности были использованы полевые материалы и данные дистанционного зондирования Земли – космическая съемка Sentinel последних двух лет, выполненная в разные сезоны. Подготовка картографических материалов проведена в системе электронного картографирования ESRI ArcGIS. Для контурной основы карты использовались космические снимки Sentinel. Для уточнения карты растительности использовались крупномасштабная космическая съемка Bing и исторические снимки в Google Earth.

## КАРТА РАСТИТЕЛЬНОСТИ

По результатам исследований составлена карта растительности острова в масштабе 1:25 000 (рис. 1). Единица картирования соответствует ассоциации, реже – сочетанию ассоциаций.

### Легенда к карте растительности (1:25 000)

#### Хвойные леса

##### Еловые (*Picea fennica*)

1. Ельники чернично-зеленомошные (*Picea fennica*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Vaccinium myrtillus*), местами с участием ельников с черной ольхой болотнотравяных (*Picea fennica*, *Alnus glutinosa*, *Caltha palustris*, *Carex elongata*) и папоротниковых (*Picea fennica*, *Alnus glutinosa*, *Dryopteris expansa*, *Athyrium filix-femina*) по понижениям и ельников неморальнотравяных (*Picea fennica*, *Hepatica nobilis*, *Stellaria holostea*) по невысоким грядам.

2. Ельники чернично-сфагновые (*Picea fennica*, *Sphagnum girgensohnii*, *Vaccinium myrtillus*).

3. Ельники кисличные (*Picea fennica*, *Oxalis acetosella*).

4. Ельники неморальнотравяных (*Picea fennica*, *Hepatica nobilis*, *Stellaria holostea*, *Viola riviniana*, *Actaea spicata* и др.).

##### Сосновые (*Pinus sylvestris*)

5. Сосняки чернично-зеленомошные (*Pinus sylvestris*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Vaccinium myrtillus*).

6. Сосняки лишайниковые (*Pinus sylvestris*, *Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*).

7. Сосняки сфагновые:

7а. Сосняки пушицево-сфагновые (*Pinus sylvestris*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. angustifolium*, *S. divinum*, *Eriophorum vaginatum*).

7б. Сосняки багульниково-сфагновые (*Pinus sylvestris*, *Sphagnum angustifolium*, *S. divinum*, *S. girgensohnii*, *Ledum palustre*).

7в. Сосняки вахтово-сфагновые (*Pinus sylvestris*, *Sphagnum angustifolium*, *S. divinum*, *S. fallax*, *Menyanthes trifoliata*).

8. Сосняки с березой кисличные (*Pinus sylvestris*, *Oxalis acetosella*, с участием *Betula pubescens*, *B. pendula*).

9. Сосняки с березой ландышевые (*Pinus sylvestris*, *Convallaria majalis*, с участием *Betula pubescens*, *B. pendula*).

#### Мелколиственные леса

##### Березовые (*Betula pubescens*, *B. pendula*)

10. Березняки черничные (*Betula pubescens*, *B. pendula*, *Vaccinium myrtillus*).

11. Березняки кисличные (*Betula pubescens*, *B. pendula*, *Oxalis acetosella*).

12. Березняки неморальнотравяные (*Betula pubescens*, *B. pendula*, *Hepatica nobilis*, *Viola mirabilis*, *Stellaria holostea*).

13. Березняки ландышевые (*Betula pubescens*, *B. pendula*, *Convallaria majalis*).

14. Березняки таволговые (*Betula pubescens*, *B. pendula*, *Filipendula ulmaria*).

15. Березняки вейниково-сфагновые (*Betula pubescens*, *B. pendula*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. riparium*, *S. squarrosum*, *S. russowii*, *Calamagrostis canescens*).

16. Березняки сфагновые (*Betula pubescens*, *B. pendula*, *Sphagnum girgensohnii*).

17. Березняки болотнотравяные (*Betula pubescens*, *B. pendula*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Calamagrostis canescens*, *Galium palustre*, *Comarum palustre*, *Carex elongata*).

18. Березняки осоковые (*Betula pubescens*, *B. pendula*, *Carex nigra*, *C. vesicaria*, *C. acuta*).

19. Березняки щучковые (*Betula pubescens*, *B. pendula*, *Deschampsia cespitosa*).

##### Осиновые (*Populus tremula*)

20. Осинники черничные (*Populus tremula*, *Vaccinium myrtillus*).

21. Осинники кисличные (*Populus tremula*, *Oxalis acetosella*).

22. Осинники неморальнотравяные (*Populus tremula*, *Hepatica nobilis*, *Stellaria holostea*, *Actaea spicata*, *Viola mirabilis*).

23. Осинники ландышевые (*Populus tremula*, *Convallaria majalis*).

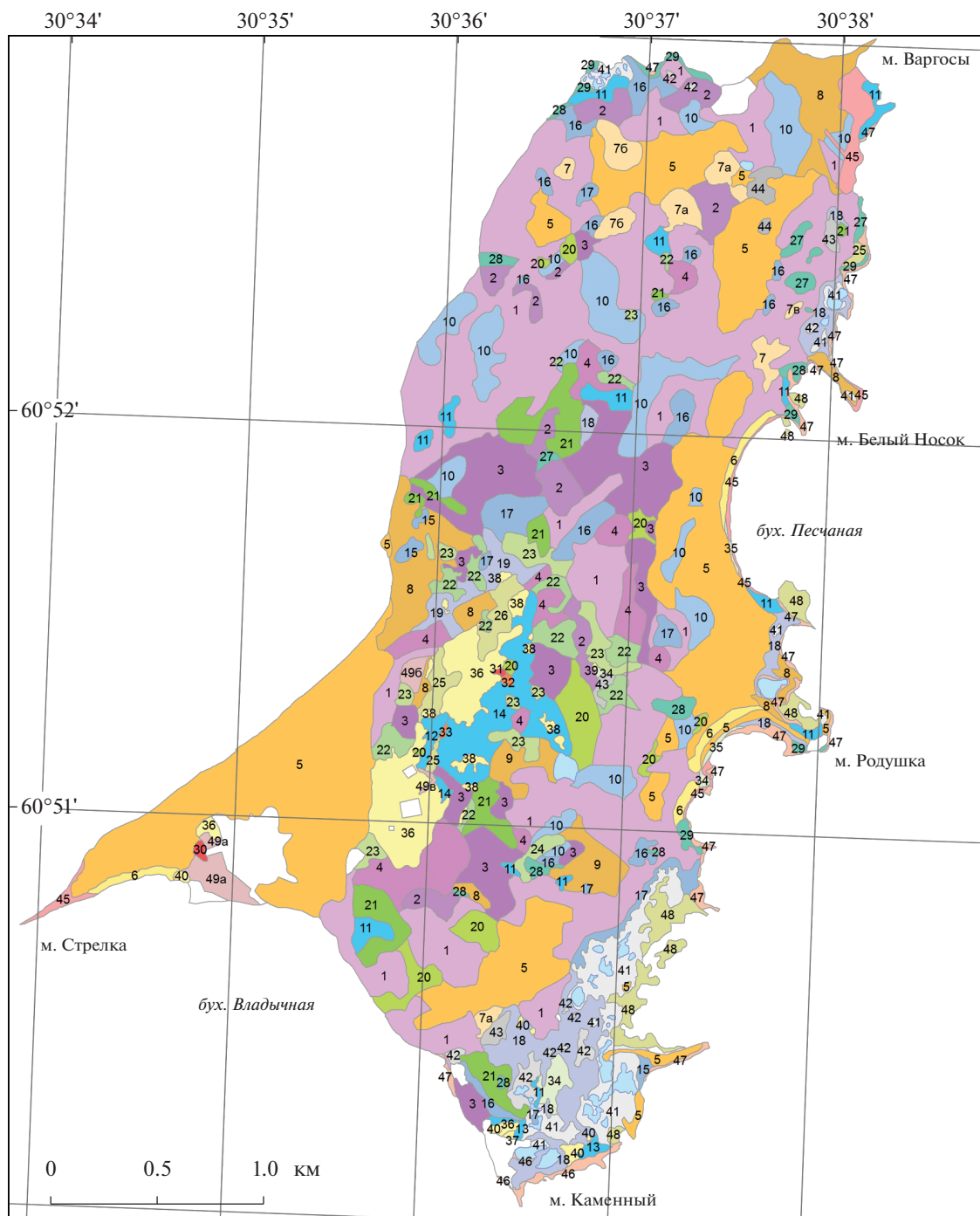
24. Осинники папоротниковые (*Populus tremula*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*).

##### Сероольховые (*Alnus incana*)

25. Сероольшаники таволговые (*Alnus incana*, *Filipendula ulmaria*).

26. Сероольшаники неморальнотравяные (*Alnus incana*, *Stellaria holostea*, *Hepatica nobilis*).

##### Черноольховые (*Alnus glutinosa*)



Условные обозначения

1	8, 9	21	30	42	49 а, б, в
2, 3	10	22	31	43	Дополнительные обозначения
4	11-14	23	32, 33	44	
5	15-17	24	34, 35	45	озера
6	18, 19	25, 26	36-40	46, 47	строения, газоны, огороды, клумбы и пр.
7 а, б, в	20	27-29	41	48	

Рис. 1. Растительность острова Конецец (обозначения в тексте).  
 Fig. 1. Vegetation of Konevets Island (for symbols see the text).



27. Черноольшаники кочедыжниковые (*Alnus glutinosa*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*)

28. Черноольшаники топяные (*Alnus glutinosa*, *Scirpus sylvaticus*, *Glyceria fluitans*, *Caltha palustris*, *Carex elongata*, *Calla palustris*, *Naumburgia thyrselflora*).

29. Черноольшаники луговыххощевые (*Alnus glutinosa*, *Equisetum pratense*).

### Широколиственные леса

#### Кленовые (*Acer platanoides*)

30. Кленовники неморальнотравные (*Acer platanoides*, *Stellaria holostea*, *Convallaria majalis*, *Anemone nemorosa*, *Dryopteris filix-mas*).

#### Липовые (*Tilia cordata*)

31. Липняки ландышевые (*Tilia cordata*, *Convallaria majalis*).

#### Ясеневоые (*Fraxinus excelsior*)

32. Ясенники папоротниковые (*Fraxinus excelsior*, *Dryopteris filix-mas*).

33. Ясенники таволговые (*Fraxinus excelsior*, *Filipendula ulmaria*).

### Кустарниковые заросли

#### Ивняки (*Salix cinerea*, *S. phylicifolia*)

34. Сочетание ивняков вейниково-сфагновых (*Salix cinerea*, *S. phylicifolia*, *Sphagnum squarrosum*, *Calamagrostis canescens*) и ивняков осоково-сфагновых (*Salix cinerea*, *S. phylicifolia*, *Sphagnum squarrosum*, *Carex omskiana*).

35. Ивняки остроосоковые (*Salix cinerea*, *S. phylicifolia*, *Carex acuta*).

### Луга

36. Лисохвостные луга (*Alopecurus pratensis*).

37. Щучковые луга (*Deschampsia cespitosa*).

38. Таволговые луга (*Filipendula ulmaria*).

39. Бухарниковые луга (*Holcus mollis*).

40. Полевицево-душистоколосковые луга (*Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis capillaris*).

### Болота

41. Евтрофные болота — сочетания сообществ осоки омской (*Carex omskiana*), сабельниково-тростниковых (*Phragmites australis*, *Comarum palustre*) и сабельниково-хвощевых (*Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*) сообществ.

42. Мезоевтрофные болота — сочетания сфагново-вздутоосоково-сабельниковых (*Comarum palustre*, *Carex rostrata*, *Sphagnum squarrosum*, *S. riparium*) и сфагново-хвощевых-сабельниковых (*Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Sphagnum squarrosum*, *S. riparium*) сообществ.

43. Мезотрофные болота — сочетание вздутоосоково-сфагновых (*Sphagnum fimbriatum*, *S. fallax*, *S. flexuosum*, *Carex rostrata*), волосистоплодноосоково-сфагновых (*Sphagnum fallax*, *S. divinum*,

*Carex lasiocarpa*), пузырчатосоковых (*Carex vesicaria*) и незамеченнейниковых (*Calamagrostis neglecta*) сообществ.

44. Мезоолиготрофные и олиготрофные болота — кустарничково-пушицево-сфагновые (*Sphagnum angustifolium*, *S. divinum*, *S. russowii*, *Eriophorum vaginatum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Andromeda polifolia*) сообщества в сочетании с волосистоплодноосоково-сфагновыми (*Sphagnum jensenii*, *Carex lasiocarpa*) и вахтово-сфагновыми (*Sphagnum riparium*, *S. fallax*, *S. angustifolium*, *Menyanthes trifoliata*) сообществами по окраинам.

### Прибрежная и прибрежноводная растительность

45. Вейниково-волоснецовые сообщества (*Leymus arenarius*, *Calamagrostis meinshausenii*).

46. Сообщества лютика стелющегося (*Ranunculus reptans*).

47. Остроосоковые сообщества (*Carex acuta*).

48. Тростниковые плавни (*Phragmites australis*).

### Посадки

49а. Парк.

49б. Посадки лиственницы (*Larix archangelica*).

49в. Посадки дуба (*Quercus robur*).

## ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ

### Еловые леса

Еловые леса, сложенные *Picea fennica*, являются коренной растительностью острова. Здесь сохранились ельники возрастом до 180, а местами и более 200 лет, с элементами структуры естественных лесов — окнами, вывалами, крупным валежом разной степени разложения и со свойственными таким лесам специализированными и индикаторными видами (Vyavleniye..., 2009). Еловые леса приурочены к супесчаным и суглинистым отложениям, часто с валунами. Из-за наличия крупных валунов ведение хозяйства в таких лесах затруднено, что послужило одной из причин их хорошей сохранности.

Наиболее широко распространены ельники чернично-зеленомошные. Они располагаются на относительно бедной супесчаной почве. Высота древостоя достигает 27–30 м, сомкнутость 0.6–0.7. К ели местами примешивается береза, в подлеске отмечена *Sorbus aucuparia*. Сомкнутость травяно-кустарничкового яруса около 30%, в нем преобладают обычные для таежных лесов виды кустарничков и бореального мелкотравья: доминирует *Vaccinium myrtillus*, регулярно встречаются *V. vitis-idaea*, *Maianthemum bifolium*, *Dryopteris carthusiana*, *Melampyrum pratense*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Avenella flexuosa*. В моховом покрове

доминирует *Pleurozium schreberi*, местами обилён *Hylocomium splendens*, встречаются *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *D. majus*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

К более влажным местам приурочены **ельники чернично-сфагновые**. В древостое ели сопутствует *Betula pubescens*, которая здесь более обильна, чем в ельниках чернично-зеленомошных. В подлеске также обычна рябина. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует черника, характерны *Vaccinium vitis-idaea*, *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, заметную роль играет *Equisetum sylvaticum*, местами встречается болотно-лесной вид *Carex globularis*. В моховом покрове доминирует *Sphagnum girgensohnii*, с меньшим обилием встречаются зеленые мхи *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, изредка присутствует *Sphagnum wulfianum*.

**Ельники кисличные** встречаются на острове ре-же, иногда они приурочены к бывшим сельхозугодьям. В древостое к ели примешивается осина. В травяно-кустарничковом ярусе более или менее обильна кислица *Oxalis acetosella*, встречаются *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium myrtillus*, часто присутствуют неморальные виды *Hepatica nobilis*, *Stellaria holostea*. По данным В.И. Василевича и Т.В. Бибиковой (Vasilevich, Bibikova, 2004b), незначительное участие этих видов характерно для западной части Ленинградской области. Моховой покров развит слабо, в нем принимают участие *Sciurohypnum curtum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Plagiothecium curvifolium*, *Plagiomnium affine*, *P. ellipticum*.

**Ельники неморальнотравные** распространены вокруг Святой горы, на Змеиной горе и в ее окрестностях, а также на невысоких грядах, сложенных более богатыми суглинками с заметным участием валунов. Вслед за Василевичем и Бибиковой (Vasilevich, Bibikova, 2004b), мы к неморальнотравным относим ельники, в которых суммарное покрытие неморальных видов достигает 10–15%. В древостое к ели примешиваются береза и осина. Во втором ярусе и подросте часто присутствует клен, встречается рябина. В подлеске обычны *Daphne mezereum* и *Lonicera xylosteum*. В травяно-кустарничковом ярусе более или менее обильны неморальные виды и виды богатых местообитаний – *Hepatica nobilis*, *Stellaria holostea*, *Viola riviniana*, *Actaea spicata*, *Carex digitata*, *Poa nemoralis*, *Lathyrus vernus*, *Stellaria nemorum*. Доминанты не выражены или же обильна кислица. Кроме того, встречаются *Milium effusum*, *Fragaria vesca*, *Solidago virgaurea*, *Luzula pilosa* и другие виды. Моховой покров, как правило, развит слабо, в нем встречаются *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, местами обильна *Plagiochila asplenoides*. Интересно, что наибольшее количество

неморальных видов и их доля в покрытии отмечены в окрестностях Святой горы, при удалении от нее роль неморальных видов постепенно снижается, вплоть до того, что местами на невысоких грядах отмечаются лишь отдельные неморальные виды или их группы в других типах еловых или осиновых лесов. В отличие от ельников неморальнотравных, описанных Василевичем и Бибиковой (Vasilevich, Bibikova, 2004b), на о. Коневец в неморальнотравных ельниках почти полностью отсутствует *Aegopodium podagraria* – один из наиболее постоянных видов в таких сообществах в Европейской России. Он встречен лишь в одном описании на склоне Святой горы. Только здесь отмечен и *Dryopteris filix-mas*, характерный для неморальнотравных ельников Северного Приладожья (Makarova, 2019; личные наблюдения).

По заболоченным понижениям, расположенным между невысокими грядами, и вдоль ручьев в восточной части острова встречаются небольшие участки ельников с черной ольхой. Ольха распределена неравномерно и занимает наиболее пониженные участки. В **ельниках болотнотравяных** обильны *Caltha palustris*, *Glyceria lithuanica*, *Viola palustris*, *Carex elongata*, *Dryopteris carthusiana*, из мхов – *Calliergon cordifolium*. В **ельниках папоротниковых** в древостое кроме черной ольхи примешивается осина. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Dryopteris expansa* или *Athyrium filix-femina*. Кроме папоротников встречаются влаголюбивые виды, такие как *Equisetum sylvaticum*, *Filipendula ulmaria*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Gallium palustre*, *Scirpus sylvaticus*, *Ranunculus repens*, а также мезофильные лесные виды – *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium* и др. В моховом покрове по понижениям обилён *Calliergon cordifolium*, на более сухих участках – *Sciurohypnum curtum*, *Pleurozium schreberi*.

Ельники чернично-зеленомошные и чернично-сфагновые широко распространены по всей территории таежной зоны, они характерны для Ленинградской обл. и Карелии. Их состав довольно типичен (Vasilevich, Bibikova, 2004a,b; Vasilevich, 2004; Makarova, 2019). Ельники кисличные также обычны в регионе, но их роль на о. Коневец незначительна. Неморальнотравные ельники в Ленинградской области связаны с богатыми почвами, а в целом они более характерны для зоны хвойно-широколиственных лесов (Vasilevich, Bibikova, 2004b). Они встречаются и в других местах северо-западного Приладожья (Makarova, 2019). Для ельников папоротниковых на Северо-Западе России более характерно доминирование *Athyrium filix-femina*, и в литературе чаще фигурирует ельник атириевый, или кочедыжниковый (Vasilevich, Bibikova, 2004b; Makarova, 2019 и др.). Наш ельник отличается не только доминированием *Dryopteris expansa*, но и меньшим участием мезофильных видов при большей роли ви-

дов переувлажненных местообитаний. Возможно, он занимает промежуточное положение между атириевыми ельниками и черноольшаниками топяными, или белокрыльничковыми (Vasilevich, Shchukina, 2001). К топяным черноольшаникам еще более близок ельник болотнотравяной.

### Сосновые леса

Сосновые леса широко распространены на острове. Они занимают песчаные и заболоченные местообитания.

На песчаных местообитаниях распространены сосняки зеленомошной группы. К ним относятся **сосняки чернично-зеленомошные** — наиболее обычные на острове. Сомкнутость древостоя составляет около 0.6. Высота достигает 15–22 м, но встречаются и низкорослые молодняки. В юго-западной части острова сосняки одновозрастные, не старые, подлесок и подрост в них почти полностью отсутствуют. В окрестностях мыса Стрелка в таких сосняках развит подлесок из интродуцированной стланиковой сосны *Pinus mugo* ssp. *uncina*. Эта сосна здесь натурализовалась, успешно разрастается и возобновляется. На востоке и северо-востоке встречаются старые сосняки чернично-зеленомошные, возраст отдельных деревьев достигает 250 и более лет. В таких сосняках развита когортная структура древостоя, при которой куртины (когорты) старых деревьев чередуются с куртинами более молодых и подростом. Такая структура характерна для старых биологически ценных сосновых лесов (Vyavleniye..., 2009). Подрост ели обычно хорошо развит. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium myrtillus*, местами обилён *Avenella flexuosa*, обычны *Vaccinium vitis-idaea*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *Festuca ovina*. В моховом покрове доминирует *Pleurozium schreberi*, реже и с меньшим обилием встречаются *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *D. polysetum* и *D. majus*. На повышениях среди болот в северной части острова отмечен **сосняк воронично-зеленомошный**. В сложении травяно-кустарничкового яруса, кроме вороники, участвуют *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus* и *Ledum palustre*. Небольшие участки сосняков с доминированием *Empetrum hermaphroditum* встречаются по берегу Ладожского озера на востоке острова, по берегу бухты Песчаной. В южной части острова находится молодой **сосняк вересково-зеленомошный**, возникший на месте гари. По склонам к Ладожскому озеру местами встречаются **сосняки луговиковые** с доминированием *Avenella flexuosa* и участием *V. myrtillus* и видов бореального мелкотравья. Моховой ярус в них либо разреженный, состоит обычно из *Pleurozium schreberi*, с редкими дернинами *Dicranum polysetum* и *D. scoparium*, либо не выражен.

**Сосняки лишайниковые** распространены по склонам береговых террас и дюнам вдоль побережья. Древостой в них разреженный (сомкнутость 0.3–0.4), высота около 12 м. В сосняках лишайниковых по побережьям наиболее часто встречаются старые искривленные сосны, здесь также выражена когортная структура древостоя, местами обилён подрост сосны. Травяно-кустарничковый ярус разреженный, в нем встречаются *Vaccinium vitis-idaea*, реже *V. myrtillus*, *Luzula pilosa*, *Festuca ovina*, *Empetrum hermaphroditum*, *Arctostaphylos uva-ursi*, ближе к берегу заходят прибрежные виды *Calamagrostis meinshausenii*, *Festuca sabulosa*. В напочвенном покрове преобладают лишайники *Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*, встречаются *C. stellaris* и *Cetraria islandica*. Пятна образуют зеленые мхи, среди которых преобладает *Pleurozium schreberi*, вдоль берега местами обилён *Niphotrichum canescens*, встречаются *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*.

**Сосняки пушицево-сфагновые и багульниково-сфагновые** встречаются по заболоченным местообитаниям в северной части острова. Сомкнутость древостоя 0.4–0.6, к сосне примешивается береза. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Eriophorum vaginatum* или *Ledum palustre*, регулярно встречаются *Oxycoccus palustris*, *Rubus chamaemorus*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*. Сплошной моховой покров образуют *Sphagnum girgensohnii*, *S. angustifolium*, *S. divinum*, *S. fallax*. Интересно, что в сосняке багульниково-сфагновом отсутствует *Vaccinium uliginosum*, обычно характерный для таких сообществ (Vasilevich, 2012; Kucherov, 2019). На окраинах болот отмечен **сосняк вахтово-сфагновый**, с доминированием *Menyanthes trifoliata* и участием *Rubus chamaemorus* и *Eriophorum vaginatum*.

**Сосняки кисличные** являются производными сообществами от еловых лесов. В древостое к сосне примешивается береза, так что местами образуются смешанные березово-сосновые леса, а хорошо выраженный второй ярус сложен елью. Встречается подрост клена и рябина. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Oxalis acetosella*, встречаются *Stellaria holostea*, *Viola riviniana*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Dryopteris carthusiana* и др. Местами обильны неморальные виды или черника, иногда доминирует *Convallaria majalis*, образуя **сосняки ландышевые**.

Сосняки чернично-зеленомошные типичны для таежной зоны и считаются длительнопроизводными сообществами на месте ельников черничных, поскольку для них характерен еловый подрост. Его отсутствие в юго-западной части острова, видимо, связано с сильным антропогенным воздействием. И.Б. Кучеров считает, что такие сосняки более типичны для среднетаежной

подзоны, что в южной тайге они распространены, в основном, на бедных почвах флювиогляциальных ландшафтов (Kucherov, 2019). Воронично-зеленомошные сосняки, встречающиеся по побережью Ладожского озера, включают *Empetrum hermaphroditum* — вид, считающийся гипоарктическим, и характерный, в основном, для северной тайги, в меньшей степени — для средней. Такие сосняки распространены по побережьям Финского залива, Ладожского и Онежского озер (Vasilevich, 2005; Kucherov, 2019), описаны они и по побережью напротив острова Коневец (Vibikiva, 1992). Сосняки вороничные с участием багульника на болоте вдали от побережья — также северный элемент в растительности. Сосняки кисличные характерны для подзоны южной тайги и хвойно-широколиственных лесов. Багульниково-сфагновые, пушицево-сфагновые и вахтово-сфагновые сосняки обычны во всех подзонах тайги и развиваются чаще всего по краям олиготрофных болот (Kucherov, 2019).

### Березняки

**Березняки черничные** возникают на месте вырубленных ельников чернично-зеленомошных и являются промежуточной стадией при их восстановлении. В них развит второй ярус из ели и (или) густой еловый подрост. По составу нижних ярусов такие березняки сходны с ельниками чернично-зеленомошными.

**Березняки кисличные** располагаются на бывших угодьях, где видны следы мелиорации и расчистки. Березы сгущаются вдоль канав, в подросте всегда присутствует ель, часто серая ольха. В подросте встречаются рябина, реже клен и малина. В травяно-кустарничковом ярусе обильна кислица, к ней примешиваются *Dryopteris carthusiana*, *Stellaria holostea*, *Solidago virgaurea*, *Dryopteris filix-mas*, *Anthriscus sylvestris* и др. Местами заходят луговые виды. Моховой покров выражен незначительно, но разнороден, здесь обычны *Cirriphylum piliferum*, *Plagiomnium ellipticum*, *Dicranum scoparium*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Pleurozium schreberi*, *Thuidium recognitum*, *Climacium dendroides*. На более богатых местообитаниях встречаются **березняки неморальнотравные**, с доминированием *Aegopodium podagraria* или с заметным участием *Hepatica nobilis*, *Viola mirabilis*, *Stellaria holostea* и других неморальных видов. По заброшенным угодьям распространены **березняки ландышевые** с доминированием *Convallaria majalis*. По более влажным местам отмечены **березняки таволговые**.

Заболоченные березняки наибольшую роль играют в пониженной юго-восточной части острова. По окраинам болот встречаются **березняки вейниково-сфагновые**. В древостое к березе примешиваются сосна, ель и местами черная ольха, в подросте — *Salix phylicifolia*. В травяно-кустарничковом ярусе обильны *Calamagrostis canescens*, *Ca-*

*rex elongata*, *C. canescens*, *Equisetum pratense*, *Naumburgia thyrsoflora*, по повышению — виды таежно-мелкотравья. Моховой покров образован сфагновыми мхами — либо *Sphagnum girgensohnii*, *S. riparium* и *S. squarrosum*, либо (в сообществе с большим участием мезофильных видов) *S. russowii* и *S. centrale*. По заболоченным местообитаниям встречаются также **березняки сфагновые** с доминированием *Sphagnum girgensohnii* и участием в сложении травяно-кустарничкового яруса *Vaccinium myrtillus*, *Equisetum sylvaticum*, *Carex vesicaria* и др.; **березняки болотнотравные** с обилием *Naumburgia thyrsoflora*, *Calamagrostis canescens*, *Galium palustre*, *Comarum palustre*, *Carex elongata* и преобладанием *Sphagnum riparium* в моховом покрове. Вокруг лагун распространены **березняки осоковые** с доминированием *Carex nigra* и участием других видов осок — *C. vesicaria*, *C. acuta*, а также *Naumburgia thyrsoflora*, *Galium palustre*, *Ranunculus repens* и др. В древостое здесь отсутствует ель, моховой покров практически не выражен. На территории с заметными следами хозяйственного использования встречаются молодые **березняки щучковые**. В их разреженном древостое заметное участие принимает ель, хорошо выражен второй ярус из березы. Подлесок сложен *Salix phylicifolia*. В травяно-кустарничковом ярусе обильны *Deschampsia cespitosa*, *Calamagrostis neglecta*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Carex canescens*, *Equisetum pratense*. Моховой покров сомкнутостью до 50% сложен *Sphagnum squarrosum*, *Aulacomnium palustre*, *Calliergon cordifolium*.

Березняки черничные и кисличные являются производными сообществами на месте ельников. Это широко распространенные сообщества, причем березняки черничные чаще встречаются в среднетаежной подзоне, а кисличные как в южнотаежной, так и в среднетаежной подзонах. Березняки неморальнотравные распространены преимущественно в южной части Северо-Запада Европейской России и в местах с относительно высоким богатством почв (Vasilevich, 1996). Сообщества заболоченных березняков довольно обычны как для Северо-Запада, так и для всей Европейской России (Vasilevich, 1997).

### Осинники

Осинники обычно являются производными сообществами на месте еловых и хвойно-широколиственных лесов по местообитаниям с более богатыми почвами. На острове они приурочены к суглинистым почвам, часто с валунами. **Осинники черничные** встречаются на относительно бедных местообитаниях. Древостой сомкнутый (0.8), высота его 22–24 м. Во втором ярусе и в подросте присутствует ель, кроме того, встречается подрост осины и клена. В подросте обычна рябина. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует черника, встречается *Vaccinium vitis-idaea*, места-

ми присутствуют виды таежного мелкотравья. Моховой покров несомкнутый (до 25%), в нем встречаются как зеленые мхи (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*), так и *Sphagnum girgensohnii*.

**Осинники кисличные** встречаются на более богатых почвах. В сложении древостоя участвует ель, она же образует второй ярус. В сообществах присутствует подрост как ели, так и осины. Подлесок разреженный, образован *Lonicera xylosteum*, изредка *Viburnum opulus*. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Oxalis acetosella*, встречаются виды бореального мелкотравья — *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и единично неморальные виды. Моховой покров разреженный, в нем небольшие пятна образуют *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Plagiochila asplenioides*.

**Осинники неморальнотравные** распространены по склонам Святой и Змеиной гор и на пологих участках на суглинистых почвах. В первом ярусе к осине примешивается ель, она же образует второй ярус и присутствует в подросте, также участвуют клен и осина. Подлесок образован *Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum*, встречаются *Daphne mezereum*, *Ribes alpinum*. В травяно-кустарничковом ярусе обильны *Hepatica nobilis*, *Stellaria holostea*, встречаются другие неморальные виды — *Actaea spicata*, *Viola mirabilis*, *Lathyrus vernus*, *Carex digitata*, всегда присутствует *Oxalis acetosella*, также встречаются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Maianthemum bifolium*, *Milium effusum*, *Viola riviniana*, *Fragaria vesca*, *Solidago virgaurea* и др. Моховой покров представлен отдельными куртинами *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Plagiochila asplenioides* и др.

**Осинники ландышевые** распространены на бывших сельхозугодьях вокруг Святой горы, встречаются на Святой горе и ее склонах. Подрост ели в них разреженный, и благодаря более светлому пологу заметную роль играют светолюбивые виды. Помимо ландыша, встречаются *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Angelica sylvestris* и др., местами участвуют неморальные виды (особенно на Святой горе), но большую роль в покрытии они не играют. В разреженном моховом покрове обычны *Rhytidiadelphus triquetrus* и *Hylocomium splendens*.

**Осинники папоротниковые** встречаются по более увлажненным богатым местообитаниям. Во втором ярусе и в подросте присутствует ель. В травяно-кустарничковом ярусе обильны папоротники — *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*, *Gymnocarpium dryopteris*, заметную роль играет *Stellaria nemorum*, встречаются *Ranunculus repens*, *Calamagrostis canescens*, *Urtica galeopsifolia*, *Equisetum sylvaticum*, *Oxalis acetosella* и др. В моховом по-

крове местами довольно обильно *Plagiomnium medium*, встречаются *Calliergon cordifolium*, *Dicranum majus*, *Polytrichum longisetum*, *Rhizomnium punctatum* и др. Осинники папоротниковые по флористическим признакам часто относят к кисличным (Bibikova, 1998), в наших описаниях также присутствует кислица. Однако в описанных нами сообществах более заметную роль играют виды высокотравья и заболоченных местообитаний.

Осинники черничные более характерны для подзоны средней тайги, Т.В. Бибикина (Bibikova, 1998) считает их короткопроизводной ассоциацией. Обычно к чернике примешиваются виды более богатых местообитаний, на Коневце же осинники черничные действительно бедные, и обогащающая роль опада осины практически не выражена. Осинники ландышевые по флористическим признакам чаще относят к ассоциации осинников лесновейниковых, но на о. Коневец *Calamagrostis arundinacea* часто полностью отсутствует, реже играет небольшую роль. Осинники неморальнотравные являются наиболее широко распространенной ассоциацией осиновых лесов на Северо-Западе. Как производные сообщества они развиваются на богатых почвах на месте ельников неморальнотравных и кисличных. В таких местах осина может долго присутствовать в составе ельников, возобновляясь на ветровалах и входя в состав осиново-еловых лесов (Bibikova, 1998; Pukinskaya, 2012).

#### Сероольшаники

На заброшенных угодьях под Святой горой распространены **сероольшаники таволговые** и **неморальнотравные**. Сомкнутость первого яруса 0.5, густой второй ярус (сомкнутостью 0.2–0.3) образован кленом с участием черемухи и местами — ясеня. В подросте также обильно клен, подрост ели почти полностью отсутствует. В сероольшанике таволговом доминирует *Filipendula ulmaria*, обильны *Geum rivale* и *Urtica dioica*. В сероольшанике неморальнотравном обильны *Stellaria holostea* и *Hepatica nobilis*. В обеих ассоциациях встречаются *Geum urbanum*, *Paris quadrifolia*, *Equisetum sylvaticum*, *Pulmonaria obscura*, *Anthriscus sylvestris* и др. Весной в этих сообществах сплошное покрытие образуют весенние эфемероиды — *Anemoides ranunculoides*, *A. nemorosa*, местами обильно редкий вид *Corydalis intermedia*.

Сероольшаники на острове — вторичные сообщества. Обычно серая ольха сменяется елью, хотя не всегда этот процесс протекает быстро из-за сомкнутого полога серой ольхи и высокой корневой конкуренции (Vasilevich, 1998). В нашем случае высокой сомкнутости полога способствует второй ярус из клена, густой травяной покров также препятствует возобновлению ели. Богатые почвы на склонах и в окрестностях Святой горы серая ольха дополнительно обогащает азотом за счет

клубеньков с азотфиксирующими актиномицетами. Поэтому конкурентное преимущество перед елью здесь получают широколиственные породы. Сероольшаники неморальнотравные, по данным Василевича (Vasilevich, 1998), не выходят за северную границу подзоны южной тайги, в то время как сероольшаники таволговые заходят и в среднетаежную подзону.

### Черноольшаники

Черноольшаники не занимают на острове больших площадей. Можно выделить два типа местообитаний, к которым они приурочены: заболоченные участки среди лесов и береговые наносы. Наиболее крупный по площади черноольховый лес находится в понижении к востоку от Святой горы. По краям понижения располагаются **черноольшаники кочедыжниковые**. Древостой в них разной степени сомкнутости, есть окна. Деревья черной ольхи растут куртинами. Встречаются старые и усыхающие деревья. В сложении древостоя принимают участие осина и береза. Во втором ярусе и подросте встречаются ель, рябина, в подлеске — *Ribes nigrum*, *Daphne mezereum*. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Athyrium filix-femina* и *Dryopteris expansa*, встречаются *Filipendula ulmaria*, *Oxalis acetosella*, *Equisetum sylvaticum*, *Phegopteris connectilis*, *Cardamine pratensis*, *Carex disperma*, *Circaea alpina*, *Glyceria lithuanica* и другие виды — как таежные, так и виды заболоченных местообитаний. В несомкнутом моховом покрове наиболее обильны *Plagiomnium ellipticum*, *Sciuro-hypnum curtum*, встречаются *Sphagnum squarrosum*, *Brachythecium rutabulum*, *Calliergon cordifolium*, *Dicranum majus*, *Rhizomnium punctatum*, *Rhodobryum roseum*. На более обводненных участках встречаются **черноольшаники топяные**. Сомкнутость верхнего яруса 0.5–0.6, в древостое примешивается береза. Второй ярус образован подростом черной ольхи или отсутствует. Встречается редкий подрост ели. В подлеске — единичные экземпляры *Salix phylicifolia* и *Ribes nigrum*. В травяно-кустарничковом ярусе обильны *Scirpus sylvaticus*, *Glyceria fluitans*, *Caltha palustris*, *Carex elongata*, *Calla palustris*, *Naumburgia thyrsoiflora*, встречаются *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *Lycopus europaeus*, *Carex disperma*, *C. vesicaria*, *Calamagrostis canescens*, *Deschampsia cespitosa*, *Equisetum palustre* и другие виды обводненных местообитаний. Моховой покров негустой, но богатый по числу видов, в нем наиболее обильны *Pseudobryum cinclidioides*, *Cirriphyllum piliferum*, встречаются *Sphagnum squarrosum*, *S. centrale*, *S. teres*, *Aulacomnium palustre*, *Climacium dendroides*, *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella cuspidata*, *Rhizomnium punctatum*, *Fissidens adianthoides* и др.

**Черноольшаники луговохвощевые** распространены на прибрежных наносах, где образуют узкую полосу шириной 5–8 м. В подлеске местами

встречается *Salix cinerea*. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Equisetum pratense*, встречаются *Carex acuta*, *Galium palustre*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Melampyrum pratense*, *M. sylvaticum*, *Scutellaria galericulata*, *Mentha arvensis*, *Scrophularia nodosa* и др. В разреженном моховом покрове преобладают *Climacium dendroides*, *Cirriphyllum piliferum* и *Plagiomnium cuspidatum*.

Черноольшаники широко распространены по всему Северо-Западу России, но нигде не занимают больших площадей. Черноольшаники кочедыжниковые приурочены к местообитаниям с высоким, но переменным увлажнением. Весьма своеобразны черноольшаники луговохвощевые. По обилию мезофильных видов их можно было бы сблизить с черноольшаниками кисличными (Vasilevich, Shchukina, 2001), а по местоположению, приуроченности к береговым наносам и общему облику они сходны с прибрежными черноольшаниками молиниевыми, описанными на островах Финского залива (Volkova et al., 2007; Likakova, Glazkova, 2018). Однако с теми и с другими сообществами мало сходства по флористическому составу.

### Широколиственные леса

Широколиственные леса располагаются на склонах и в окрестностях Святой горы. Часть деревьев — дубы, возможно, некоторые ясени и липы — были посажены, другие же вполне могут быть естественными. Судя по присутствию в травяном ярусе неморальных видов, являющихся спутниками широколиственных пород, условия для них здесь вполне благоприятны.

**Кленовник неморальнотравный** образует молодой сомкнутый древостой на отвалах камней с бывших полей около Святой горы. Единично в древостое встречаются сосна, береза, осина, причем эти деревья значительно возвышаются над кленами. В подлеске встречаются *Padus avium* и *Ribes alpinum*. В негустом травяном ярусе наиболее обильны *Stellaria holostea*, *Convallaria majalis*, *Anemone nemorosa*, *Dryopteris filix-mas*, встречаются *Paris quadrifolia*, *Geum urbanum*, *Milium effusum* и др. Кроме того, небольшой участок с обилием клена есть рядом с монастырскими огородами, в его подлеске обильен заносный вид *Spiraea chamaedryfolia*, встречаются *S. salicifolia*, *Rubus idaeus*. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Aegopodium podagraria*, встречаются *Anthriscus sylvestris*, *Urtica dioica*, заходят луговые виды. В основном же клен образует второй ярус в осиновых и еловых лесах неморальнотравных, чаще всего по склонам и в окрестностях Святой горы.

Кленовники из всех широколиственных лесов наиболее далеко заходят на север. Они встречаются на западном берегу Ладожского озера в окр. д. Заостровье (Vasilevich, Bibikova, 1992, 2002; Doronina, 2007), и на северном берегу Ладожского

озера на территории памятника природы “Хаапалампи – Северное Приладожье”.

**Липняк ландышевый** находится на юго-восточном склоне Святой горы. Вокруг старой большой куртины липы из поросли разрослись молодые деревья и подрост. В травостое доминирует *Convallaria majalis*, из других видов более обильны *Stellaria holostea*, *Poa nemoralis*, *Melica nutans*, *Equisetum sylvaticum*, *Rubus saxatilis*, *Hepatica nobilis*. По всей видимости, данный липняк образовался из посадок липы, которая отмечена в этом месте на карте в статье о садово-парковых объектах (Ganibal, Medvedeva, 1997), к тому же размеры участка невелики.

Там же в нижней части склона выделяется **ясенник папоротниковый**, образованный несколькими взрослыми деревьями ясеня со вторым ярусом из клена, черемухи и ивы козьей. В подросте встречаются ясень и клен, в подлеске – *Rubus idaeus*, *Padus avium*, *Lonicera xylosteum*, *Daphne mezereum*. В травяном ярусе доминирует *Dryopteris filix-mas*, встречаются *Poa nemoralis*, *Geranium sylvaticum*, *Hieracium umbellatum* и ряд неморальных видов. Несколько севернее расположен более крупный по площади **ясенник таволговый**, в котором ясень в настоящее время усыхает – кроны деревьев разрежены, обильны сухие ветви, полог осветлен. Ясень находится здесь на северной границе ареала, возможно, поэтому он слабо устойчив к изменениям условий произрастания, в том числе колебаниям климата. На Карельском перешейке он часто культивировался и отмечен вблизи бывших финских хуторов, встречается и в естественных сообществах. Черноольшаники с участием ясеня указываются близ д. Заостровье и Владимировка (Doronina, 2007). На острове Малый Березовый в Финском заливе были описаны ясеновые и дубово-ясеновые леса, в том числе папоротниковые – с преобладанием *Dryopteris filix-mas* (Volkova et al., 2007). Возможно, на Святой горе ясени когда-то были посажены, однако велика вероятность и естественного их произрастания. Подрост ясеня обнаружен в неморальнотравных сообществах на склонах Святой горы, найден он и к востоку от нее.

В северо-западной части Святой горы, на ее вершине, расположены **посадки лиственницы** *Larix archangelica*. Они образуют смешанное березово-лиственничное насаждение, где обе породы участвуют в сложении древостоя примерно в равной степени. Единично к ним примешиваются сосна и осина. Негустой второй ярус образован елью. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Convallaria majalis* и *Calamagrostis arundinacea*, встречаются *Stellaria holostea*, *Hepatica nobilis*, *Oxalis acetosella*, *Solidago virgaurea*, *Anemonoides nemorosa* и др. Коренным сообществом, вероятнее всего, является ельник неморальнотравный, и

при отсутствии вмешательств сообщество сменится ельником. Лиственница здесь не возобновляется.

Отличительной особенностью лесов острова Коневец является присутствие как южных элементов – сообществ с участием широколиственных пород и неморальных видов, так и северных – сосняков вороничных и осинников черничных. Неморальнотравные ассоциации находятся недалеко от северной границы распространения, и неморальный комплекс видов обеднен – по сравнению с более южными районами, в нем отсутствуют такие типичные виды, как *Asarum europaeum*, *Galeobdolon luteum*, *Mercurialis perennis*.

### Кустарниковые сообщества

#### Ивняки

Ивняки расположены по окраинам болот вблизи лагунных озер в южной части острова и вдоль берега Ладожского озера. Преобладает *Salix cinerea*, встречается *S. phylicifolia*, к ивам примешивается береза, местами возвышаясь и образуя разреженный первый ярус. В **ивняках вейниково-сфагновых** в травяном покрове обильны *Calamagrostis canescens*, *Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*, встречаются *Carex vesicaria*, *Juncus filiformis*, *Thysetium palustre* и др. В **ивняках осоково-сфагновых** доминирует *Carex omskiana*, встречаются *Comarum palustre*, *Calamagrostis neglecta* и др. В обеих ассоциациях в моховом покрове заметную роль играет *Sphagnum squarrosum*, местами обильны *S. fimbriatum* и *S. riparium*, встречаются *S. centrale*, *Polytrichum commune* и *Aulacomnium palustre*. По мнению Ю.Д. Цинзерлинга (Zinserling, 1932), ивняки развиваются на месте заболоченных березняков и черноольшаников. Заметная примесь березы в наших сообществах и то, что в подобных же местообитаниях встречаются и березняки, подтверждает эту точку зрения.

Вдоль берега Ладожского озера узкую полосу образуют **ивняки остроосоковые**. Местами под полог ив здесь заходят псаммофильные виды – *Calamagrostis meinshausenii* и др.

#### Луга

Суходольные луга связаны в своем происхождении с деятельностью человека. Наиболее широко распространены крупнотравные **лисохвостные луга**, они занимают большую часть Святой горы и встречаются около поселения на юге острова. Обильны *Alopecurus pratensis* и *Dactylis glomerata*. Их совместное покрытие составляет 20–40%. Встречаются *Poa pratensis*, *Festuca pratensis*, реже *Phleum pratense*, *Agrostis capillaris* и *Elytrigia repens*, из видов разнотравья наиболее обычны *Ranunculus acris*, *R. repens*, *Aegopodium podagraria*, *Achillea millefolium*, *Galium album* и др. Такие луга являются хорошими сенокосами, их существование поддерживается регулярным выкосом. Есте-

ственным местообитанием лисохвостных лугов являются речные поймы (Vasilevich, Bibikova, 2007), на острове же их происхождение явно связано с воздействием человека. На небольшом участке лисохвостного луга найден охраняемый в Ленинградской области вид *Allium schoenoprasum*, который образует заметную примесь в сообществе. Луг расположен вблизи огородов, где *Allium schoenoprasum* выращивался в качестве пищевого растения и, попав оттуда, натурализовался.

По более влажным местообитаниям изредка встречаются **щучковые луга** с доминированием *Deschampsia cespitosa*, а на еще более увлажненных пониженных участках — **таволговые луга** с *Filipendula ulmaria* с разреженным моховым ярусом из *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Brachythecium rutabulum*, *Calliergon cordifolium*.

К одному из урочищ в южной части острова приурочены **бухарниковые луга**, доминантом которых является *Holcus mollis*. Совместно с ним растут *Elytrigia repens*, *Deschampsia cespitosa*, *Hypericum maculatum*, *Galium album*, *Veronica chamaedrys*, *Galeopsis tetrahit* и др. *Holcus mollis* — опушечно-луговой вид, предпочитающий влажные, но хорошо дренированные легкосуглинистые или супесчаные почвы (Ovington, Scurfield, 1956). Это довольно редкий вид в Ленинградской области и на Карельском перешейке (Doronina, 2007), он находится здесь на северо-восточной границе ареала. Сообщества, образованные им, также являются редкими.

**Полевицево-душистоколосковые луга** встречаются на почвах более бедных, чем под лисохвостными и таволговыми лугами. На острове они не занимают больших площадей и отмечены в основном на южной и на северной оконечностях. Наиболее обильны в них *Agrostis capillaris*, *Festuca rubra*, реже *Anthoxanthum odoratum*. Совместно с ними встречаются типичные для таких лугов виды — *Achillea millefolium*, *Centaurea jacea*, *Hypericum maculatum*, *Knautia arvensis*, *Veronica chamaedrys*, *Leucanthemum vulgare*, *Dianthus deltoides*, *Luzula multiflora*, *Pimpinella saxifraga* и др. В некоторых сообществах хорошо развит моховой покров, где доминирует *Rhytidiadelphus squarrosus* — такие сообщества можно отнести к **лугово-моховым пустошам**.

На опушках сосновых лесов изредка встречаются небольшие участки **овечьевсыяницевых пустошей**. Травостой на них разреженный, в нем преобладает *Festuca ovina*, встречаются *Avenella flexuosa*, *Veronica officinalis*, *Acetosella vulgaris*, *Silene nutans* и др. Моховой покров хорошо развит, в нем доминирует *Pleurozium schreberi*, встречаются *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Ceratodon purpureus*, *Brachythecium albicans*. Такие сообщества относятся к боровым пустошам из-за высокого обилия мхов. Они развиваются на вырубках и опушках

сосняков лишайниковых и лишайниково-зеленомошных (Vasilevich, 2008).

### Болота

Болота распространены в основном вдоль низкого восточного берега, встречаются они и в северной части острова. Недалеко от берегов Ладожского озера на юге острова располагаются **сообщества осоки омской** *Carex omskiana*, образующей сплошные заросли с участием *Scolochloa festucacea*, *Carex vesicaria*, *Comarum palustre*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Galium palustre*. В моховом ярусе встречается *Sphagnum squarrosum*, местами достигая высокого обилия. Сообщества данной ассоциации характерны для сильнообводненных местообитаний пойменных и приозерных болот (Boch, Smagin, 1993).

По берегам лагун и среди болот в местах со слабо проточным увлажнением распространены **сабельниково-тростниковые** сообщества с *Phragmites australis*, в которых встречаются *Galium palustre*, *Stellaria palustris*, *Carex canescens* и др. В моховом покрове обильны *Sphagnum riparium*, *S. squarrosum*, встречаются *Sphagnum teres*, *Straminergon stramineum*, *Warnstorffia exannulata*. Местами в подобных местообитаниях отмечены **сабельниково-хвощевые** сообщества с *Equisetum fluviatile*, в их моховом покрове доминируют *Sphagnum flexuosum* и *S. squarrosum*.

По зарастающим лагунам на юге острова распространены мезоэвтрофные **вздутоосоково-сабельниковые** сообщества с доминированием *Carex rostrata* и *Comarum palustre*, в них регулярно встречаются *Naumburgia thyrsoflora*, *Equisetum fluviatile*, *Calamagrostis neglecta*. В моховом ярусе на более молодых болотах, расположенных ближе к Ладожскому озеру, доминируют *Sphagnum squarrosum*, реже *S. riparium*, встречаются *S. balticum*, *Polytrichum commune*, *Straminergon stramineum*, *Warnstorffia exannulata*. Местами на первый план выходит *Equisetum fluviatile*, образуя **хвощево-сабельниковые** болота. На болотах, расположенных дальше от берега и находящихся на более поздних стадиях развития, появляется *Oxycoccus palustris*, а в моховом покрове доминируют *Sphagnum fimbriatum*, *S. fallax* и *S. flexuosum*, встречается *S. centrale*. Такие сообщества могут быть отнесены к мезотрофной **вздутоосоково-сфагновой** ассоциации (Smagin, 2007).

На севере острова на восточном берегу отмечено **волосистоплодноосоково-сфагновое** болото на месте лагуны, его сообщества сложены *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *Oxycoccus palustris*, единично встречается *Chamaedaphne calyculata*, а в моховом покрове обильны *Sphagnum fallax* и *S. divinum*, встречается *S. centrale*. Это мезотрофное болото, судя по видовому составу, находится на более поздней стадии развития. Таким образом, на острове можно наблюдать разные стадии развития



болот на месте зарастающих лагун. Подобная динамика наблюдалась на других болотах, образовавшихся на месте зарастающих озер в Ленинградской области (Smagin, 2003).

По окраинам болот изредка встречаются **пузырчатосоковые** (с доминированием *Carex vesicaria* и участием *Aulacomnium palustre*) и **незамеченнейниковые** (с *Calamagrostis neglecta* и *Calliergon cordifolium*) сообщества.

В северо-восточной части острова есть небольшое мезоолиготрофное болото со следами мелиорации. По его окраинам встречаются **вахтово-сфагновые** сообщества с участием *Carex lasiocarpa*, *Oxycoccus palustris*, местами *Comarum palustre*, *Carex limosa*, *C. vesicaria*, *Calamagrostis neglecta*, *Dactylorhiza maculata* и др. В моховом ярусе преобладают *Sphagnum riparium*, *S. fallax*, *S. angustifolium*. В южной части болота расположено **волосисто-плодноосоково-сфагновое** сообщество, образованное чистыми зарослями *Carex lasiocarpa* по ковру *Sphagnum jensenii*. Ближе к центру болота на кочках встречаются **кустарничково-пушицево-сфагновые** сообщества с обилием *Eriophorum vaginatum*, участием *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Andromeda polifolia* и др., в моховом покрове доминирует *Sphagnum angustifolium*, встречаются *S. divinum*, *S. russowii*. В мочажинах располагаются сообщества *Carex limosa*, изредка с участием *Scheuchzeria palustris*, моховой покров в них сложен *Sphagnum fallax* и *S. flexuosum*.

Из описанных болотных сообществ интересно **волосисто-плодноосоково-сфагновое** с доминированием *Sphagnum jensenii*. М.С. Боч и В.А. Смагин (Boch, Smagin, 1993) считают субассоциацию *Caricetum lasiocarpae sphagnetosum jensenii* очень редкой. О.В. Галанина (Galanina, 2007) предполагает, что под мезотрофными топями со *Sphagnum jensenii* существуют подмоховые потоки. В нашем сообществе сфагновый ковер был довольно зыбким, из-за чего его пришлось описывать с берега. К нечистым относятся и вахтово-сфагновые сообщества с доминированием *S. riparium*. Кустарничково-пушицево-сфагновые сообщества можно отнести к асс. *Chamaedaphne-Sphagnetum magellanici*, широко распространенной на северо-западе Европейской России (Boch, Smagin, 1993).

#### Прибрежные и прибрежно-водные сообщества

На песчаных берегах Ладожского озера распространены **вейниково-волоснецовые сообщества**. Для них характерно преобладание видов, предпочитающих песчаные местообитания, таких как *Leymus arenarius*, *Calamagrostis meinshausenii*, *Lathyrus maritimus*, *Festuca sabulosa*. Кроме псаммофильных видов, в этих сообществах встречаются *Acetosella vulgaris*, *Tanacetum vulgare*, *Hieracium umbellatum*, *Linaria vulgaris*. К ним приурочены местонахождения редкого вида *Tripleu-*

*rospermum subpolare*. Сообщества с доминированием *Leymus arenarius* и *Calamagrostis meinshausenii* широко распространены по побережьям Балтийского и Белого морей, а также крупных озер (Ладожского и Онежского). В отличие от приморских сообществ, на берегах озер отсутствуют галофильные виды, поэтому Василевич выделяет их в отдельную ассоциацию *Calamagrostis-Leymetum arenariae* (Vasilevich, 2005).

В окрестностях мыса Стрелка за полосой вейниково-волоснецовых сообществ встречается *Festuca sabulosa*. Она не образует здесь сомкнутых сообществ, но ее присутствие свидетельствует о следующей стадии зарастания песков (Vasilevich, 2005).

По каменистым и песчано-каменистым берегам Ладожского озера в промежутках между камнями, где скапливается мелкозем, встречаются **сообщества лютика стелющегося** с доминированием *Ranunculus reptans* и *Myosotis baltica*, с участием *Persicaria amphibia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Rorippa palustris*, местами с *Agrostis stolonifera*, *Potamogeton gramineus*, *Bidens tripartita*, *Alopecurus geniculatus*, *Eleocharis acicularis*, *Juncus nodulosus*, *Carex serotina*. Подобные сообщества были описаны Василевичем (Vasilevich, 2005) на южном берегу Ладоги. По его данным, такие сообщества существуют только на сильно завалуненном грунте. На менее завалуненном грунте разрастается *Carex acuta*, образуя **остроосоковые сообщества**. В них встречаются *Phalaroides arundinacea*, *Lythrum salicaria*, *Ranunculus reptans*, местами *Scolochloa festucacea*. По заболоченным берегам лагун также встречаются сообщества с доминированием *Carex acuta*, однако в их составе заметную роль играют *Carex vesicaria*, *C. omskiana*, местами — *Comarum palustre*, *Calamagrostis neglecta*, *C. canescens*, встречаются *Thyselium palustre*, *Persicaria amphibia*, развит моховой покров из *Sphagnum platyphyllum*, *S. teres*, *Calliergon cordifolium*, *Drepanocladus aduncus*. Остроосоковые сообщества довольно разнообразны, на Северо-Западе они занимают пограничное положение между сырыми лугами, низинными болотами и прибрежно-водной растительностью (Vasilevich, Smagin, 2007). И если сообщества по берегам Ладожского озера можно отнести к прибрежно-водным, то сообщества вокруг лагун явно относятся к низинным болотам.

В прибрежной зоне Ладожского озера в воде располагаются **тростниковые плавни**, образованные почти чистыми зарослями *Phragmites australis*. Они встречаются на отмелях вдоль пониженного восточного берега острова.

В зарастающих лагунах сплошные заросли местами образует *Equisetum fluviatile*. К нему с небольшим обилием может примешиваться *Typha latifolia*. На ранних стадиях зарастания в лагунах доминирует *Stratiotes aloides*. В открытой воде

встречаются *Potamogeton natans*, *Nuphar lutea*, *Hydrocharis morsus-ranae* и др., а из водных мхов местами обильны *Fontinalis antipyretica*, *Calliergon megalophyllum*, *Warnstorfia exannulata*.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В растительности острова сочетаются, с одной стороны, южные элементы (широколиственные леса, ельники неморальнотравные), с другой — северные (сосняки воронично-зеленомошные, осинники черничные). Характерно широкое распространение ельников и сосняков чернично-зеленомошных, что, казалось бы, более типично для среднетаежной подзоны. Однако эти сообщества распространены на песчаных и супесчаных местообитаниях, а на суглинистых почвах на плакорных местообитаниях произрастают ельники кисличные и неморальнотравные, поэтому территория относится к подзоне южной тайги.

Распределение сообществ тех или иных ассоциаций тесно связано с условиями местообитания, в первую очередь — с подстилающими субстратами. Наибольшую площадь на острове занимают ельники чернично-зеленомошные, приуроченные к довольно бедным песчаным и супесчаным почвам. По пониженным местообитаниям среди них встречаются заболоченные березняки и сосняки сфагновой группы, а на месте вырубок и пожаров развиваются сосняки чернично-зеленомошные и березняки черничные. Сосняки чернично-зеленомошные занимают второе место по площади на острове. Наиболее чистые сосняки приурочены к пескам в юго-западной и восточной частях острова, на супесчаных почвах в них заметно участие ели. Самые богатые почвы на острове связаны с возвышенностями — Святой и Змеиной горами. Широколиственные леса встречаются только на Святой горе. Ельники и осинники неморальнотравные встречаются как на склонах Святой горы, так и в ее окрестностях, а также на Змеиной горе и на небольшом повышении к северу от нее. Почвы под такими лесами обычно суглинистые с валунами. К востоку от Святой горы в рельефе выражены невысокие гряды, на которых среди чернично-зеленомошных лесов встречаются вкрапления кисличных и неморальнотравных сообществ. По заболоченным понижениям встречаются черноольшаники. На месте рубок разрастаются осинники, а на поздних стадиях восстановления после нарушений образуются смешанные елово-осиновые леса. На более бедных суглинистых почвах, встречаются ельники кисличные, осинники черничные и смешанные разнотравные сообщества.

В пониженной юго-восточной части острова и вдоль восточного берега можно наблюдать разные стадии развития болот на месте зарастающих лагун — от евтрофных до мезотрофных. Мезооли-

готрофные болота расположены на севере острова и не связаны с лагунами.

Распределение лугов связано с воздействием человека. Наибольшие площади лугов приурочены к Святой горе, небольшие участки встречаются и среди лесов к востоку от нее, как правило, рядом с ними видны следы расчисток или мелиорации.

С воздействием человека связано и участие в сложении растительности острова заносных видов. Примером такого участия является проникновение заносного вида сосны горной *Pinus mugo* ssp. *uncina* в сосняки чернично-зеленомошные, где он натурализовался, успешно возобновляется и образует подлесок. Другой вид — лиственница архангельская *Larix archangelica* — образует березово-лиственничный лес, но ее возобновления не найдено. На лисохвостный луг рядом с огородами внедрился из культуры охраняемый в Ленинградской области вид лук скорода *Allium schoenoprasum*, для которого естественными являются прибрежные местообитания.

На острове Коневец найдены редкие для северо-запада Европейской России ассоциации — бухарниковые луга, находящиеся здесь на восточной границе ареала, и волосистоплодноосоково-сфагновая ассоциация с доминированием *Sphagnum jensenii*, сообщества которой приурочены к специфическим болотным местообитаниям. Заслуживают внимания прибрежные вейниково-волоснецовые сообщества, содержащие редкие виды. Широколиственные леса, встречающиеся на склонах Святой горы, являются редкими на Северо-Западе, поскольку здесь проходит северная граница их распространения. Во всем регионе они приурочены к богатым местообитаниям. Особенно интересно присутствие на острове ясенников — их местонахождение здесь, вероятно, одно из самых северных. Склоны Святой горы отличаются богатством и разнообразием растительных сообществ и входящих в их состав видов. В неморальнотравных лесах, как на склонах, так и под ними встречается охраняемый в Ленинградской области вид *Corydalis intermedia*.

Наибольшей природоохранной ценностью обладают старовозрастные еловые и сосновые леса. Они относятся к обычным, широко распространенным растительным ассоциациям, однако отличаются более сложной структурой древостоя, наличием большого количества экологических ниш и повышенным биоразнообразием. Эти леса сохранились благодаря тому, что территория острова была и остается закрытой для обычного хозяйственного использования. Подобные леса в Ленинградской области остались лишь в труднодоступных местах на востоке и северо-востоке, но и там они не занимают больших площадей, а в центральной и западной частях области они к на-

стоящему времени практически полностью вырублены и сменились вторичными одновозрастными древостоями. Кроме того, высокой природоохранной ценностью обладает участок со старовозрастным черноольшаником, расположенный к востоку от Святой горы. К нему приурочено повышенное видовое разнообразие мхов.

Перечисленные сообщества являются участками, важными для поддержания и сохранения биоразнообразия. Более подробная их характеристика будет возможна после сведения и дополнения данных геоботанических, флористических, лишенологических, бриологических и микологических исследований. Необходимо создание карты ценных биотопов, учитывающей все эти данные. Такая карта поможет планировать дальнейшее развитие острова с учетом сохранения его уникального биоразнообразия.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны настоятелю монастыря, отцу Александру, а также служителям монастыря за содействие в проведении исследований, предоставление транспорта до острова, жилья и питания; А.Э. Воскресенской за помощь в организации поездки и за консультации по истории и геологии острова; Е.А. Глазковой за организацию и участие в экспедиции и помощь в определении ряда видов сосудистых растений; Л.В. Орловой за определение интродуцированных видов хвойных растений. Кроме того, мы благодарны Д.Е. Гимельбранту и И.С. Степанчиковой за идею проведения исследований на острове, предварительные сведения о растительности и помощь в организации поездки. Мы также благодарны д.б.н. И.Н. Сафроновой и рецензентам за проделанную работу над улучшением статьи.

Работа выполнена в рамках плановой темы лаборатории Общей геоботаники Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН “Разнообразие, динамика и принципы организации растительных сообществ Европейской России” АААА-А19-119030690058-2.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bibikova] Бибикова Т.В. 1992. Заказник “Моторное-Владимировка”. – В кн.: Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области. СПб. С. 67–73.
- [Bibikova] Бибикова Т.В. 1998. Классификация осино-вых лесов Северо-Запада России. – Бот. журн. 83(3): 48–57.
- [Boch, Smagin] Боч М.С., Смагин В.А. 1993. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. – Тр. Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова РАН. Вып. 7. 223 с.
- [Chuvardinskiy] Чувардинский В.Г. 1986. К вопросу о тектоническом происхождении озера. – В сб.: Природа и хозяйство Севера. Вып. 14. Мурманск. С. 6–13.
- [Dorolina] Доронина А.Ю. 2007. Сосудистые растения Карельского перешейка (Ленинградская область). М. 574 с.
- [Flora...] Флора мхов России. Том 2. Oedipodiales – Grimmiales. 2017. М. 560 с.
- [Flora...] Флора мхов России. Том 4. Bartramiales – Aulacomniales. 2018. М. 543 с.
- [Galanina] Галанина О.В. 2007. Растительность и растительные комплексы заповедника. В кн.: Летопись природы. Государственный природный заповедник “Полистовский”. Книга 5. С. 101–113.
- [Gannibal, Medvedeva] Ганнибал Б.К., Медведева А.А. 1997. Садово-парковые и ботанические объекты островного Коневского монастыря на Ладоге. – Бюл. Главного Бот. сада 174: 167–173.
- [Geobotanicheskoye...] Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. 1989. Л. 64 с.
- Himelbrant D.E., Stepanchikova I.S., Kuznetsova E.S., Motiejūnaitė J., Konoreva L.A. 2018. Konevets Island (Leningrad Region, Russia) – a historical refuge of lichen diversity in Lake Ladoga – Folia Cryptog. Estonica. Fasc. 55: 51–78.  
<https://doi.org/10.12697/fce.2018.55.07>
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., with contributions on regional floras from: Abolina 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. Checklist of mosses of East Europe and North Asia – Arctoa. 15: 1–130.  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Ignatov M.S., Milyutina I.A. 2007. A revision of the genus *Sciuro-hypnum* (Brachytheciaceae, Bryophyta) in Russia – Arctoa. 16: 63–86.  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.16.07>
- [Istoriko-statisticheskoye...] Историко-статистическое описание Рождественского Коневского монастыря (СПб епархии). 1869. 81 с.
- [Kucherov] Кучеров И.Б. 2019. Ценолитическое и экологическое разнообразие светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб. 568 с.
- Laine J., Flatberg K.I., Nimonen T., Minkkinen K., Laine A., Tuittila E.-S., Vasander H. 2018. Sphagnum Mosses – The Stars of European Mires. University of Helsinki Department of Forest Sciences, Sphagna Ky, Helsinki. 362 p.

- [Lebedeva et al.] Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. 2005. Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном. — Бот. журн. 90(3): 400–410.
- [Lebedeva et al.] Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. 2008. Влияние деревьев на напочвенный покров в осиннике черничном. — Бот. журн. 93(7): 996–1010.
- [Lebedeva et al.] Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. 2009. Фитогенное поле герани лесной *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). — Бот. журн. 94(6): 833–847.
- [Liksakova, Glazkova] Ликсакова Н.С., Глазкова Е.А. 2018. Растительность и природоохранная ценность сообществ и биотопов острова Мошный (Ленинградская область, Финский залив). — Бот. журн. 103(10): 1304–1335.  
<https://doi.org/10.7868/S0006813618100083>
- [Makarova] Макарова М.А. 2019. Еловые леса Северо-Западного Приладожья. — Бот. журн. 104(2): 226–253.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813619020054>
- Nordin A., Moberg R., Tønsberg T., Vitikainen O., Dalsätt Å., Myrdal M., Snitting D., Ekman S. 2011. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-forming and Lichenicolous Fungi. Ver. April 29, 2011 — <http://130.238.83.220/santesson/home.php>.
- [Ostrov...] Остров Коневец и тамошний монастырь. 1882. СПб. 39 с.
- Ovington J.D., Scurfield G. 1956. *Holcus mollis* L. (Biological flora of the British Isles). — J. Ecology 44(1): 272–280.
- [Porov] Попов В.А. 1904. По островам Ладожского озера. М. 76 с.
- [Potemkin, Sofronova] Потёмкин А.Д., Софронова Е.В. 2009. Печеночники и антоцеротовые России. Т. 1. СПб.—Якутск. 368 с.  
<https://doi.org/10.15298.arctoa.22.28>
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2012. Участие осины в еловых древостоях на разных стадиях динамики. — Бот. журн. 97(5): 636–649.
- Räsänen, V. 1944. Eine Pflanzenexkursion zu der Klosterinsel Konevitsa im westlichen Teil des Laatokka-Sees. *Annales Botanici Societatis Zoologicae-Botanicæ Fennicæ "Vanamo"* 20(15): 3–64.
- [Safronova, Yurkovskaya] Сафронова И.Н., Юрковская Т.К. 2015. Зональные закономерности растительного покрова равнин Европейской России и их отображение на карте. — Бот. журн. 100 (11): 1121–1141.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813615110010>
- [Smagin] Смагин В.А. 2003. О сукцессиях при образовании и развитии болот на месте малых озер (Ленинградская область). — Бот. журн. 88(1): 76–87.
- [Smagin] Смагин В.А. 2007. Болота и болотная растительность. — В кн.: Природная среда и биологическое разнообразие архипелага Берёзовые острова (Финский залив). СПб. С. 95–114.
- [Tzevelev] Цвелев Н.Н. 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб. 781 с.
- [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] Василевич В.И. 1998. Сероольшатники Европейской России. — Бот. журн. 83(8): 28–42.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 2004. Ельники черничные Европейской России. — Бот. журн. 89(11): 1728–1739.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 2005. Приморская растительность Северо-Запада России. — Бот. журн. 90(6): 825–839.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 2008. Боровые пустоши Северо-Запада России. — Бот. журн. 93(9): 1556–1564.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 2012. Сфагновые сосняки Восточной Европы. — Бот. журн. 97(4): 452–464.
- [Vasilevich, Bibikova] Василевич В.И., Бибикова Т.В. 2002. Широколиственные леса Северо-Запада Европейской России. II. Типы липовых, кленовых, ясеневых и ильмовых лесов. — Бот. журн. 87(2): 48–61.
- [Vasilevich, Bibikova] Василевич В.И., Бибикова Т.В. 2004а. Сфагновые ельники Европейской России. — Бот. журн. 89(5): 734–748.
- [Vasilevich, Bibikova] Василевич В.И., Бибикова Т.В. 2004б. Ельники кисличные Европейской России. — Бот. журн. 89(10): 1573–1587.
- [Vasilevich, Bibikova] Василевич В.И., Бибикова Т.В. 2007. Щучковые и лисохвостные луга Северо-Запада Европейской России. — Бот. журн. 92(1): 29–41.
- [Vasilevich, Shchukina] Василевич В.И., Щукина К.В. 2001. Черноольховые леса Северо-Запада Европейской России. — Бот. журн. 86(3): 15–26.
- [Vasilevich, Smagin] Василевич В.И., Смагин В.А. 2007. О границе между сырыми лугами и низинными болотами. — Бот. журн. 92(8): 1161–1174.
- [Volkova et al.] Волкова Е.А., Макарова М.А., Храпцов В.Н. 2007. Лесная растительность. — В кн.: Природная среда и биологическое разнообразие архипелага Берёзовые острова (Финский залив). СПб. С. 70–94.
- [Voskresenskaya] Воскресенская А.Э. Коневец (Konevitsa). — В кн.: Ладожские острова. Петрозаводск, 2018. С. 34–48.
- [Vyuvleniye...] Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе европейской части России. 2009. Т. 1. СПб. 238 с.
- [Zinserling] Цинзерлинг Ю.Д. 1932. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР. — Тр. Геоморф. ин-та. Сер. физ.-геогр. Вып. 4. 377 с.

## VEGETATION OF KONEVETS ISLAND (LADOGA LAKE, LENINGRAD REGION)

N. S. Liksakova<sup>a,#</sup> and L. Ye. Kurbatova<sup>a,##</sup>

<sup>a</sup> Komarov Botanical Institute RAS

Prof. Popov Street, 2, St. Petersburg, 197376, Russia

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

<sup>##</sup>e-mail: kurbatovale@binran.ru

Based on field research conducted in 2019, a detailed description of the vegetation of Konevets Island is provided for the first time. 65 plant associations were identified by eco-phytocoenotic classification. A large-scale vegetation map of the island (m. 1:25000) has been compiled. The distribution of plant communities is related to the underlying substrates. Blueberry-moss spruce and pine forests occupy the largest area on the island. Broad-leaved forests, nemoral spruce and aspen forests are confined to elevations composed of richer soils. Most of the mires were formed on the site of overgrown lagoons. Naturalized adventive species play a significant role in the composition of some plant communities. Rare plant communities and communities located on the border of the range are described, such as meadows dominated by *Holcus mollis*, *Carex lasiocarpa*-*Sphagnum jensenii* mire, ash trees and maple forests. Old-growth spruce, pine and black-alder forests are found.

**Keywords:** vegetation, North-West, Ladoga region, Konevets Island, vegetation map, broad-leaved forests, old-growth forests, biologically valuable forests, *Holcus mollis*

### ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to the Abbot of the monastery, father Alexander, as well as the servants of the monastery for facilitating research, providing transport to the island, housing and food; A.E. Voskresenskaya for assistance in organizing the trip and for advice on the history and geology of the island; E.A. Glazkova for organization of expedition and assistance in identifying a number of vascular plant species; L.V. Orlova for identifying introduced species of coniferous plants. In addition, we are grateful to D.E. Gimelbrant and I.S. Stepanchikova for the idea of conducting research on the island, preliminary information about the vegetation and assistance in organizing the trip.

We are also grateful to Doctor of Biological Sciences I.N. Safronova and reviewers for the work done to improve the article.

The present study was carried out within the framework of the research project of Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences “Diversity, dynamics and principles of the organization of plant communities of European Russia” AAAA-A19-119030690058-2.

### REFERENCES

- Bibikova T.V. 1992. Zakaznik “Motornoye-Vladimirovka” [“Motornoye-Vladimirovka” reserve]. — In: Ocherki rastitelnosti osobo okhranyaemykh prirodnykh territoriy Leningradskoy oblasti. St. Petersburg. P. 67–73.
- Bibikova T.V. 1998. Classification of aspen forests in North-West of Russia. — Bot. Zhurn. 83(3): 48–57 (In Russ.).
- Boch M.S., Smagin V.A. 1993. Flora and vegetation of mires in the North-West Russia and principles of their protection. Proceedings of Komarov Botanical Institute RAS. Iss. 7. 223 p. (In Russ.).
- Chuvarbinskiy V.G. 1986. K voprosu o tektonicheskom proiskhozhdenii ozov [On the question of the tectonic origin of ozs]. — In: Priroda i khozyaystvo Severa. Vol. 14. Mormansk. P. 6–13.
- Doronina A.Yu. 2007. Vascular plants of the Karelian Isthmus (Leningrad Region). Moscow. 574 p. (In Russ.).
- Flora mkhov Rossii. Vol. 2. Oedipodiales — Grimmiales. 2017. [Flora of mosses of Russia]. Moscow. 560 p. (In Russ.).
- [Flora...] Flora mkhov Rossii. Vol. 4. Bartramiales — Aulacomniales. 2018. Moscow. 543 p. (In Russ.).
- Galanina O.V. 2007. Rastitelnost' i rastitel'nyye komplekсы zapovednika. [Vegetation and vegetation complexes of the reserve]. — In: Letopis' prirody. Gosudarstvennyy prirodnyy zapovednik “Polistovskiy”. Book 5. P. 101–113 (In Russ.).
- Gannibal B.K., Medvedeva A.A. 1997. Sadovo-parkovyye i bitanicheskiye ob'ekty ostrovnogo Konevskogo monastyrya na Ladoge [Garden and Botanical objects of the island Konevsky monastery on Ladoga]. — Byul. Glavnogo Bot. sada. 174: 167–173 (In Russ.).
- Geobotanicheskoye rayonirovaniye Nechernozem'ya Evropeyskoy chasti RSFSR [Geobotanical zoning of non-Chernozem zone of the European part of the RSFSR]. 1989. Leningrad. 64 p. (In Russ.).
- Himelbrant D.E., Stepanchikova I.S., Kuznetsova E.S., Motiejūnaitė J., Konoreva L.A. 2018. Konevets Island (Leningrad Region, Russia) — a historical refuge of lichen diversity in Lake Ladoga — Folia Cryptog. Estonica. Fasc. 55: 51–78.  
<https://doi.org/10.12697/fce.2018.55.07>
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., with contributions on regional floras from: Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belki-

- na 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.  
<https://doi.org/0.15298/arctoa.15.01>
- Ignatov M.S., Milyutina I.A. 2007. A revision of the genus *Sciuro-hypnum* (Brachytheciaceae, Bryophyta) in Russia – Arctoa. 16: 63–86.  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.16.07>
- Istoriko-statisticheskoye opisaniye Rozhdestvenskogo Konevskogo monastyrya (St. Petersburg eparkhii) [Historical and statistical description of the Rozhdestvensky Konevsky monastery (Saint Petersburg diocese)]. 1869. 81 p. (In Russ.).
- Kuchеров I.B. 2019. Phytocoenotical and ecological diversity of light-coniferous forests in the middle- and northern-boreal subzones of European Russia. St. Petersburg. 568 p. (In Russ.).
- Laine J., Flatberg K.I., Nimonen T., Minkkinen K., Laine A., Tuittila E.-S., Vasander H. 2018. Sphagnum Mosses – The Stars of European Mires. University of Helsinki Department of Forest Sciences, Sphagna Ky, Helsinki. 362 p.
- Lebedeva V.Ch., Tikhodeyeva M.Yu., Ipatov V.S. 2005. The influence of tree layer on plant soil cover species in bilberry-moss spruce forest. – Bot. Zhurn. 90(3): 400–410 (In Russ.).
- Lebedeva V.Ch., Tikhodeyeva M.Yu., Ipatov V.S. 2008. The effect of the tree layer on the soil cover in the bilberry aspen forest. – Bot. Zhurn. 93(7): 996–1010 (In Russ.).
- Lebedeva V.Ch., Tikhodeyeva M.Yu., Ipatov V.S. 2009. The ecological field of wood cranesbill *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). – Bot. Zhurn. 94(6): 833–847 (In Russ.).
- Liksakova N.S., Glazkova E.A. 2018. Vegetation and conservation value of plant communities and biotopes of Moschny Island (Gulf of Finland). – Bot. Zhurn. 103(10): 1304–1335 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.7868/S0006813618100083>
- Makarova M.A. 2019. Spruce forests of the Northern-West Ladoga region. – Bot. Zhurn. 104(2): 226–253 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S0006813619020054>
- Nordin A., Moberg R., Tønberg T., Vitikainen O., Dalsätt Å., Myrdal M., Snitting D., Ekman S. 2011. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-forming and Lichenicolous Fungi. Ver. April 29, 2011 – <http://130.238.83.220/santesson/home.php>.
- Ostrov Konevets i tamoshniy minastyr' [Konevets island and the monastery there]. 1882. St. Petersburg. 39 p. (In Russ.).
- Ovington J. D., Scurfield G. 1956. *Holcus mollis* L. (Biological flora of the British Isles). – J. of Ecol. 44(1): 272–280.
- Popov V.A. 1904. Po ostrovam Ladozhskogo ozera [On the Islands of lake Ladoga]. Moscow. 76 p. (In Russ.).
- Potemkin A.D., Sofronova E.V. 2009. Pechenochniki i antozerotovye Rossii [Liverworts and hornworts of Russia]. Vol. 1. St. Petersburg; Yakutsk. 368 p.  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.22.28>
- Pukinskaya M.Yu. 2012. The participation of European aspen in spruce stands at different stages of dynamics. – Bot. Zhurn. 97(5): 636–649 (In Russ.).
- Räsänen V. 1944. Eine Pflanzenexkursion zu der Klosterinsel Konevitsa im westlichen Teil des Laatokka-Sees. Annales Botanici Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae “Vanamo” 20(15): 3–64.
- Safronova I.N., Yurkovskaya T.K. 2015. Zonal regularities of vegetation cover on plains of the European Russia and their cartographic representation. – Bot. Zhurn. 100 (11): 1121–1141.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813615110010>
- Smagin V.A. 2003. On successions during formation and development of mires in places of shallow lakes (Leningradskaya Region). – Bot. Zhurn. 88(1): 76–87 (In Russ.).
- Smagin V.A. 2007. Mires and mire vegetation. – In: Environment and biological diversity of Berezovye Islands Archipelago (The Gulf of Finland). St. Petersburg. P. 95–114.
- Tzvelev N.N. 2000. The determinant of vascular plants in North-Western Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod regions). St. Petersburg. 781 p. (In Russ.).
- 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. 1998. White alder forests in European Russia. – Bot. Zhurn. 83(8): 28–42 (In Russ.).
- Vasilevich V.I. 2004. Bilberry spruce forests in European Russia. – Bot. Zhurn. 89(11): 1728–1739 (In Russ.).
- Vasilevich V.I. 2005. Sea-shore vegetation on the North-Western Russia. – Bot. Zhurn. 90(6): 825–839 (In Russ.).
- Vasilevich V.I. 2008. Dry grassland communities in the North-Western European Russia. – Bot. Zhurn. 93(9): 1556–1564 (In Russ.).
- Vasilevich V.I. 2012. Sphagnum pine forests in the Eastern Europe. – Bot. Zhurn. 97(4): 452–464 (In Russ.).
- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2002. Nemoral forests in the North-West of European Russia. II. Types of lime, maple, ash and elm forests. – Bot. Zhurn. 87(2): 48–61 (In Russ.).
- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2004a. Sphagnum-spruce forests in European Russia. – Bot. Zhurn. 89 (5): 734–748 (In Russ.).

- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2004b. Wood sorrel spruce forests in European Russia. — *Bot. Zhurn.* 89 (10): 1573–1587 (In Russ.).
- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2007. Lime grass and meadow foxtail meadows in the North-Western European Russia. — *Bot. Zhurn.* 92(1): 29–41 (In Russ.).
- Vasilevich V.I., Shchukina K.V. 2001. Alder forests of the North-West of European Russia. — *Bot. Zhurn.* 86(3): 15–26 (In Russ.).
- Vasilevich V.I., Smagin V.A. 2007. On the boundary between wet meadows and fens. — *Bot. Zhurn.* 92(8): 1161–1174 (In Russ.).
- Volkova E.A., Makarova M.A., Khramtsov V.N. 2007. Forest vegetation. — In: *Environment and biological diversity of Berezovye islands archipelago (The Gulf of Finland)*. St. Petersburg. P. 70–94 (In Russ.).
- Voskresenskaya A.E. Konevets (Konevitsa). — In: *Ladozhskiyе ostrova*. Petrozavodsk, 2018. P. 34–48 (In Russ.).
- Vyyavleniye i obsledovaniye biologicheskikh tsennykh lesov na Severo-Zapade Evropeyskoi chasti Rossii. 2009. Vol. 1. [Survey of biologically valuable forests in North-Western European Russia]. St. Petersburg. 238 p. (In Russ.).
- Zinserling Yu.D. 1932. *Geographiya rastitelnogo pokrova Severo-Zapada evropeiskoi chasti SSSR*. — *Tr. Geomorph. inst. Ser. Fiz.-geogr.* [Geography of vegetation in the North-West of the European part of the USSR. — *Proc. Geomorph. Inst. Ser. Physical-geog.*]. Moscow. V. 4. 377 p. (In Russ.).

ОРИГИНАЛЬНЫЕ  
СТАТЬИРАЗВИТИЕ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА У *EUPHORBIA MYRSINITES*  
И *E. KOMAROVIANA* (EUPHORBIACEAE)© 2021 г. Г. Е. Титова<sup>1,\*</sup>, М. А. Ньюкалова<sup>1</sup><sup>1</sup> Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН  
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

\*e-mail: galina\_titova@mail.ru

Поступила в редакцию 17.11.2020 г.

После доработки 18.01.2021 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

В результате изучения процессов мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка у *Euphorbia komaroviana* и *E. myrsinites* установлено, что оба вида имеют множественный археспорий, многоклеточный спорогенный комплекс и Polygonum-тип развития женского гаметофита. Выявлено большое сходство в реализации этих процессов: преобразование большинства спорогенных клеток в мегаспороциты, их вступление в мейоз и его завершение (с образованием множества тетрад или триад мегаспор); дальнейшее формирование обычно единственного зародышевого мешка; сходная организация яйцевого аппарата, центральной клетки; длительное сохранение антипод. Различия касаются, главным образом, поведения антипод (деления клеток у *E. myrsinites*, их отсутствие у *E. komaroviana*), а также способности семязачатка *E. komaroviana* к спорадическому формированию нескольких зародышевых мешков на базе многоклеточного спорогенного комплекса. Подтвержден вывод об отсутствии связи между числом клеток археспория и типом развития зародышевого мешка у видов *Euphorbia*. Внесено уточнение в предполагаемую зависимость между поведением антипод и типом развития зародышевого мешка у видов рода *Euphorbia*: длительность функционирования антипод может быть более связана не с типом развития женского гаметофита, а с большей активностью халазального гаустория эндосперма и массивностью структур халазальной части семязачатка. Подтверждено преобладание моноспорического Polygonum-типа развития в подроде *Esula* Pers. рода *Euphorbia* L., к которому относятся исследованные виды (*E. komaroviana* – секция *Holophyllum*, *E. myrsinites* – секция *Myrsiniteae*, выделенные в результате молекулярно-филогенетического анализа; Riina et al., 2013).

**Ключевые слова:** *Euphorbia*, подрод *Esula*, *Euphorbia komaroviana*, *E. myrsinites*, молекулярная филогения, семязачаток, археспорий, зародышевый мешок, антиподы

DOI: 10.31857/S0006813621050057

Подрод *Esula* Pers. – один из 4 подродов рода *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae), выделенных (наряду с подродами *Athymalus* Neck. ex Rchb. (= *Rhizanthium* (Boiss.) Wheeler), *Euphorbia* и *Chamaesyce* Raf.) на основании молекулярно-филогенетического анализа (Steinmann, Porter, 2002; Bruyys et al., 2006; Horn et al., 2012). Недавно система подрода *Esula* была существенно пересмотрена с использованием ядерных (ITS) и хлоропластных (ndhF) маркеров (Geltman et al., 2011; Geltman, 2013; Riina et al., 2013). На основании построения филогенетического древа выделены 21 секция, объем и признаки которых в ряде случаев существенно отличаются от принятых ранее (Prokhanov, 1949, 1964, и др.). Две из них – секции *Lathyris* Dumort. и *Lagasciae* Lázaro, образуют базальные клады, а остальные секции объединены в две крупные продвинутые клады: клада I – секции *Holophyllum* (Prokh.) Prokh. и *Helioscopia* Dumort., клада II –

секции *Myrsiniteae* (Boiss.) Lojac., *Pithyusa* (Raf.) Lázaro, *Tithymalus* (Gaertn.) Roep., *Paralias* Dumort., *Esula* (Pers.) Dumort. и др. (всего 17 секций). Новая молекулярно-филогенетическая система подрода *Esula* нуждается в проверке и осмыслении с использованием различных признаков, в том числе эмбриологических, которые, как известно, в силу их высокой консервативности широко используются при решении спорных вопросов систематики и филогении растений (Poddubnaya-Arnoldi, 1982; Johri et al., 1992; Tokuoka, Tobe, 1995, 2002; Kamelina, 2009, и др.).

Одним из важных эмбриологических признаков, традиционно используемых в систематике растений, является тип развития женского гаметофита (зародышевого мешка). Род *Euphorbia* (как и ряд других родов сем. Euphorbiaceae) относится к числу таксонов, характеризующихся зна-



чительным разнообразием этого признака – выявлено наличие моно-, би- и тетрапорических типов развития, причем это разнообразие свойственно, в первую очередь, его подроду *Esula* (Vinogradova, 2017). Предварительный анализ данных по распределению этого признака среди видов данного подрода показал, что тетрапорические типы (Peneae-, Fritillaria-, Plumbagella- и другие) отмечены у видов его наиболее крупной секции *Helioscopia*, а биспорический (Allium-тип) – в нескольких небольших секциях (*Lagascae*, *Patellares* (Prokh.) Frajman, *Aphyllis* Webb et Berthel.). Моноспорический Polygonum-тип (наиболее распространенный у видов данного подрода) встречается в пределах разных секций, в том числе (наряду с тетрапорическими типами) и в секции *Helioscopia* (см. также Vinogradova, 2017). Важно отметить, что секция *Helioscopia*, в которой концентрируются тетрапорические типы, относится к крупной продвинутой кладе I подрода *Esula*, а секции *Patellares* и *Aphyllis* с биспорическим типом – к его крупной продвинутой кладе II. Базальные клады проявляют гетерогенность: Polygonum-тип – в секции *Lathyris*, Allium-тип – в секции *Lagascae*. Для дальнейшего анализа тенденций в распределении признака “тип развития зародышевого мешка” среди видов подрода *Esula* рода *Euphorbia*, а также понимания направлений его эволюции в пределах данного подрода, необходимо вовлечение в исследование большего числа видов: из известных для него примерно 480 видов около 440 видов остаются не изученными в этом отношении. Особенно слабо изучены виды секций, лежащих в основании или близко к основанию его молекулярно-филогенетического древа. Среди видов базальных клад (*Lathyris*, *Lagascae*) развитие женского гаметофита изучено лишь у *Euphorbia lathyris* Dumort. (монотипная секция *Lathyris*) (Modilewski, 1910, 1911) и *E. lagascae* Spreng. (секция *Lagascae*, 3 вида) (D’Amato, 1946). Виды же секций клад I и II, расположенных наиболее близко к этим двум базальным кладам – секций *Holophyllum* и *Myrsiniteae* (27 и 16 видов, соответственно), являются практически не изученными.

Цель настоящей работы – выявление типа развития зародышевого мешка у *Euphorbia myrsinites* L. из секции *Myrsiniteae* и *E. komaroviana* из секции *Holophyllum* подрода *Esula* рода *Euphorbia* L., расположенных вблизи его базальных секций *Lathyris* и *Lagascae*, но контрастирующих по принадлежности к двум разным крупным продвинутым кладам (II и I, соответственно).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

*Euphorbia myrsinites* (молочай миртолистный) и *E. komaroviana* (молочай Комарова) являются многолетними травами, у *E. myrsinites* с лежаю-

щими, обычно зимующими побегами и очередными суккулентными листьями, а у *E. komaroviana* с прямостоячими стеблями и очередными листьями мезофильной природы. Оба вида характеризуются наличием особых соцветий-циатиев и плодов-регма (характерных для всех видов рода *Euphorbia*). *E. myrsinites* встречается в Юго-Западной и Юго-Восточной Европе, Юго-Западной Азии (Турция, Иран), на Кавказе и в Крыму; цветет в апреле, повторно – в июне. *E. komaroviana* произрастает в горных лесах Дальнего Востока, в Манчжурии, также описан в районе Владивостока; цветет с середины апреля по вторую половину мая (Prokhanov, 1949; Radcliffe-Smith, Tutin, 1968; Geltman, 2016).

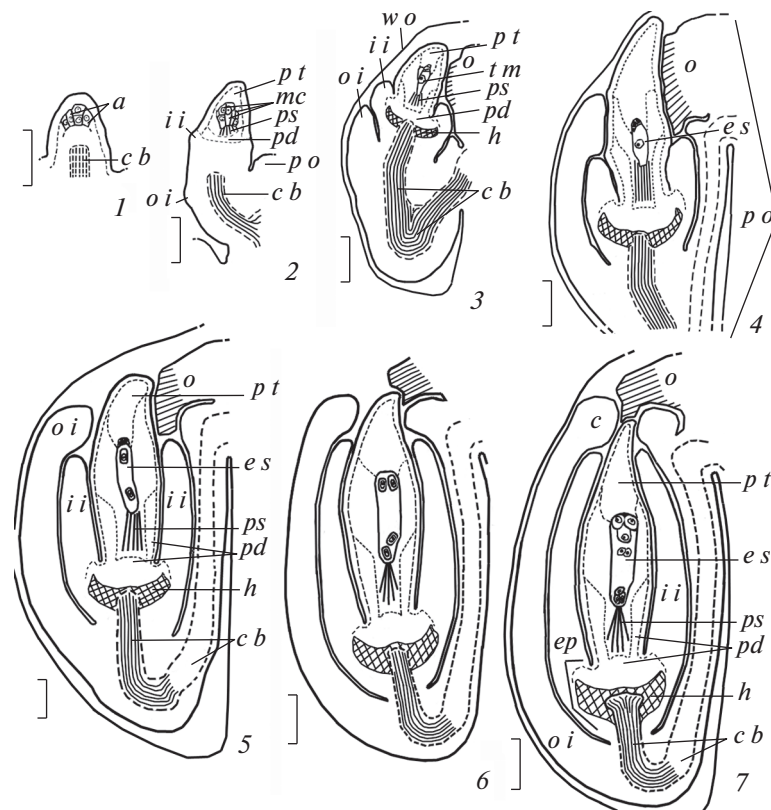
Материал по *Euphorbia myrsinites* и *E. komaroviana* (семязачатки и завязи на разных стадиях развития) собирали в условиях естественного произрастания (окр. Никитского Ботанического сада Национального научного центра РАН, г. Ялта, Крым и Ботанического сада-института ДВО РАН, г. Владивосток, Приморский край, соответственно), в апреле–начале мая 2015 г. Дополнительно, материал по *E. myrsinites* был также собран на территории Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН), в июне–июле 2016 и 2017 гг.

Собранный материал фиксировали в смеси FAA (70%-ный этанол : формалин : концентрированная уксусная кислота = 100 : 7 : 7). Постоянные препараты готовили по общепринятой цитозембриологической методике (Pausheva, 1980). Срезы толщиной 12 мкм получали на микротоме Microm HM 325 (Carl Zeiss, Germany) и окрашивали сафранином и алциановым синим; анализ препаратов и микрофото съемку осуществляли на микроскопе Axioplan2 с ПО AxioVision (Carl Zeiss, Germany).

Структуры базальной части нуцеллуса семязачатка описывали в соответствии с типизацией И.И. Шамрова (Shamrov, 2008).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Гинецей** у *Euphorbia myrsinites* и *E. komaroviana* синкарпный, из 3 плодолистиков. Завязь трехгнездная, в каждом гнезде формируется по одному семязачатку. Примордии семязачатков закладываются на центрально-угловых плацентах почти одновременно с примордиями плодолистиков. Однако, в дальнейшем рост плодолистиков опережает рост семязачатков, а плацента подвергается интеркалярному росту с образованием колончатого выроста, верхушка которого разрастается с образованием трех плацентарных obturatorов. Вследствие интеркалярного роста плаценты семязачатки, исходно занимающие в плодолистиках пазушное положение, оказываются распо-



**Рис. 1.** Развитие семязчатка *Euphorbia myrsinites*, схематизировано.

1–7 – строение семязчатка на стадиях заложения археспория (1), формирования мегаспороцитов (2); тетрады мегаспор (3), функциональной мегаспоры (4), 2-ядерного (5), 4-ядерного (6) и сформированного зародышевого мешка (7); *a* – археспорий, *c* – карункула, *cb* – проводящий пучок, *ep* – эндопахихалаза, *es* – зародышевый мешок, *ii* – внутренний интегумент, *h* – гипостаза, *mc* – мегаспороциты, *o* – обтуратор, *oi* – наружный интегумент, *pd* – подиум, *ps* – постамент, *po* – плацентарный вырост, *pt* – париетальная ткань, *wo* – стенка завязи (объяснения в тексте). Масштабная линейка: 50 мкм.

**Fig. 1.** Ovule development in *Euphorbia myrsinites* (schematized).

1–7 – ovule structure at the stages of laying down archesporium (1), formation of megasporocytes (2), tetrads of megaspores (3), functional megaspore (4), 2-nucleate (5), 4-nucleate (6) and formed embryo sac (7); *a* – archesporium, *c* – caruncle, *cb* – conductive band, *ep* – endopachychalaza, *es* – embryo sac, *ii* – inner integument, *h* – hypostase, *mc* – megasporocytes, *o* – obturator, *oi* – outer integument, *pd* – podium, *ps* – postament, *po* – placenta outgrowth, *pt* – parietal tissue, *wo* – wall of ovary (see the text for explanations). Scale bars – 50  $\mu$ m.

женными на верхушке плацентарного выроста; при этом они несколько смещаются на боковую поверхность обтуратора, приобретая гемитропное положение – с расположением оси микропиле-халаза почти параллельно поверхности плаценты (рис. 1, 1–7).

**Развитие семязчатка у *E. myrsinites* и *E. komaroviana*** осуществляется в целом сходно; оно схематично проиллюстрировано нами на примере *E. myrsinites*. В ходе него происходит заложение и рост основных структур семязчатка – нуцеллуса, интегументов, халазы, гипостазы, рафе и фуникулуса. Сформированные семязчатки гемитропные, красинуцеллятные, битегмальные, с коротким фуникулусом; ось микропиле-халаза ориентирована под углом в 25° к плаценте и в области микропиле изогнута к обтуратору. Нуцеллус се-

мязчатка имеет отчетливую зональность строения, проявляющуюся в его дифференциации на структуры, свойственные семязчаткам красинуцеллятного типа – многослойную париетальную ткань и нуцеллярный колпачок, образующие в апикальной части нуцеллуса массивную клювовидную структуру, и хорошо выраженные постамент и подиум в его базальной части. Для семязчатка характерно нетипичное положение гипостазы и окончания массивного проводящего пучка рафе – внутри основания внутреннего интегумента (рис. 1, 1–7), что, очевидно, связано с формированием в нем эндопахихалазы – структуры, закладывающейся в семязчатке, но наиболее отчетливо выявляющейся лишь в ходе развития семени (подробнее, см. Titova et al., 2018a, 2019). Морфогенетический механизм возникно-

вения эндопахихалазы в семязачатке пока остается неясным и явится предметом отдельного исследования. Следует также отметить, что, несмотря на единую общую схему формирования, сформированные семязачатки *E. myrsinites* и *E. komaroviana* различаются по массивности структур, особенно базальной части – несколько меньшей у *E. myrsinites*, чем у *E. komaroviana* (см. Titova et al., 2019).

**Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Euphorbia myrsinites*.** На самых ранних этапах развития в субэпидермальном слое апекса примордия семязачатка *E. myrsinites* дифференцируется комплекс инициальных клеток, которые далее делятся периклинально, отделяя наружу будущие клетки археспория, а внутрь – клетки, производные которых в дальнейшем войдут в состав базальной части нуцеллуса и внутренних областей халазы и фуникулуса (рис. 1, 1; 2, 1). Клетки археспория расположены в один слой, причем 2 из них, по-видимому, лежат в центре примордия семязачатка, а остальные – по окружности. По мере роста примордия клетки археспория также подвергаются периклинальным делениям, с отделением слоя спорогенных и париетальных клеток (рис. 2, 2). Далее спорогенные клетки вновь делятся периклинально, с образованием массивного комплекса спорогенных клеток (рис. 2, 3), после чего происходит их постепенное преобразование в мегаспороциты (рис. 2, 4). Формирование спорогенного комплекса завершается на стадии инициации в семязачатке интегументов и начала дифференциации базальной зоны нуцеллуса на постамент и подиум. Спорогенный комплекс состоит из 16–18 клеток, лежащих в два слоя (4 клетки в 2 яруса в центре, остальные – в 2 яруса, по окружности), при этом деления париетальных клеток на этой стадии еще не наблюдаются (рис. 1, 2; 2, 5a, b).

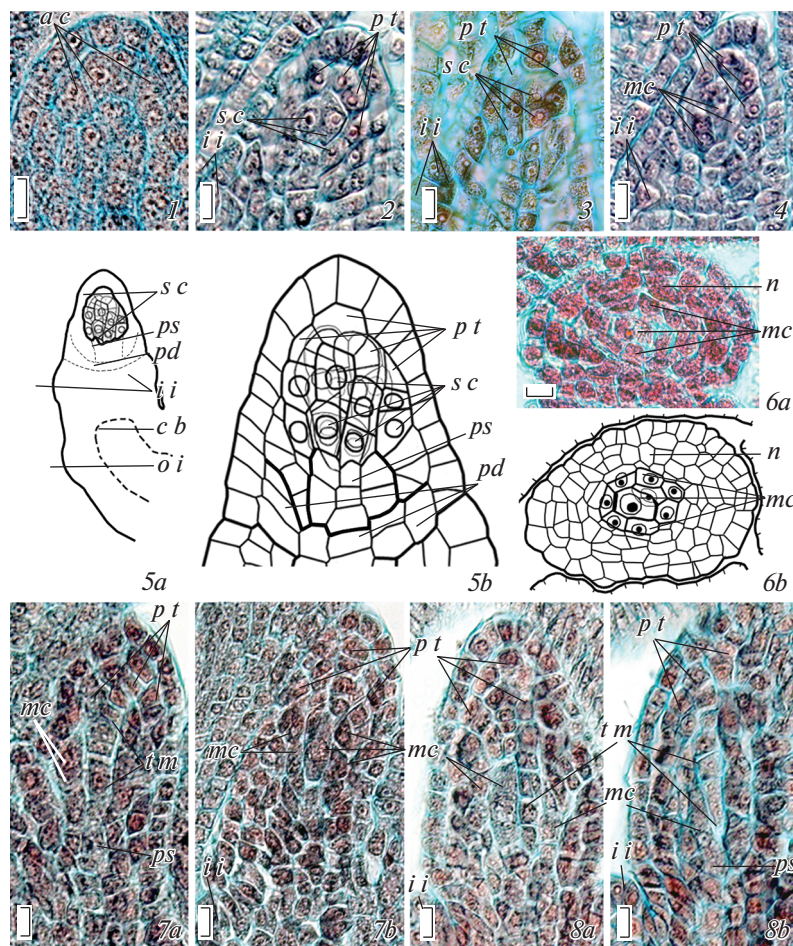
Преобразование спорогенных клеток в мегаспороциты происходит неравномерно – наибольшему удлинению подвергаются, в первую очередь, клетки верхнего центрального яруса, занимающего в семязачатке осевое положение, а остальные отстают в развитии. При этом развивающиеся мегаспороциты уплощаются из-за уплощения нуцеллуса в его билатеральной плоскости (рис. 2, 4, 6a, b). Эти же клетки первыми вступают в мейоз, каждое из двух последовательных делений которого сопровождается заложением клеточных перегородок, с образованием сначала диады, а затем тетрады или триады мегаспор линейного или Т-образного типа, что свидетельствует о моноспорическом типе развития. Тетрады мегаспор, формирующиеся из верхних центральных мегаспороцитов, наблюдаются уже на стадии образования в семязачатках примордиев интегументов (рис. 1, 3; 2, 7a–8b), тогда как тетрады, формирующиеся из остальных мегаспоро-

цитов (иногда лишь диады) – на стадии частичного обрастания нуцеллуса интегументами (рис. 3, 1a–c). Характерно, что процесс мейоза сопряжен с активацией дальнейших делений клеток париетальной ткани и латеральной части нуцеллуса, толщина которых заметно увеличивается (число слоев клеток постамента и подиума почти не меняется). При этом в цитоплазме клеток париетальной ткани и мегаспороцитов появляются мелкие сферические включения (рис. 3, 1b, c).

После образования тетрад мегаспор начинается формирование зародышевого мешка, обычно единственного, возникающего на базе одной из тетрад мегаспор верхнего центрального яруса. Функциональной является халазальная мегаспора, которая подвергается удлинению (остальные мегаспоры дегенерируют). Ее ядро занимает центральное положение, а в цитоплазме формируются мелкие вакуоли, и сохраняется присутствие сферических включений (рис. 1, 4; 3, 1c, 2). После первого митотического деления образуется 2-ядерный зародышевый мешок, ядра которого расходятся к противоположным полюсам. Толщина париетальной ткани на этой стадии возрастает до 10–11 слоев клеток. Одновременно происходит рост числа слоев клеток постамента и подиума; внутренний интегумент достигает почти середины нуцеллуса, а наружный – обрастает внутренний. На этой стадии в нуцеллусе еще различимы остальные тетрады и диады мегаспор, остановившиеся в развитии и проявляющие начальные признаки лизиса (рис. 1, 5; 3, 3a–c).

Затем ядра зародышевого мешка на каждом полюсе претерпевают еще два митотических деления, после чего происходит процесс клеткообразования (рис. 1, 6, 7). Сформированный зародышевый мешок 7-клеточный, 8-ядерный: 3 клетки на микропиллярном полюсе (яйцевой аппарат), 3 – на халазальном (антиподальный аппарат) и расположенная между ними центральная клетка с двумя полярными ядрами. В ходе этих стадий развития число слоев париетальной ткани почти не увеличивается, однако существенно возрастает массивность постамента, подиума и латеральной части нуцеллуса; наружный интегумент полностью обрастает нуцеллус, при этом его апикальная часть расширяется с образованием карункулы, однако внутренний интегумент еще не достигает верхушки нуцеллуса. Эти тенденции сохраняются и в ходе созревания зародышевого мешка (рис. 4, 1a) и прогамной фазы, в процессе которой внутренний интегумент, однако, также обрастает верхушку нуцеллуса (рис. 4, 2a).

В ходе созревания зародышевого мешка его клетки постепенно приобретают характерные черты специализации. На ранних стадиях развития клетки яйцевого аппарата начинают увеличиваться в размерах и подвергаться вакуолизации, с



**Рис. 2.** Мегаспорогенез в семязчатке *Euphorbia myrsinites*.

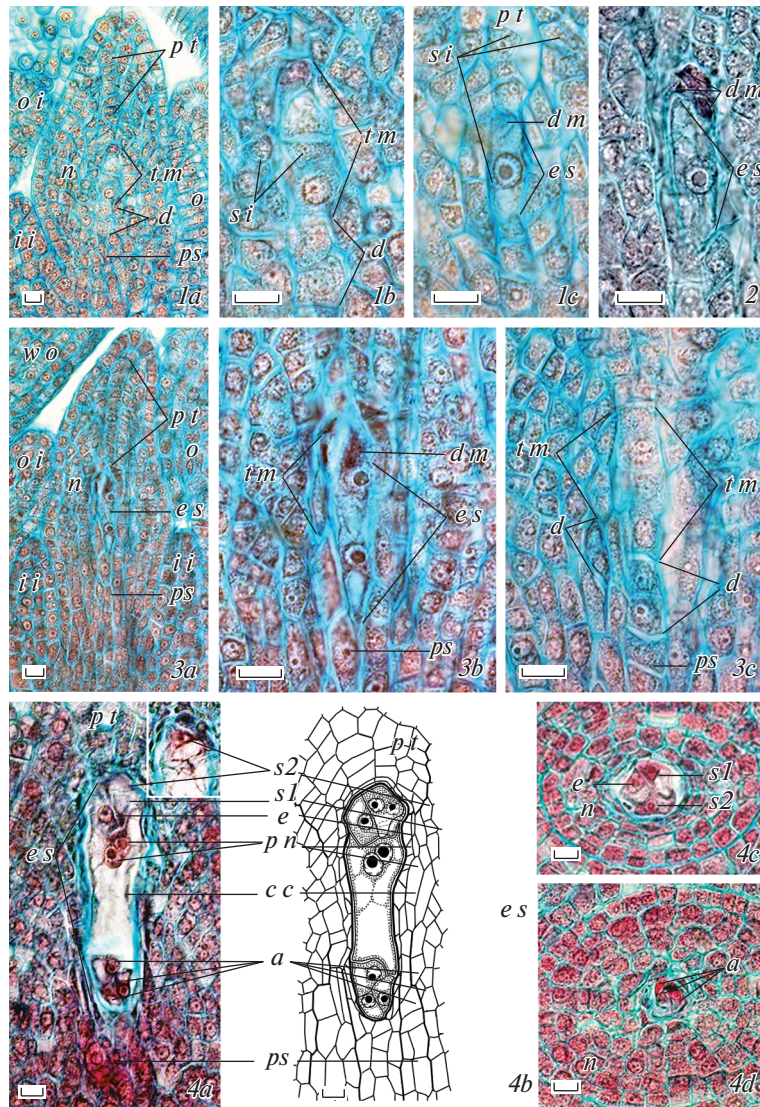
1 – строение археспория, 2, 3 – спорогенных клеток (до и после их периклиальных делений, с образованием двух ярусов клеток), 4 – мегаспороцитов, 5a, b – семязчатка на стадии формирования многоклеточного спорогенного комплекса (5a – общий вид, схематизировано, 5b – спорогенный комплекс, объемная реконструкция), 6a, b – основной развивающийся мегаспороцит в окружении менее развитых мегаспороцитов, 7a, b, 8a, b – множественные мегаспороциты, вступающие в мейоз, и тетрады мегаспор (1–5b, 7a, b – продольные срезы семязчатки в дорсивентральной плоскости, 8a, b – в его билатеральной плоскости, 6a, b – поперечные срезы); ac – археспориальные клетки, cb – проводящий пучок, ii – внутренний интегумент, mc – мегаспороциты, n – нуцеллус, oi – наружный интегумент, pd – подиум, ps – постамент, pt – парietальная ткань, sc – спорогенные клетки, tm – тетрады мегаспор (объяснения в тексте). Масштабная линейка – 10 мкм.

**Fig. 2.** Megasporogenesis in the ovule of *Euphorbia myrsinites*.

The structure: 1 – of archesporium, 2, 3 – of sporogenous cells (before and after their periclinal divisions, with formation of two cell tiers), 4 – of megasporocytes, 5a, b – of ovule at the stage of many-celled sporogenous complex formation (5a – general view, schematized, 5b – sporogenous complex, 3D-reconstruction); 6a, b – main developing megasporocyte surrounded by less developed ones, 7a, b, 8a, b – multiple megasporocytes entering into meiosis and tetrads of megaspores (1–5b, 7a, b – longitudinal sections of ovule in dorsoventral plane, 8a, b – in bilateral plane, 6a, b – cross sections); ac – archesporial cells, cb – conductive band, ii – inner integument, mc – megasporocytes, n – nucellus, oi – outer integument, pd – podium, ps – postament, pt – parietal tissue, sc – sporogenous cells, tm – tetrads of megaspores (see the text for explanations). Scale bars – 10 μm.

приобретением ими характерной поляризации: расположение ядра в базальной, а вакуоли – в апикальной части синергид, а наоборот – расположение ядра в апикальной, а вакуоли – в базальной части яйцеклетки. Клетки яйцевого аппарата расположены типично: яйцеклетка имеет боковое положение, синергиды лежат одна под другой, прилегая основанием к его микропиллярному полюсу (при просмотре в профиль, на продоль-

ном тангенциальном срезе семязчатки). Антиподы имеют близкую взаимную топографию, но с некоторыми отличиями – боковое положение верхней клетки и осевое двух нижних, лежащих бок о бок и на большем удалении от верхней клетки (обратно Т-образное положение); при этом верхняя и одна из двух нижних клеток антипод находятся в контакте с центральной клеткой. В центральной клетке полярные ядра сближаются

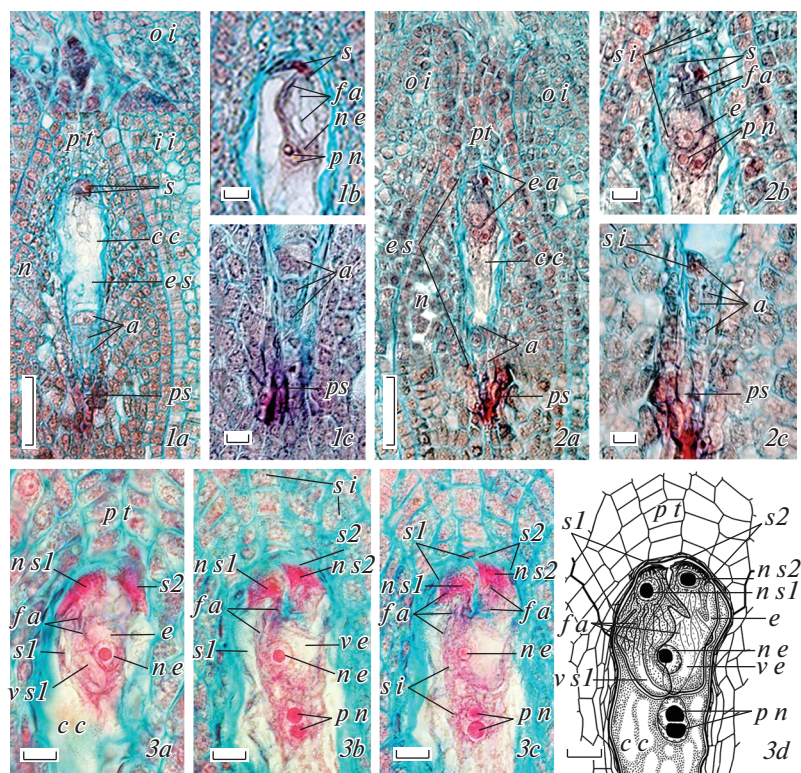


**Рис. 3.** Развитие зародышевого мешка у *Euphorbia myrsinites*.

*1a* – нуцеллус с тетрадами мегаспор по окончании мейоза, *1b, c* – тетрады с начальными (*1b*) и явными (*1c*) признаками дегенерации нефункциональных мегаспор, *2* – растущая функциональная мегаспора, *3a* – нуцеллус с 2-ядерным зародышевым мешком, *3b* – тот же зародышевый мешок в окружении дегенерирующих тетрад мегаспор, увеличено, *3c* – другие тетрады и диады мегаспор в разной степени дегенерации на следующем срезе (*1a–3c* – продольные срезы семязачатка в дорсивентральной плоскости), *4a–d* – строение сформированного зародышевого мешка на продольном срезе в билатеральной плоскости семязачатка (*4a, b*) и на поперечных срезах на уровне яйцевого аппарата (*4c*) и антипод (*4d*); *a* – антиподы, *cc* – центральная клетка, *d* – диада, *dm* – дегенерирующие мегаспоры, *e* – яйцеклетка, *es* – зародышевый мешок, *oi* – наружный интегумент, *pn* – полярные ядра, *sl, s2* – синергиды, *si* – сферические включения, остальные обозначения – см. рис. 1 (объяснения в тексте). Масштабная линейка, мкм: *1a, 3a* – 50, *1b* – 2, *3b–4d* – 10.

**Fig. 3.** Development of embryo sac in *Euphorbia myrsinites*.

*1a* – nucellus with tetrads of megaspores at the completion of the meiosis, *1b, c* – tetrads with first (*1b*) and clear (*1c*) signs of degeneration of non-functional megaspores, *2* – growing functional megaspore, *3a* – nucellus with 2-nucleate embryo sac, *3b* – the same embryo sac surrounded by degenerating tetrads of megaspores, enlarged, *3c* – other tetrads and dyads with different degree of degeneration on next section (*1a–3c* – longitudinal sections of ovule in dorsoventral plane), *4a–d* – the structure of formed embryo sac at the longitudinal section in ovule bilaterally (*4a, b*) and at cross sections at the level of egg apparatus (*4c*) and antipodals (*4d*); *a* – antipodals, *cc* – central cell, *d* – dyad, *dm* – degenerating megaspores, *e* – egg cell, *es* – embryo sac, *oi* – outer integument, *pn* – polar nuclei, *sl, s2* – synergids, *si* – spherical inclusions, for the other designations see Fig. 1 (see the text for explanations). Scale bars,  $\mu\text{m}$ : *1a, 3a* – 50, *1b* – 2, *3b–4d* – 10.



**Рис. 4.** Поздние стадии развития зародышевого мешка у *Euphorbia myrsinites*.

1a–2c – строение зрелого зародышевого мешка до (1a–c) и в ходе (2a–c) прогамной фазы: 1a, 2a – общий вид зародышевого мешка, 1b, 2b – его яйцевого и 1c, 2c – антиподального аппарата, 3a–d – яйцевого аппарата перед вхождением пыльцевых трубок в нуцеллус (3a–c – его последовательные срезы, 3d – объемная реконструкция), продольные срезы семязачатка в его дорсивентральной (1a–b) и билатеральной (2a–3d) плоскости; fa – нитчатый аппарат, ne – ядро яйцеклетки, nsl – ядро первой синергиды, ns2 – ядро второй синергиды, vs1 – вакуоль первой синергиды, vs2 – вакуоль второй синергиды, ve – вакуоль яйцеклетки, остальные обозначения – см. рис. 1 и 2 (объяснения в тексте). Масштабная линейка, мкм: 1a, 2a – 50, 1b–c, 2b–3d – 10.

**Fig. 4.** Late stages of embryo sac development in *Euphorbia myrsinites*.

1a–2c – the structure of mature embryo sac before (1a–c) and during (2a–c) of progamous phase: 1a, 2a – general view of embryo sac, 1b, 2b – of its egg apparatus, and 1c, 2c – of antipodals, 3a–d – egg apparatus prior to entering of pollen tubes into the nucellus (3a–c – its sequential sections, 3d – 3D-reconstruction), longitudinal sections of ovule in its dorsoventral (1a–b) and bilateral (2a–3d) planes; fa – filiform apparatus, ne – nucleus of egg cell, nsl – nucleus of 1st synergid, ns2 – nucleus of 2nd synergid, vs1 – vacuole of 1st synergid, vs2 – vacuole of 2nd synergid, ve – vacuole of egg cell, for the other designations see Figs. 1 and 2 (see the text for explanations). Scale bars,  $\mu\text{m}$ : 1a, 2a – 50, 1b–c, 2b–3d – 10.

возле яйцевого аппарата, при этом ее цитоплазма имеет сетчато-лучевую вакуолизацию (рис. 3, 4a, b). На поперечных срезах зародышевого мешка видно, что синергиды облегают яйцеклетку с двух сторон (рис. 3, 4c), тогда как в антиподах этого не наблюдается, вследствие отмеченной специфики их взаимоположения (рис. 3, 4d).

На стадии зрелого зародышевого мешка и в прогамной фазе его клетки приобретают окончательные черты специализации, связанные с подготовкой к оплодотворению (рис. 4, 1a, 2a). Клетки яйцевого аппарата становятся значительно крупнее. В яйцеклетке сильно увеличивается объем базальной вакуоли. Синергиды выравниваются по длине с яйцеклеткой, в их основании формируются хорошо развитые зубовидные выросты и нитчатый аппарат; в зауженной апикальной ча-

сти вакуоль приобретает овальную форму, причем выросты нитчатого аппарата проникают и в тонкий слой цитоплазмы, лежащий вокруг вакуоли. Для центральной клетки характерно сохранение положения полярных ядер (без слияния, в контакте друг с другом, вблизи яйцевого аппарата) и характера вакуолизации (рис. 4, 1b, 2b, 3a–d). Существенные изменения происходят и в антиподах. Верхняя антиподальная клетка становится заметно крупнее и вакуолизированнее двух остальных, более узких клеток антипод, нередко двуядерной. Следует также отметить, что на этой стадии развития нами наблюдался другой – линейный, вариант положения антипод, при котором лишь их верхняя, более крупная клетка граничит с центральной клеткой гаметофита (рис. 4, 1c). Это может указывать либо на возможность нали-

чия у *E. myrsinites* двух различных вариантов топографии антипод на стадии сформированного зародышевого мешка, либо на ее изменение в ходе развития (вследствие сужения халазального конца зародышевого мешка и его внедрения в постамент). В ходе прогамной фазы (при росте пыльцевых трубок в столбике) клетки антипод претерпевают еще более значительные изменения. Их нижние клетки подвергаются дополнительным делениям, тогда как верхняя клетка сохраняет свою форму и двуядерность (рис. 4, 2c). В результате, антиподальный аппарат у *E. myrsinites* становится 4–5-клеточным и функционирует в ходе оплодотворения, дегенерируя лишь на начальных этапах развития ценоцитного эндосперма (см. также Titova et al., 2019).

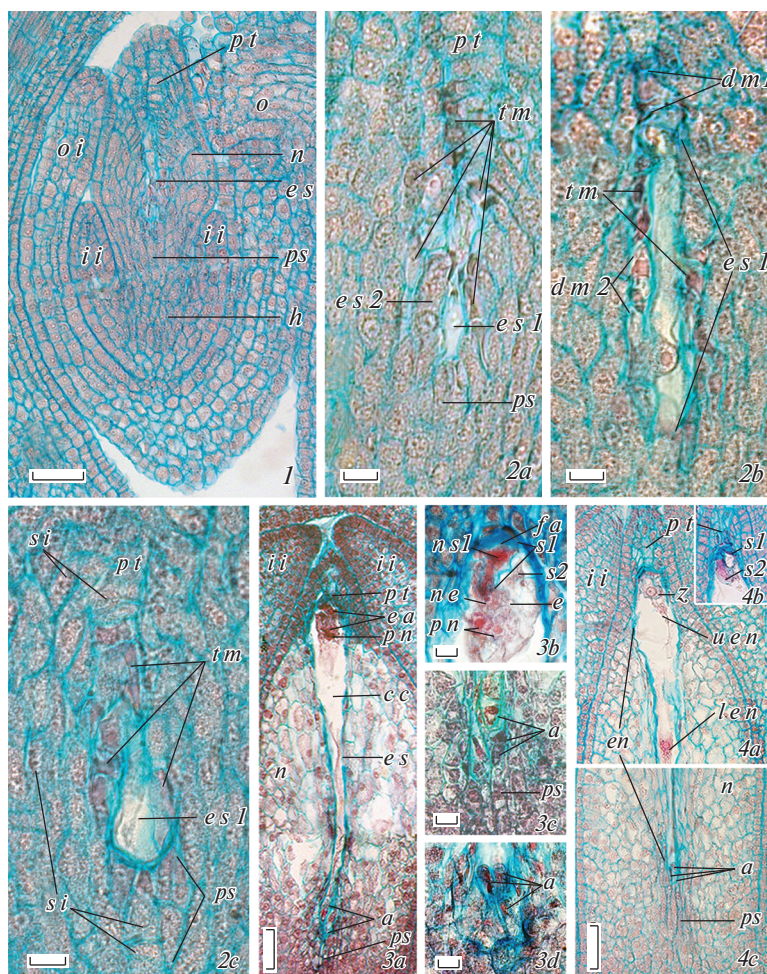
Следует также отметить, что в ходе развития зародышевого мешка (после стадии 2-ядерного ценоцита) клетки нуцеллуса в области прилегания к зародышевому мешку начинают подвергаться лизису, причем лизис затрагивает и остановившиеся в развитии дополнительные тетрады мегаспор. Особенно активно этот процесс осуществляется в латеральной области нуцеллуса, а также в клетках постамента (в области контакта с антиподами), что проявляется в интенсивном специфическом окрашивании сафранином как содержащего клеток постамента, так и их ослизняющихся стенок, вследствие чего они становятся утолщенными, что позволяет предположить в них наличие апопластного транспорта метаболитов. Лизис клеток париетальной ткани (в области прилегания к гаметофиту) становится активным несколько позднее — к стадии сформированного зародышевого мешка. Отмеченные изменения также сопровождаются продолжением накопления сферических включений — как в клетках самого гаметофита, так и в клетках нуцеллуса, особенно в его париетальной ткани (рис. 3, 4a; 4, 1b, c, 2b, c, 3c).

Таким образом, по совокупности признаков (моноспорический, биполярный, 3-митозный) тип развития зародышевого мешка у *E. myrsinites* следует отнести к Polygonum-типу развития, по классификации И.Д. Романова (Romanov, 1971). В то же время, развитие зародышевого мешка у данного вида характеризуется рядом специфических особенностей, в частности, увеличением числа клеток антипод в ходе его созревания и прогамной фазы, а также числа ядер в их отдельных клетках, вследствие чего зрелый зародышевый мешок становится 8–9-клеточным, 8–10-ядерным.

**Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Euphorbia komaroviana*.** Самая ранняя стадия развития, которую мы наблюдали у *E. komaroviana* — семязачаток на стадии окончания мейоза в мегаспороцитах и начала формирования зародышево-

го мешка. Семязачаток на этой стадии имеет примерно то же строение, что и у *E. myrsinites*. Его внутренний интегумент достигает уровня нижней трети нуцеллуса, а наружный интегумент обрастает внутренний интегумент; париетальная ткань 10–11-слойная; в подиуме и постаменте идут активные деления клеток (рис. 5, 1). В центре нуцеллуса уже присутствует 2-ядерный зародышевый мешок, а по бокам от него — многочисленные тетрады мегаспор, также лежащие в два яруса (рис. 5, 2a–c). Ядра в 2-ядерном зародышевом мешке расположены на его противоположных полюсах; выше него расположены дегенерирующие мегаспоры (рис. 5, 2b). Большинство тетрад мегаспор линейного типа и находятся в состоянии дегенерации, хотя в отдельных из них халазальные мегаспоры претерпевают развитие (рис. 5, 2a). Общее число тетрад мегаспор в семязачатке *E. komaroviana* на этой стадии развития было близким к таковому *E. myrsinites* (16–18), хотя характер их взаимного положения выяснять не удалось. Это свидетельствует о формировании в семязачатке данного вида на ранних стадиях развития множественного археспория, а также большого числа спорогенных клеток (спорогенного комплекса) и мегаспороцитов (как и у *E. myrsinites*).

Дальнейшее развитие зародышевого мешка у *E. komaroviana* также во многом сходно с таковым *E. myrsinites*, хотя имеются и некоторые отличия. Сформированный зародышевый мешок у этого вида также 7-клеточный 8-ядерный (яйцевой аппарат, центральная клетка с 2 полярными ядрами, 3 клетки-антиподы); его клетки имеют тот же характер специализации. Однако зародышевый мешок *E. komaroviana* является более длинным и узким, чем у *E. myrsinites*, а его антиподальный аппарат в процессе специализации не подвергается дополнительным делениям и остается 3-клеточным (рис. 5, 3a–d), причем наблюдалось два варианта топографии его клеток — линейная и Т-образная (рис. 5, 3c, d). Последний факт делает более предпочтительной версию о двух разных исходных вариантах топографии этих клеток и у *E. myrsinites*. В то же время, антиподы в зародышевом мешке *E. komaroviana*, как и у *E. myrsinites*, продолжают функционировать в ходе прогамной фазы и на первых этапах развития ценоцитного эндосперма (рис. 5, 4a–c), после чего подвергаются дегенерации. Еще одна особенность — способность отдельных семязачатков *E. komaroviana* к реализации развития нескольких гаметофитов. В частности, в некоторых сформированных семязачатках наблюдалось присутствие 3 зародышевых мешков — один полностью развитый, с функциональными клетками, второй — развитый, но с признаками дегенерации клеток, третий — недоразвитый, в стадии 4-ядерного ценоцита; при этом полностью развитый мешок находился в контакте и с париетальной тканью, и с постамен-



**Рис. 5.** Развитие зародышевого мешка у *Euphorbia komaroviana*.

1 – семязчаток на стадии 2-ядерного зародышевого мешка, 2a–c – последовательные срезы нуцеллуса с 2-ядерным зародышевым мешком и множественными тетрадами мегаспор (дегенерирующими или с развивающейся халазальной мегаспорой), 3a–d – зародышевый мешок в прогамной фазе (3a – общий вид, 3b – яйцевой аппарат и 3c, d – антиподы с линейным и Т-образным расположением), 4a, b – последовательные срезы микропиллярной части зародышевого мешка на стадии зиготы, 4c – его халазальная часть с сохраняющимися антиподами; en – эндосперм, es 1 – основной, 2-ядерный зародышевый мешок, es 1 – зародышевый мешок, развивающийся из дополнительной тетрады мегаспор, len – нижнее ядро эндосперма, uen – его верхнее ядро, z – зигота, остальные обозначения – см. рис. 1–3 (объяснения в тексте). Масштабная линейка, мкм: 1a, 3a, 4a–c – 50, 2a–c, 3b–d – 10.

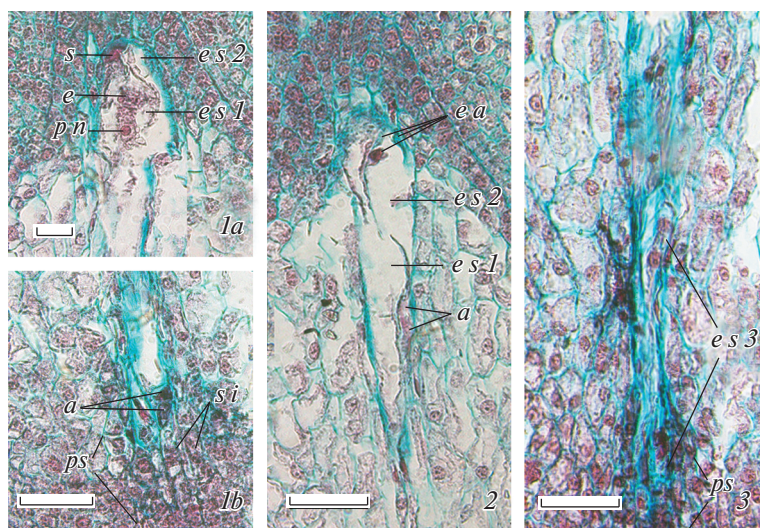
**Fig. 5.** Development of embryo sac in *Euphorbia komaroviana*.

1 – ovule at the stage of 2-nucleate embryo sac, 2a–c – sequential sections of its nucellus with 2-nucleate embryo sac and multiple tetrads of megasporae, degenerating or with developing chalazal megaspore, 3a–d – embryo sac in progamous phase (3a – general view, 3b – egg apparatus, 3c, d – antipodals with linear and T-shaped arrangement), 4a, b – sequential sections of embryo sac micropylar part at the stage of zygote, 4c – its chalazal part with preserving antipodals; en – endosperm, es 1 – main 2-nucleate embryo sac, es 1 – embryo sac developing from megaspore of additional tetrad, len – lower nucleus of endosperm, uen – its upper nucleus, z – zygote, for the other designations see Figs. 1–3 (see the text for explanations). Scale bars,  $\mu\text{m}$ : 1a, 3a, 4a–c – 50, 2a–c, 3b–d – 10.

том нуцеллуса (рис. 6, 1a, b), второй (с признаками дегенерации) – лишь в контакте с париетальной тканью (рис. 6, 2), третий (4-ядерный) – лишь в контакте с постаментом (рис. 6, 3). Характерно, что эта особенность развития семязчатка коррелирует у *E. komaroviana* с достижением к моменту оплодотворения несколько большей массивности структур его халазальной части (по сравнению с *E. myrsinites*; см. Titova et al., 2019), а

также с некоторой спецификой структуры постаamenta. Клетки постаamenta, контактирующие с антиподами, не приобретают специфического окрашивания сафранином ни на одной из стадий развития зародышевого мешка(-ов), а для их цитоплазмы характерно накопление сферических включений (рис. 5, 2b, c; 6, 1b), что не свойственно постаменту *E. myrsinites*. Для остальных зон нуцеллуса характерны те же закономерности развития.





**Рис. 6.** Формирование нескольких зародышевых мешков в семязчатке *Euphorbia komaroviana*.

1a–3 – последовательные срезы нуцеллуса одного и того же сформированного семязчатка, иллюстрирующие развитие в нем 3 зародышевых мешков одновременно: 1a–b – полностью развитого (зрелого), 2 – развитого, но с дегенерирующими клетками и 3 – недоразвитого, 4-ядерного зародышевого мешка (1a – микропиллярная, 2b – халазальная часть полости развитого зародышевого мешка); es1 – полностью развитый зародышевый мешок, es2 – развитый зародышевый мешок, но с признаками дегенерации клеток, es3 – 4-ядерный зародышевый мешок, остальные обозначения – см. рис. 1–4 (объяснения в тексте). Масштабная линейка – 50 мкм.

**Fig. 6.** Formation of several embryo sacs in the ovule of *Euphorbia komaroviana*.

1a–3 – sequential sections of the nucellus from the same ovule to illustrate a simultaneous development of 3 embryo sacs: 1a–b – wholly developed (mature) embryo sac, 2 – developed embryo sac, but with degenerating cells, and 3 – undeveloped 4-nucleate embryo sac (1a – micropylar, 2b – chalazal part of fully developed embryo sac); es1 – wholly developed embryo sac, es2 – developed embryo sac, but with the signs of degeneration, es3 – 4-nucleate embryo sac, for the other designations see Figs. 1–4 (see the text for explanations). Scale bars – 50 μm.

Таким образом, развитие зародышевого мешка *E. komaroviana* (как и у *E. myrsinites*) соответствует моноспорическому Polygonum-типу. Однако вследствие отсутствия делений клеток антипод в ходе их специализации, зрелый зародышевый мешок данного вида является 7-клеточным 8-ядерным, хотя его антиподы также сохраняются до первых этапов развития эндосперма. Отдельным семязчаткам *E. komaroviana* свойственна способность к формированию нескольких зародышевых мешков, что коррелирует с определенной спецификой развития структур семязчатка.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Как отмечено выше, род *Euphorbia* относится к числу таксонов цветковых растений, характеризующихся значительным разнообразием типов развития зародышевого мешка, и издавна привлекает внимание эмбриологов в связи с проблемой классификации и эволюции женского гаметофита (Battaglia, 1947, 1989; Maheshwari, 1948, 1950; Romanov, 1971; Chaturvedi, Dalal, 2000; Pechenitsyn, 2002, и многие др.). У видов данного рода отмечено наличие как моноспорических, так и би- и тетрапорических типов развития зародышевого мешка. Среди моноспорических типов

выявлен Polygonum-тип, среди биспорических – Allium-тип, а среди тетрапорических – Peneaea-, Fritillaria-, Chrysanthemum cinerariaefolium-, Chrysanthemum parthenium- и Plumbagella-типы. Интересно, что все “отклоняющиеся” типы до сих пор описаны лишь у видов подрода *Esula* рода *Euphorbia*, выделенного на основании молекулярно-филогенетического анализа (Geltman, 2013, 2016; Riina et al., 2013). Согласно обобщениям Г.Ю. Виноградовой (Vinogradova, 2017), биспорический Allium (= Scilla)-тип обнаружен у *E. mauritanica* (Ventura, 1933), *E. characias*, *E. amygdaloides* (D’Amato, 1939) и *E. lagascae* (D’Amato, 1946), тетрапорические типы – у *E. procera*, *E. palustris* (Peneaea-тип; Modilewski, 1909; 1911), *E. dulcis* (Fritillaria-тип, Carano, 1925, 1926; Cesca, 1961; Kapil, 1961), *E. bivonae*, *E. acanthothamnus* (Chrysanthemum cinerariaefolium-тип; Cesca, 1966) и *E. epithymoides* (Chrysanthemum cinerariaefolium-, Chrysanthemum parthenium-, Plumbagella- и Fritillaria-типы одновременно; Cesca, 1969). Анализ распределения признака “тип развития зародышевого мешка” среди видов подрода *Esula* (по системе Riina et al., 2013), проведенный тем же автором (Vinogradova, 2017), показал, что тетрапорические типы сконцентрированы в его наиболее крупной секции *Helioscopia*, тогда как биспорические –

в небольших секциях: *Patellares* (*E. characias*, *E. amygdaloides*), *Aphyllis* (*E. mauritanica*) и *Lagascae* (*E. lagascae*) (табл. 1). У остальных изученных видов подрода *Esula* (по данным автора – 23 вида из 33 изученных в целом) выявлен *Polygonum*-тип.

Эти обобщения можно также дополнить несколькими положениями:

Во-первых, из 21 секции подрода *Esula* в отношении развития женского гаметофита изучены представители лишь 11 секций. Это – отдельные виды секций *Lathyris* и *Lagascae*, представляющих базальные клады его молекулярно-филогенетического древа, ряд видов секции *Helioscopia* из продвинутой клады I, а также секций *Pithyusa*, *Pachycladae*, *Exiguae*, *Paralias*, *Arvaes*, *Patellares*, *Aphyllis* и *Esula* из продвинутой клады II (табл. 1).

Во-вторых, моноспорический *Polygonum*-тип развития женского гаметофита, свойственный большинству изученных видов подрода *Esula*, отмечен как в его базальной кладе *Lathyris* (*E. lathyris* – монотипная секция *Lathyris*), так и во многих секциях обеих продвинутых клад (I, II). Тетраспорические типы (наряду с моноспорическим) отмечены в продвинутой кладе I, включающей секции *Helioscopia* и *Holophyllum*, причем концентрация тетраспорических типов в секции *Helioscopia* подтверждается и недавними данными по *E. soongarica*, структура зрелого зародышевого мешка которого с высокой степенью вероятности позволяет говорить о наличии у этого вида также Ренае-типа развития женского гаметофита (Titova et al., 2018a). Биспорический же *Allium*-тип отмечен преимущественно у видов продвинутой клады II (секции *Patellares*, *Aphyllis*), хотя также и в базальной кладе *Lagascae* (с единственной секцией *Lagascae*), причем наличие моно- и тераспорических типов в секции *Lagascae* пока не установлено (табл. 1).

В третьих, выявленные тенденции в распределении признака “тип развития зародышевого мешка” среди крупных клад молекулярно-филогенетического древа подрода *Esula* представляют интерес, поскольку эти клады отражают две основные и разные линии его эволюции – мезофильную (клада I) и ксерофильную (клада II) линии (Geltman, 2013, 2016; Riina et al., 2013). Этот интерес усиливается и тенденциями в распределении этого признака в пределах более мелких клад, в частности, приуроченностью тетраспорических Ренае- (*E. procera*, *E. palustris*) и *Fritillaria*-типов (*E. epithymoides*, *E. dulcis*) развития зародышевого мешка к двум разным и более мелким кладам секции *Helioscopia* (Vinogradova, 2017). Однако эти тенденции нуждаются в проверке: данные по многим видам отсутствуют, а по ряду видов – нуждаются в уточнении (*Polygonum*- или *Allium*-тип у *E. spinosa*; Donati, 1913; Cesca, 1963). Особый интерес в этом отношении представляют виды

секций, расположенных вблизи основания молекулярно-филогенетического древа подрода *Esula*, но контрастирующих по принадлежности к его разным продвинутым кладам, и в частности, практически не изученных видов секций *Holophyllum* и *Myrsiniteae* (клады I и II, соответственно). Некоторые стадии развития зародышевого мешка были изучены у *E. myrsinites* из секции *Myrsiniteae* (Schweiger, 1905), но тип его развития не установлен.

Проведенное исследование показало, что *E. komaroviana* (секция *Holophyllum*) и *E. myrsinites* (секция *Myrsiniteae*) характеризуются наличием *Polygonum*-типа развития зародышевого мешка (моноспорического, биполярного, 3-митозного), причем оба вида обладают большим сходством в закономерностях его возникновения и развития.

Черты сходства проявляются:

- в заложении на ранних стадиях развития семязачатка множественного археспория, дальнейшем формировании из него массивного комплекса спорогенных клеток, образующихся путем периклинальных делений клеток исходно единственного слоя с организацией двух ярусов клеток (не менее 16 клеток в целом);

- в преобразовании большинства спорогенных клеток в мегаспороциты, их последующем вступлении в мейоз и его завершении, при этом *E. myrsinites* характеризуется асинхронным развитием мегаспороцитов: удлинению и вступлению в мейоз подвергаются, в первую очередь, осевые центральные мегаспороциты верхнего яруса (*E. komaroviana*, очевидно, свойственна та же закономерность);

- в образовании в результате мейоза множества линейных или Т-образных тетрад (триад) мегаспор, из которых, однако, дальнейшее развитие, как правило, претерпевает единственная тетрада мегаспор, функциональной из которых является халазальная мегаспора;

- в организации (по завершении 3 циклов митотических делений) 7-клеточного 8-ядерного сформированного зародышевого мешка;

- в общей организации клеток яйцевого аппарата и центральной клетки зрелого зародышевого мешка (расположение вакуоли в базальной части яйцеклетки, а ядра – в ее апикальной части, и, наоборот – вакуоли в апикальной части синергид, а ядра – в базальной части; наличие хорошо развитого нитчатого в синергидах; сближение полярных ядер центральной клетки возле яйцевого аппарата; два варианта расположения антипод).

В то же время, исследованные нами виды проявляли и определенные различия, главным образом, в развитии их антиподального аппарата. У *E. myrsinites* клетки антипод в процессе созревания зародышевого мешка подвергаются дополнительным делениям (с цитокинезом, реже без

**Таблица 1.** Степень изученности видов подрода *Euphorbia* по признаку “тип развития зародышевого мешка” и распределение этого признака в пределах его разных клад  
**Table 1.** Level of knowledge of the character “type of embryo sac development” in the *Euphorbia* subgenus *Esula* species and its distribution within its different clades

Клада Clade	Секция Section	Число видов Number of species	Число изучен- ных видов Number of species studied	Виды с моноспори- ческим типом развития Species with monosporic type of development	Виды с биспо- рическим ти- пом развития Species with bisporic type of development	Виды с тетраспори- ческим типом развития The species with tetrasporic type of development	
<i>Lathyris</i>	<i>Lathyris</i> Dumort.	1	1	<i>E. lathyris</i> L. (Modilewski, 1910, 1911)			
<i>Lagascae</i>	<i>Lagascae</i> Lázaro	3	1		<i>E. lagascae</i> Spreng. (D'Amato, 1946)		
<b>I</b>	<i>Holophyllum</i> (Prokh.) Prokh.	27	0				
	<i>Helioscopia</i> Dumort.			<i>E. altissima</i> Boiss., <i>E. spinosa</i> L. (?) (Donati, 1913), <i>E. coralloides</i> L., <i>E. helioscopia</i> L. (Modilewski, 1910, 1911; Bhalla, 1941), <i>E. hyberna</i> L., <i>E. melitensis</i> Parl. (Cesca, 1963, 1967), <i>E. pilosa</i> L. (Singh, Jane, 1965), <i>E. pubescens</i> Vahl. (= <i>E. hirsuta</i> L.) (D'Amato, 1939), <i>E. platyphyllis</i> L. (Schurhoff, 1924), <i>E. peltata</i> Roxb. (= <i>E. stricta</i> L.) (Mukherjee, 1965)		<i>E. procera</i> M. Bieb., <i>E. palustris</i> L. (Modilewski, 1909; 1911; Vино- gradova, 2017), <i>E. dulcis</i> L. (Carano, 1925; Cesca, 1961; Kapil, 1961), <i>E. bivonae</i> Steud., <i>E. acan- thoanthos</i> Heldr. & Sart. ex Boiss. (Cesca, 1966), <i>E. epithymoides</i> L. (Cesca, 1969), <i>E. soongarica</i> Boiss. (?) (Titova et al., 2018)	
<b>II</b>	<i>Myrsiniteae</i> (Boiss.) Lojac.	16	0				
	<i>Pithyusa</i> (Raf.) Lázaro	53	3	<i>E. gerardiana</i> Jacq. (= <i>E. segueriana</i> Neck. (Modilewski, 1910, 1911), <i>E. falcata</i> L., <i>E. pithyusa</i> L. (D'Amato, 1939)			
	<i>Sclerocyathium</i> (Prokh.) Prokh.	9	0				
	<i>Calyptratae</i> Geltman	2	0				
	<i>Chylogala</i> (Fourr.) Prokh.	4	0				
	<i>Szovitsiae</i> Geltman	1	9				
	<i>Patellares</i> (Prokh.) Frajman	15	2		<i>E. characias</i> L., <i>E. amygdaloides</i> L. (D'Amato, 1939)		

Таблица 1. Окончание

Клада Clade	Секция Section	Число видов Number of species	Число изучен- ных видов Number of species studied	Виды с моноспори- ческим типом развития Species with monosporic type of development	Виды с биспо- рическим ти- пом развития Species with bisporic type of development	Виды с тетраспори- ческим типом развития The species with tetrasporic type of development
	<i>Herpetorrhizae</i> (Prokh.) Prokh.	12	0			
	<i>Guyoniana</i> Molero et Riina	1	0			
	<i>Pachycladae</i> (Boiss.) Tutin	2	2	<i>E. dendroides</i> L., <i>E. terracina</i> L. (D'Amato, 1946)	–	–
	<i>Biumbellatae</i> Molero et Riina	3	0			
	<i>Exiguae</i> (Geltman) Riina et Molero	5	2	<i>E. exigua</i> L. (D'Amato, 1946), <i>E. dracunculoides</i> Lam. (Mukherjee, 1961)		
	<i>Aphyllis</i> Webb et Berthel.	23	1		<i>E. mauritanica</i> L. (Ventura, 1933)	
	<i>Paralias</i> Dumort.	12	2	<i>E. paralias</i> L., <i>E. segetalis</i> L. (D'Amato, 1939, 1946)		
	<i>Tithymalus</i> (Gaertn.) Roep.	35	0			
	<i>Arvales</i> (Geltman) Geltman	6	1	<i>E. maddenii</i> Boiss. (Bhanwra, 1987)		
	<i>Esula</i> (Pers.) Dumort.	98	6	<i>E. salicifolia</i> Host., <i>E. cyparissias</i> L., <i>E. virgata</i> Waldst. et Kit., <i>E. lucida</i> Waldst. et Kit. (Modilewski, 1910, 1911; Vinogradova, 2017), <i>E. oreophila</i> Miquel. (= <i>E. rothiana</i> Spreng.) (Srivastava, 1952; Gopinath, Gopalkrishnan, 1949), <i>E. esula</i> L. (Carmichael, Selbo, 1990)		

цитокинеза), вследствие чего зрелый зародышевый мешок этого вида становится 8–9-клеточным, 8–10-ядерным. У *E. komaroviana* этого явления не наблюдается, его зрелый зародышевый мешок остается 7-клеточным, 8-ядерным. Следует, однако, отметить, что, несмотря на различия в структуре антиподального аппарата, для обоих видов характерна относительно длительная продолжительность его функционирования (вплоть до стадии зиготы и первых делений ядра первичной клетки эндосперма). Кроме того, у *E. komaroviana* спорадически наблюдалось формирование нескольких дополнительных зародышевых мешков, которые развивались из дополнительных тетрад мегаспор и находились в сформированном семязачатке на разных стадиях развития.

Сопоставление полученных результатов с литературными данными по развитию зародышевого мешка Polygonum-типа у других видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* показало, что последним также свойственно наличие линейных или Т-образных тетрад мегаспор, с функциональной халазальной мегаспорой (*E. virgata*, *E. lucida*, Modilewski, 1911; Vinogradova, 2017; *E. rothiana*, Srivastava, 1952; *E. pilosa*, Singh, Jain, 1965; *E. maddenii*, Bhanwra, 1987, и др.). Аналогичные типы тетрад мегаспор выявлены и у видов других подродов рода *Euphorbia* с этим типом зародышевого мешка (см. обзор Vinogradova, 2017). В то же время, множественный археспорий, с последующим образованием спорогенного комплекса, выявлен лишь у отдельных видов подрода *Esula* с Polygonum-типом зародышевого мешка: *E. pilosa* из секции *Helioscopia* (хотя и с небольшим числом клеток – 2–3; Singh, Jain, 1965), *E. dendroides* из секции *Pachycladae* и *E. exigua* из секции *Exigua* (D'Amato, 1946). У остальных таких видов отмечен 1-клеточный археспорий, иногда с 2 клетками (*E. lathyris*, *E. lucida*, Modilewski, 1910, 1911; *E. pithyusa*, D'Amato, 1939, и др., см. также обзор Vinogradova, 2017). Характерно, что множественный археспорий, а также многоклеточный спорогенный комплекс (до 5–6 клеток) был описан, главным образом, у видов с би- и тетрапорическими типами развития зародышевого мешка (*E. procera*, *E. palustris*, Modilewski, 1909, 1911; *E. dulcis*, Carano, 1925; *E. mauritanica*, Ventura, 1933). В связи с этим, некоторые ранние авторы (Modilewski, 1909, 1911; D'Amato, 1939) полагали, что он свойственен главным образом видам с этими типами гаметофита. Однако это предположение не нашло подтверждения ни в работе Виноградовой (Vinogradova, 2017), ни в нашем исследовании. В частности, у *E. virgata* из секции *Esula* с Polygonum-типом зародышевого мешка, археспорий которой был ранее охарактеризован как одноклеточный (изредка 2-клеточный; Modilewski, 1911), было обнаружено формирование 3–4 клеток археспория (на центральных срезах семязачатка) и до 12 клеток спорогенного комплекса, лежащих в два слоя (Vinogradova, 2017). При этом, по данным автора (Vinogradova, 2017), каждая из спорогенных клеток вступает в мейоз, хотя и асинхронно, и потенциально способна к образованию зародышевого мешка, но преимущественное развитие обычно получает единственная тетрада мегаспор, образуемая из верхнего слоя спорогенных клеток с центральным положением. Аналогичные наблюдения сделаны нами и по *E. komaroviana* и *E. myrsinites* из секций *Holophyllum* и *Myrsiniteae*, отличие состоит лишь в несколько большем числе клеток их спорогенного комплекса (до 16–18).

Не менее интересен и другой аспект развития зародышевого мешка у *E. komaroviana* и *E. myrsinites*, связанный с поведением их антиподального аппарата – его длительным функционированием у обоих видов и даже вторичным увеличением числа клеток у *E. myrsinites*. Согласно Виноградовой (Vinogradova, 2017), эфемерность антипод является типичным признаком большинства исследованных видов рода *Euphorbia* с моно- и биспорическими типами развития зародышевого мешка. Длительное функционирование антипод отмечено лишь у отдельных видов с моноспорическим Polygonum-типом развития гаметофита, а также у большинства видов с тетрапорическими типами развития, сконцентрированными в секции *Helioscopia* (Modilewski, 1910; Cesca, 1966, 1969), причем у видов с Penaea-типом (*E. procera*, *E. palustris*) антиподы представлены халазальной группой клеток зародышевого мешка. Однако, несмотря на важность этой информации, заключение о связи поведения антипод с типом зародышевого мешка у видов рода *Euphorbia*, по-видимому, является несколько преждевременным. Генезис антипод у многих видов не всегда прослежен полностью, а многие данные весьма противоречивы.

Так, для многих видов секции *Helioscopia* с Polygonum-типом развития гаметофита из кланды I подрода *Esula*, действительно, приводятся сведения об эфемерности антипод (*E. coralloides*, *E. helioscopia* – Modilewski, 1910, 1911; Bhalla, 1941; *E. pubescens* Vahl (= *E. hirsuta* L.) – D'Amato, 1939; *E. peltata* Roxb. (= *E. stricta* L.) – Mukherjee, 1965). В то же время, у *E. helioscopia*, судя по рисункам некоторых авторов, антиподы присутствуют в организованном зародышевом мешке и разрушаются лишь в ходе оплодотворения (Singh, 1969: рис. 1, 2); у *E. pubescens* на рисунке взрослого гаметофита антиподы также изображены без видимых признаков дегенерации (D'Amato, 1939)<sup>1</sup>, у *E. oreophylla* Miquel. (приоритетное название

Так, для многих видов секции *Helioscopia* с Polygonum-типом развития гаметофита из кланды I подрода *Esula*, действительно, приводятся сведения об эфемерности антипод (*E. coralloides*, *E. helioscopia* – Modilewski, 1910, 1911; Bhalla, 1941; *E. pubescens* Vahl (= *E. hirsuta* L.) – D'Amato, 1939; *E. peltata* Roxb. (= *E. stricta* L.) – Mukherjee, 1965). В то же время, у *E. helioscopia*, судя по рисункам некоторых авторов, антиподы присутствуют в организованном зародышевом мешке и разрушаются лишь в ходе оплодотворения (Singh, 1969: рис. 1, 2); у *E. pubescens* на рисунке взрослого гаметофита антиподы также изображены без видимых признаков дегенерации (D'Amato, 1939)<sup>1</sup>, у *E. oreophylla* Miquel. (приоритетное название

<sup>1</sup> Понятия “организованный” и “взрослый” зародышевый мешок даны в формулировке авторов (Singh, 1969; D'Amato, 1939, соответственно), но очевидно, следует понимать как “зрелый” зародышевый мешок.

*E. rothiana* Spreng.), по данным одних авторов, антиподы эфемерны (Gopinath, Gopalkrishnan, 1949), хотя по данным других, длительно сохраняются (Srivastava, 1952). Для *E. pilosa* указано лишь, что антиподы в зародышевом мешке вскоре дезинтегрируют, хотя время их дегенерации — до или после оплодотворения, не уточняется (Singh, Jain, 1965).

У большинства видов клады II (как с моноспорическим, так и биспорическими типами развития гаметофита) также отмечена эфемерность антипод: *E. dendroides*, *E. terracina*, *E. exigua*, *E. mauritanica*, *E. characias*, *E. amygdaloides* (Ventura, 1933; D'Amato, 1939, 1946), *E. dracunculoides* (Mukherjee, 1961), *E. esula* (Carmichael, Selbo, 1999), *E. virgata* (Modilewski, 1910; Vinogradova, 2017), и др. Исключение составляют *E. myrsinites* из секции *Myrsiniteae* и *E. falcata* из секции *Pithyusa* с моноспорическим Polygonum-типом гаметофита, у которых антиподы дегенерируют после оплодотворения. У *E. falcata* они сохраняются до стадии двухклеточного зародыша (D'Amato, 1939), а у *E. myrsinites* — до стадии зиготы, причем *E. myrsinites* свойственно их вторичное размножение (настоящее исследование), что впервые отмечено для видов *Euphorbia*. В то же время, у *E. pithyusa* var. *ovalifolia* из секции *Pithyusa* с тем же типом развития гаметофита, отмечена эфемерность антипод (D'Amato, 1939). Несколько противоречивы данные по *E. maddenii* из секции *Arvales*, расположенной почти на вершине филогенетического древа подрода *Esula*: его антиподы одновременно характеризуются и как эфемерные, и как дегенерирующие вскоре после оплодотворения (Bhanwra, 1987).

Данные по видам базальных секций *Lathyris* и *Lagascae* также свидетельствуют об их гетерогенности по признаку длительности функционирования антипод. У *E. lathyris* из секции *Lathyris* с Polygonum-типом развития женского гаметофита отмечена эфемерность антипод (Modilewski, 1910; Titova et al., 2018b), тогда как у *E. lagascae* из секции *Lagascae* с биспорическим Allium-типом развития — их сохранение до стадии зиготы и образования нескольких пар ядер в ценоцитном эндосперме (D'Amato, 1946).

В целом, однако, несмотря на имеющиеся противоречия, создается впечатление о большей продолжительности жизни антипод у видов клады I (особенно у видов секции *Helioscopia* с тетраспорическими типами развития гаметофита) и их преимущественной эфемерности у видов клады II, хотя это заключение также нуждается в проверке. Обращает на себя внимание и тот факт, что изученным видам базальных клад (*Lagascae*), а также расположенных близко к ней секций *Holophyllum* (клада I), *Myrsiniteae* и *Pithyusa* (клада II,

сестринские секции), независимо от типа развития женского гаметофита, свойственно длительное сохранение антипод — также как и многим видам секции *Helioscopia* (клада I). Этот факт позволяет полагать, что продолжительность функционирования антипод у видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* все же является признаком, имеющим определенную таксономическую приуроченность, но напрямую не связанным с типом развития их женского гаметофита, а вероятно более обусловленным другими факторами. Известно, что антиподы являются передаточными клетками, участвующими в транспорте метаболитов из структур базальной части нуцеллуса и халазы (гипостаза, проводящего пучка рафе/фуникулуса) в халазальную часть зародышевого мешка и передающими их в его центральную клетку — родоначальницу первичной клетки эндосперма. При этом антиподы часто участвуют не только в активном транспорте веществ (благодаря образованию протуберанцев клеточных стенок), но и в их переработке и синтезе (Zhukova, Batygina, 2002). Аналогичную функцию по мере деструкции антипод приобретает и халазальная часть эндосперма, которой также нередко свойственно образование гаусториев (Zhukova, 2006). У видов с долго сохраняющимися антиподами эндосперм не образует гаусториев, тогда как в случае эфемерных антипод халазальные гаустории эндосперма обычно формируются (Shamrov, 2008).

В этой связи необходимо отметить, что ранее нами было установлено, что видам подрода *Esula* рода *Euphorbia* свойственно формирование халазального гаустория эндосперма, выраженность которого различна у видов разных клад и коррелирует со степенью массивности структур их халазальной части семени (Titova et al., 2018a, 2019). Наиболее крупным гаусторием, с вращающимися в ткани нуцеллуса, обладают изученные виды базальной секции *Lathyris* и секций *Holophyllum* и *Helioscopia* из клады I, что сопряжено с большей массивностью структур халазальной части их семени (подиума, постаменты и гипостаза, входящей в состав эндопахихалазы). Изученным же видам клады II (секции *Myrsiniteae*, *Esula*) свойственно наличие менее развитого гаустория эндосперма (без вращаний в ткани нуцеллуса), что коррелирует у этих видов с меньшей массивностью структур халазальной части семени. При этом среди видов этой клады наиболее крупный гаусторий (с большей изоляцией от остальной части эндосперма, хотя и без вращаний в нуцеллус) и наибольшую массивность структур семени имела *E. myrsinites* из секции *Myrsiniteae*. Не исключено, что большая массивность структур семени у видов секций *Holophyllum*, *Helioscopia* и *Myrsiniteae* обуславливает как большую степень развития ха-

лазального гаустория эндосперма, так и более длительную активность их антипод, хотя генезис антипод у видов секции *Helioscopia* специально не исследовался. В эту зависимость, однако, не укладывается *E. lathyris* из базальной секции *Lathyris* с эфемерными антиподами, но с максимальной среди видов подрода *Esula* массивностью гаустория эндосперма и структур халазальной части семени. Нарушение этой корреляции у *E. lathyris* представляет особый интерес, поскольку он характеризуется рядом уникальных для подрода *Esula* и рода *Euphorbia* морфологических признаков (невскрывающиеся плоды с губчатым перикарпием, перекрестнопарные листья) и предположительно возник в результате интрогрессивной гибридизации (Geltman, 2016). Примечательно также, что антиподы у данного вида, хотя и дегенерируют к моменту оплодотворения, представлены очень крупными, активными клетками на стадии созревания зародышевого мешка (Modilewski, 1911).

С большей массивностью структур халазальной части семени у видов секций *Lathyris*, *Holophyllum* и *Helioscopia* может быть связана и другая особенность развития — способность их семязачатков к одновременному формированию нескольких зародышевых мешков, хотя и не всегда завершающих развитие. Такая способность была обнаружена нами у *E. komaroviana* из секции *Holophyllum* (настоящая работа), а также у ряда других видов клады I из секции *Helioscopia* (*E. pilosa* — Singh, Jain, 1965; *E. palustris*, *E. soongarica* — Titova et al., 2015, 2018a) и *E. lathyris* из секции *Lathyris* (Titova et al., 2018b, 2019). У некоторых видов клады II (*E. dendroides*, секция *Pachycladae* — D'Amato, 1946) в сформированном семязачатке также отмечалось присутствие дополнительных тетрад мегаспор, но без признаков дальнейшего развития. Нельзя, однако, исключать и возможность развития дополнительных зародышевых мешков у *E. myrsinites* из этой же клады (вследствие значительной массивности халазы), что может быть обнаружено при исследовании большего количества семязачатков.

Характерно, что почти во всех отмеченных выше случаях полностью развитые дополнительные зародышевые мешки находились в контакте и с париетальной тканью, и с постаментом нуцеллуса, а недоразвитые зародышевые мешки (чаще на стадии 4-ядерного ценоцита) — в отрыве от париетальной ткани, но в контакте с постаментом. Этот факт не только подтверждает известную важную роль париетальной ткани и базальной части нуцеллуса в снабжении метаболитами развивающихся зародышевых мешков, но и косвенно указывает на соотношение апикального и базального транспорта веществ в ходе их развития. Так,

у *E. virgata* развитие зародышевого мешка Polygonum-типа сопровождается, в первую очередь, деструкцией латеральной и базальной части нуцеллуса (включая прилегающие дополнительные тетрады мегаспор) и лишь затем, начиная со стадии 4-ядерного ценоцита — париетальной ткани (Vinogradova, 2017), что свидетельствует о преимущественно базальном транспорте метаболитов до этой стадии развития. Сходные морфогенетические корреляции отмечены нами и у *E. myrsinites* и *E. komaroviana* с тем же типом развития гаметофита (единственное исключение составляют небольшие различия в числе слоев этих структур и менее интенсивная деструкция париетальной ткани к стадии зрелого зародышевого мешка). При этом для клеток париетальной ткани обоих этих видов характерно накопление особых сферических включений, очевидно, представляющих собой резерв метаболитов, используемых гаметофитом на поздних стадиях развития. Вследствие развития основного зародышевого мешка, образующегося на базе верхнего центрального яруса мегаспороцитов, остальные зародышевые мешки (тетрады мегаспор), в первую очередь, нижнего яруса, удаляются от париетальной ткани, что, по видимому, препятствует поступлению в них необходимых для развития метаболитов (или снижению их количества), и соответственно, завершению их формирования. В этой связи, примечательно, что один из почти полностью развитых зародышевых мешков, но с признаками дегенерации клеток, наблюдаемый нами в семязачатке *E. komaroviana*, находился в контакте лишь с париетальной тканью. Поэтому, к числу факторов, определяющих реализацию потенциалов к развитию дополнительных зародышевых мешков у видов секций *Lathyris*, *Holophyllum* и *Helioscopia* (резерв репродукции, по Batygina, 2014), вероятно, можно отнести не только массивность структур семязачатка, но и необходимость их контакта как с париетальной тканью, так и постаментом. Перспективным подходом — как в этом направлении, так и в дальнейшей разработке вопросов об эволюции археспория и женского гаметофита в пределах подрода *Esula* рода *Euphorbia*, на наш взгляд, является продолжение комплексного сравнительного анализа морфогенетических корреляций в развитии зародышевого мешка и окружающих структур методами световой, флуоресцентной и трансмиссионной электронной микроскопии.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование процессов мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка у *Euphorbia komaroviana* и *E. myrsinites* из секций *Holophyllum* и *Myrsiniteae* подрода *Esula* рода *Euphorbia*, выделенного в результате молекулярно-фи-

логенетического анализа (Geltman, 2013, 2016; Riina et al., 2013), позволило дополнить эмбриологическую характеристику этого подрода, а также наметить предварительные тенденции в распределении признаков в его системе. Так, нами установлено, что оба изученных вида из секций *Holophyllum* и *Myrsiniteae* подрода *Esula*, лежащих вблизи основания молекулярно-филогенетического древа (рядом с базальными секциями *Lathyris* и *Lagascae*), но контрастирующих по принадлежности к двум разным крупным продвинутым кладам (I, II), обладают моноспорическим Polygonum-типом развития зародышевого мешка. Эти данные подтвердили сведения о преобладании этого типа развития гаметофита в подрode *Esula* (Vinogradova, 2017). Его наличие у видов базальной клады *Lathyris* и у большинства изученных видов секций *Holophyllum*, *Myrsiniteae* и *Pithyusa*, лежащих вблизи этой клады, вероятно, также позволяет считать данный тип исходным в подрode *Esula*. Предполагаемые тенденции в приуроченности тетраспорических типов развития к кладе I, а биспорических — к кладе II, пока не нашли подтверждения, однако изучено недостаточное число видов.

Выявлено большое сходство в прохождении процессов мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка Polygonum-типа у *E. komaroviana* и *E. myrsinites*: формирование множественного археспория и многоклеточного спорогенного комплекса; преобразование большинства спорогенных клеток в мегаспороциты, их вступление в мейоз и его завершение с образованием множества линейных или Т-образных тетрад или триад мегаспор; дальнейшее формирование, как правило, единственного зародышевого мешка на базе халазальной мегаспоры одной из тетрад мегаспор; организация 7-клеточного 8-ядерного сформированного зародышевого мешка; сходство в организации его яйцевого аппарата, центральной клетки и длительном сохранении антипод (до стадии зиготы). Различия касаются, главным образом, поведения антипод (деления их клеток и ядер в ходе созревания зародышевого мешка у *E. myrsinites*, приводящие к его 8–9-клеточному, 8–10-ядерному состоянию; их отсутствие у *E. komaroviana*, вследствие чего его зрелый гаметофит остается 7-клеточным 8-ядерным), а также способности *E. komaroviana* к одновременному формированию в семязачатке нескольких зародышевых мешков, возникающих на базе многоклеточного спорогенного комплекса. При этом способность видов рода *Euphorbia* (и его подрода *Esula*) к вторичному размножению клеток антипод показана впервые. Выявленные закономерности, в совокупности с анализом имеющихся литературных данных по этим процессам у

других видов рода *Euphorbia* (на примере подрода *Esula*), позволили нам подтвердить выводы некоторых предыдущих авторов в отношении взаимосвязей между определенными характеристиками развития их зародышевого мешка Polygonum-типа, а также внести в них ряд уточнений.

В частности, нами подтвержден вывод об отсутствии зависимости между числом клеток археспория и типом развития зародышевого мешка у видов *Euphorbia* (Vinogradova, 2017) — в противоположность точке зрения ряда ранних авторов о наличии такой зависимости (развитие зародышевого мешка по моноспорическому типу у видов с одноклеточным археспорием и по тетраспорическому — с многоклеточным археспорием; Modilewski, 1909, 1911; D'Amato, 1939). Кроме того, в результате анализа морфогенетических корреляций в развитии зародышевого мешка и окружающих структур нуцеллуса у этих видов нами внесено уточнение в предполагаемую некоторыми авторами (Vinogradova, 2017) зависимость между типом развития зародышевого мешка у видов рода *Euphorbia* и поведением его антипод (их эфемерность при моно- и биспорическом типах, и относительно длительное сохранение при тетраспорических типах). Так, длительность функционирования антипод у видов подрода *Esula* может быть более связана не с типом развития их гаметофита, а с большей активностью халазального гаустория их эндосперма и массивностью структур халазальной части семязачатка. Это предположение основано на большей приуроченности этих признаков к видам базальных клад подрода *Esula* и клады I, а также данных о функциях антипод — передаточных клеток, участвующих в транспорте метаболитов в халазальную часть развивающегося зародышевого мешка и нередко передающих эти функции после оплодотворения халазальному гаусторию эндосперма (Zhukova, Batygina, 2000; Zhukova, 2006). Однако, эта гипотеза нуждается в проверке с вовлечением в анализ большего числа видов и с применением специальных методов исследования. Большая массивность структур халазальной части семязачатка может обуславливать и реализацию потенциалов к развитию дополнительных зародышевых мешков на базе многоклеточного спорогенного комплекса, отмеченных нами у *E. komaroviana*, а также *E. lathyris* из базальной клады *Lathyris* и многих видов клады I (Singh, Jain, 1965; Titova et al., 2015, 2018a, b, 2019), что также нуждается в проверке.

В целом результаты проведенного анализа закономерностей процессов мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка у видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* ставят под сомнение высказывание некоторых авторов о неперспективности использования этих признаков для сравнения ви-



дов различных подсемейств и внутри подсемейств сем. Euphorbiaceae, а также об общности признака “эфемерность антипод” у всех видов этого семейства (Токуока, Тобе, 1995, 2002). Об этом, в частности, свидетельствуют данные о приуроченности ряда тетраспорических типов развития зародышевого мешка к некоторым мелким, но определенным кладам секции *Helioscopia* подрода *Esula* рода *Euphorbia*, а также данные о длительности функционирования антипод у ряда видов этой секции (Vinogradova, 2017) и наши данные, особенно по *E. myrsinites*.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Г.Ю. Виноградовой, научному сотруднику лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН, и И.И. Шамрову, ведущему научному сотруднику лаборатории анатомии и морфологии растений БИН РАН – за консультации по вопросам развития зародышевого мешка, а также С.В. Шевченко (Никитский ботанический сад РАН) и Е.В. Болтенкову (Ботанический сад-институт ДВО РАН) – за содействие в сборе материала по *E. myrsinites* и *E. komaroviana*.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации” (регистрационный номер АААА-А18-118051590112-8).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Battaglia E. 1947. Divisione eterotipica in cellule somatiche di *Sambucus ebulus* L. – Nuivi Giorn. Bot. Ital. 54: 724–733.
- Battaglia E. 1989. The evolution of the female gametophyte of angiosperms: an interpretative key. – Annali di Botanica 47: 7–144.
- [Batygina] Батыгина Т.Б. 2014. Биология развития растений. Симфония жизни. СПб. 764 с.
- Bhalla V. 1941. Life history of *Euphorbia helioscopia* L. – Abstr. of the Proc. 28th Indian Sci. Congr. III. 161 p.
- Bhanwra P.K. 1987. Embryology of *Euphorbia maddenii* and *Euphorbia nivulia*. – Curr. Sci. 56 (20): 1062–1064.
- Bruyner P.V., Maraya R.J., Hedderston T. 2006. A new subgeneric classification for *Euphorbia* (Euphorbiaceae) in southern Africa based on ITS and psbA-trnH sequence data. – Taxon. 55 (2): 397–420.  
<https://doi.org/10.2307/25065587>
- Carano E. 1925. Sul particolare sviluppo del gametofito femminile di *Euphorbia dulcis* L. – Rendic. della R. Accad. Nazionale dei Lincei. Ser. 6. 1 (11): 633–635.
- Carano E. 1926. Ulteriori osservazioni su *Euphorbia dulcis* L. in rapporto col suo comportamento apomittico. – Ann. Bot. Roma. 17: 50–79.
- Carmichael J.S., Selbo S.M. 1999. Ovule, embryo sac and endosperm development in leafy spurge (*Euphorbia esula*). – Can. J. Bot. 77 (4): 599–610.
- Cesca G. 1961. Ricerche cariologiche ed embriologiche sulle Euphorbiaceae. I. Su alcuni biotipi di *Euphorbia dulcis* L. della Toscana. – Caryologia. 14 (1): 79–96.
- Cesca G. 1963. Ricerche cariologiche ed embriologiche sulle Euphorbiaceae: *Euphorbia spinosa* L. ed *Euphorbia hyberna* L. – Giorn. Bot. Ital. 70 (5–6): 542–543.
- Cesca G. 1966. Cytological and embryological studies in the genus *Euphorbia*. – Giorn. Bot. Ital. 73 (4–6): 276–279.
- Cesca G. 1967. Ricerche citologiche ed embriologiche nel genere *Euphorbia*: *E. melitensis* Parl. – Giom. Bot. Ital. 101: 288–289.
- Cesca G. 1969. Cytological and embryological studies in the genus *Euphorbia*: *Euphorbia epithymoides* L. – Proc. Nat. Inst. Sci. India. 35 (2): 139–152.
- Chaturvedi A., Dalal L.P. 2000. Embryology of *Euphorbia milii* des moul with probable phylogeny of the embryo sacs in Euphorbiaceae. – J. Indian Bot. Soc. 79 (1–4): 143–147.
- D’Amato F. 1939. Ricerche embriologiche e cariologiche sul genere *Euphorbia*. – N.G.B.I. n. s. 46: 470–509.
- D’Amato F. 1946. Osservazioni critiche su alcuni metodi d’impiego della reazione nucleate in citologia, vegetale. – N.G.B.I. n. s. 53: 657–668.
- Donati G. 1913. Ricerche embriologiche sulle Euphorbiaceae. – Annali di Botanica. 11: 395–399.
- [Geltman] Гельтман Д.В. 2013. Молочай (*Euphorbia* L., Euphorbiaceae) Восточной Европы и Кавказа в зеркале новой системы рода. – Turczaninowia. 16 (2): 30–40.
- [Geltman] Гельтман Д.В. 2016. Подрод *Esula* рода *Euphorbia* (Euphorbiaceae): система, филогения, географический анализ: Дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 348 с.
- Geltman D.V., Berry P.E., Riina R., Peirsson J. 2011. Typification and synonymy of the species of *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae) native to the United States and Canada. – J. Bot. Res. Inst. Texas. 5 (1): 143–151.
- Gopinath D.M., Gopalkrishnan K.S. 1949. The ovule and the development of the female gametophyte in *Homonium retusa* Muell. and *Euphorbia oreophila* Miquel. – Am. Midl. Nat. 41 (3): 759–764.
- Horn J.W., van Ee B.W., Morawetz J.J., Riina R., Steinmann V.W., Berry P.E., Wurdack K.J. 2012. Phylogenetics and the evolution of major structural characters in the giant genus *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae). – Mol. Phylogen. Evol. 63 (2): 305–326.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.12.022>
- Johri B.M., Ambegaokar K.B., Srivastava P.S. 1992. Comparative Embryology of Angiosperms. – Springer. Berlin. 1221 p.

- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Т. 1. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- Kapil R.N. 1961. Some embryological aspects of *Euphorbia dulcis* L. — Phytomorphology. 11 (1): 24–36.
- Maheshwari P. 1948. The angiosperm embryo sac. — Bot. Rev. 14: 1–56.
- Maheshwari P. 1950. An Introduction to the Embryology of Angiosperms. — McGraw-Hill. Inc., New York. 453 p.
- Modilewski J. 1909. Zur Embryobildung von *Euphorbia procera*. — Ber. dtsh. bot. Ges. 27: 21–26.
- Modilewski J. 1910. Weitere Beiträge zur Embryobildung einiger Euphorbiaceen. — Ber. Deutsch Bot. Gesells. 28: 413–418.
- Modilewski J. 1911. Die anomale Embryosackentwicklung bei *Euphorbia palustris*. — Ber. Deutsch. Bot. Gesells. 29: 430–436.
- Mukherjee P.K. 1961. Embryology of two Euphorbiaceae. — Proc. Nat. Acad. Sci. India. (B). 53: 217–229.
- Mukherjee P.K. 1965. Contribution to the embryology of *Euphorbia peltata* Roxb. — Proc. Nat. Acad. Sci. India. (B). 35: 327–337.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1980. Практикум по цитологии растений. М. 255 с.
- Pechenitsyn V.P. 2002. Evolution of Types of Embryo Sac Development. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower. Enfield. NH. Science Publishers. P. 190–200.
- [Podubnaya-Arnoldi] Поддубная-Арнольди В.А. 1982. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М. 351 с.
- [Prokhanov] Проханов Я.И. 1949. Род молочай — *Euphorbia* L. — Флора СССР. 14: 304–495.
- [Prokhanov] Проханов Я.И. 1964. Конспект системы молочаев СССР. Добавления и изменения. — Новости сист. высш. раст. 1: 226–237.
- Radcliffe-Smith A., Tutin T.G. 1968. *Euphorbia* L. — Flora Europaea. Cambridge. 2: 213–226.
- Riina R., Peirson J.A., Geltman D.V., Molero J., Frajman B., Pahlevani A., Barres L., Morawetz J.J., Salmaki Y., Zarre S., Kryukov A., Bruyns P.V., Berry P.E. 2013. A worldwide molecular phylogeny and classification of the leafy spurge, *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae). — Taxon. 62 (2): 316–342. <https://doi.org/10.12705/622.3>
- [Romanov] Романов И.Д. 1971. Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений. — В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев. С. 72–112.
- Schweiger J. 1905. Beiträge zur Kenntnis der Samentwicklung der Euphorbiaceen. — Flora. 94: 339–382.
- Schurhoff P.N. 1924. Zytologische Untersuchungen in der Reihe der Geraniales. — Jahrb. Wiss. Bot. 63: 707–759.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 350 с.
- Singh R.P. 1969. Structure and development of seeds in *Euphorbia helioscopia*. — Bot. Mag. Tokyo. 82 (973): 287–293.
- Singh R.P., Jain J.L. 1965. Development of female gametophyte in *Euphorbia pilosa* L. — Curr. Sci. 34 (21): 611–612.
- Steinmann V.W., Porter J.M. 2002. Phylogenetic relationships in Euphorbiaceae (Euphorbiaceae) based on ITS and *ndhF* sequence data. — Ann. Miss. Bot. Gard. 89 (4): 453–490. <https://doi.org/10.2307/3298591>
- Srivastava R.K. 1952. Contribution to the embryology of Indian Euphorbiaceae. — Ann. Bot. London. 16 (64): 505–511.
- [Titova et al.] Титова Г.Е., Яковлева О.В., Жинкина Н.А. 2015. Развитие семени у *Euphorbia palustris* (Euphorbiaceae). — Бот. журн. 100 (3): 226–248. <https://doi.org/10.1134/S0006813615030035>
- [Titova et al.] Титова Г.Е., Яковлева О.В., Жинкина Н.А., Гельтман Д.В. 2018а. Развитие семени у некоторых видов секций *Helioscopia* и *Esula* подрода *Esula* рода *Euphorbia* (Euphorbiaceae). — Бот. журн. 103 (11): 1355–1389. <https://doi.org/10.7868/S0006813618110017>
- [Titova et al.] Титова Г.Е., Нюкалова М.А., Жинкина Н.А. 2018b. К репродуктивной биологии *Euphorbia lathyris* L. (Euphorbiaceae): развитие семени. — Вестник ТвГУ. Серия “Экология и биология”. 3: 35–52.
- [Titova et al.] Титова Г.Е., Яковлева О.В., Жинкина Н.А., Нюкалова М.А., Гельтман Д.В. 2019. Развитие семени у некоторых видов секций *Lathyrus*, *Holophyllum* и *Myrsiniteae* подрода *Esula* рода *Euphorbia* (Euphorbiaceae) — Бот. журн. 104 (4): 528–568. <https://doi.org/10.1134/S0006813619040112>
- Tokuoka T., Tobe H. 1995. Embryology and systematics of Euphorbiaceae sens. lat.; a review and perspective. — J. Plant Res. 108 (1): 97–106. <https://doi.org/10.1007/BF02344312>
- Tokuoka T., Tobe H. 2002. Ovules and seeds in subfamily Euphorbioideae (Euphorbiaceae); structure and systematic implications. — J. Plant Res. 115 (5): 361–374. <https://doi.org/10.1007/s10265-002-0047-5>
- Ventura M. 1933. Sviluppo del gametofito femminile di *Euphorbia mauritanica* L. — Ann. Bot. Roma. 20: 267–273.
- [Vinogradova] Виноградова Г.Ю. 2017. Морфогенез женских репродуктивных структур у видов *Euphorbia* (Euphorbiaceae), различающихся по типу развития зародышевого мешка. — Бот. журн. 102 (8): 1060–1093. <https://doi.org/10.1134/S0006813617080026>
- Zhukova G.Ya., Batygina T.B. 2002. Antipodal cells. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower. Enfield. NH. Science Publishers. P. 160–162.
- Zhukova G.Ya. 2006. Endosperm. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concept. Vol. 2. Seed. Enfield. NH. Science Publishers. P. 111–115.

## EMBRYO SAC DEVELOPMENT IN *EUPHORBIA MYRSINITES* AND *E. KOMAROVIANA* (EUPHORBIACEAE)

G. E. Titova<sup>a,#</sup> and M. A. Nyukalova<sup>a</sup>

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

<sup>#</sup>e-mail: galina\_titova@mail.ru

Megasporogenesis and embryo sac development in *Euphorbia komaroviana* and *E. myrsinites* from the sections *Holophyllum* and *Myrsiniteae* of *Euphorbia* subgen. *Esula* have been investigated. These sections represent two large advanced clades separated in the subgenus *Esula* on the base of molecular-phylogenetic analysis – clade I (section *Holophyllum*) and clade II (section *Myrsiniteae*), and are situated near the base of its tree (Riina et al., 2013). In present study it was established that both species (not previously studied in this respect) have multiple archesporium, many-celled sporogenous complex and Polygonum-type of embryo sac development, manifesting a great similarity in the patterns of realization of this process: transformation of the sporogenous cells majority into the megasporocytes, their entering into the meiosis and its completion with the formation of multiple linear or T-shaped tetrads or triads of megaspores; subsequent development of a single embryo sac (as a rule) from the chalazal megaspore of one of tetrads; common organization of its egg apparatus (typical polarization of egg cell and synergids, presence of filiform apparatus in synergids, etc.), central cell (contact of polar nuclei near egg apparatus); long preserving of antipodals (till the zygote stage). The differences mainly concern the antipodals behaviour (divisions of their cells and nuclei during the maturation of embryo sac in *E. myrsinites* and the absence of this process in *E. komaroviana*), and also the ability of *E. komaroviana* ovule to sporadic formation of several embryo sacs on the base of many-celled sporogenous complex.

As a result of the comparison of received data with literature the conclusion about the absence of the relationship between the number of archesporium cells and the type of embryo sac development in the species of *Euphorbia* (Vinogradova, 2017) is supported (contrary to the point of view of some early authors – Modilewski, 1909, 1911; D'Amato, 1939). Also, the correction was made into the assumed by some authors (Vinogradova, 2017) relationship between the antipodals behaviour and the type of embryo sac development in *Euphorbia* species: different longevity of antipodals functioning may be more related with a different activity of the chalazal endospermal haustorium and the massiveness of the seed chalazal part structures, revealed earlier in the species of some species of *Euphorbia* subgen. *Esula* (Titova et al., 2018a, 2019).

As a result of the analysis of distribution of the character “type of embryo sac development” within the *Euphorbia* subgen. *Esula* (characterized by significant diversity of this character – Vinogradova, 2017), the predominance of monosporic Polygonum-type of development among its species was supported, including the species of basal clade *Lathyris* and the species of sections lying near this clade (*Holophyllum* – clade I, *Myrsiniteae* and *Pithyusa* – clade II). The preliminary conclusion about the primacy of this type of female gametophyte in the subgenus *Esula* was made. The assumed trends towards the confinement of the tetrasporic types in general to the clade I (Penaea-, Fritillaria- and other types – section *Helioscopia*), and bisporic ones – to the clade II (Allium-type – sections *Patellares*, *Aphyllis*) have not yet been confirmed, but, to present time, an insufficient number of species have been studied.

**Keywords:** *Euphorbia*, subgenus *Esula*, *Euphorbia komaroviana*, *Euphorbia myrsinites*, molecular phylogeny, ovule, archesporium, embryo sac, antipodals

### ACKNOWLEDGMENTS

The authors are very grateful: to Dr. G.Yu. Vinogradova, the Science Researcher of the Laboratory of Embryology and Reproductive Biology of Komarov Botanical Institute RAS, and Dr. I.I. Shamrov, the Leading Researcher of the Laboratory of Plant Morphology and Anatomy of the same Institute – for their valuable advice and comments on the ovule and seed development, and to Dr. S.V. Shevchenko (Nikitsky Botanical Gardens RAS) and Dr. E.V. Bolt-enkov (Botanical Garden-Institute of Far Eastern Branch of RAS) – for their assistance in collecting the material on *E. myrsinites* and *E. komaroviana*.

The work was carried out in the framework of the institutional research project of Komarov Botanical Institute RAS “Polyvariency of morphogenetical programs of plants re-

productive structures development, natural and artificial models of their realization” (N AAAA-A18-118051590112-8).

### REFERENCES

- Battaglia E. 1947. Divisione eterotipica in cellule somatiche di *Sambucus ebulus* L. – Nuovi Giorn. Bot. Ital. 54: 724–733.
- Battaglia E. 1989. The evolution of the female gametophyte of angiosperms: an interpretative key. – Annali di Botanica. 47: 7–144.
- Batygina T.B. 2014. Developmental biology of plants. Symphony of life. St. Petersburg. 764 p.
- Bhalla V. 1941. Life history of *Euphorbia helioscopia* L. – Abstr. Proc. 28th Indian Sci. Congr. III. 161 p.
- Bhanwra P.K. 1987. Embryology of *Euphorbia maddenii* and *Euphorbia nivulia*. – Curr. Sci. 56 (20): 1062–1064.

- Bruyns P.V., Mapaya R.J., Hedderson T. 2006. A new subgeneric classification for *Euphorbia* (Euphorbiaceae) in southern Africa based on ITS and psbA-trnH sequence data. — *Taxon*. 55 (2): 397–420.  
<https://doi.org/10.2307/25065587>
- Carano E. 1925. Sul particolare sviluppo del gametofito femminile di *Euphorbia dulcis* L. — *Rendic. della R. Accad. Nazionale dei Lincei*. Ser. 6. 1 (11): 633–635.
- Carano E. 1926. Ulteriori osservazioni su *Euphorbia dulcis* L. in rapporto col suo comportamento apomittico. — *Ann. Bot. Roma*. 17: 50–79.
- Carmichael J.S., Selbo S.M. 1999. Ovule, embryo sac and endosperm development in leafy spurge (*Euphorbia esula*). — *Can. J. Bot.* 77 (4): 599–610.
- Cesca G. 1961. Ricerche cariologiche ed embriologiche sulle Euphorbiaceae. I. Su alcuni biotipi di *Euphorbia dulcis* L. della Toscana. — *Caryologia*. 14 (1): 79–96.
- Cesca G. 1963. Ricerche cariologiche ed embriologiche sulle Euphorbiaceae: *Euphorbia spinosa* L. ed *Euphorbia hiberna* L. — *Giorn. Bot. Ital.* 70 (5–6): 542–543.
- Cesca G. 1966. Cytological and embryological studies in the genus *Euphorbia*. — *Giorn. Bot. Ital.* 73 (4–6): 276–279.
- Cesca G. 1967. Ricerche citologiche ed embriologiche nel genere *Euphorbia*: *E. melitensis* Parl. — *Giorn. Bot. Ital.* 101: 288–289.
- Cesca G. 1969. Cytological and embryological studies in the genus *Euphorbia*: *Euphorbia epithymoides* L. — *Proc. Nat. Inst. Sci. India*. 35 (2): 139–152.
- Chaturvedi A., Dalal L.P. 2000. Embryology of *Euphorbia milii* des moul with probable phylogeny of the embryo sacs in Euphorbiaceae. — *J. Indian Bot. Soc.* 79 (1–4): 143–147.
- D'Amato F. 1939. Ricerche embriologiche e cariologiche sul genere *Euphorbia*. — *N.G.B.I. n. s.* 46: 470–509.
- D'Amato F. 1946. Osservazioni critiche su alcuni metodi d'impiego della reazione nucleate in citologia, vegetale. — *N.G.B.I. n. s.* 53: 657–668.
- Donati G. 1913. Ricerche embriologiche sulle *Euphorbiaceae*. — *Annali di Botanica*. 11: 395–399.
- Geltman D.V. 2013. Spurge (*Euphorbia* L., Euphorbiaceae) of East Europe and the Caucasus in the mirror of new system of the genus. — *Turczaninowia*. 16 (2): 30–40. (In Russ.).
- Geltman D.V. 2016. Podrod *Esula* roda *Euphorbia* (Euphorbiaceae): sistema, filogeniya, geograficheskii analiz [Subgenus *Esula* of genus *Euphorbia* (Euphorbiaceae): system, phylogeny, geographic analysis]: Diss. ... *Doct. Sci. Moscow*. 348 p. (In Russ.).
- Geltman D.V., Berry P.E., Riina R., Peirsson J. 2011. Typification and synonymy of the species of *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae) native to the United States and Canada. — *J. Bot. Res. Inst. Texas*. 5 (1): 143–151.
- Gopinath D.M., Gopalkrishnan K.S. 1949. The ovule and the development of the female gametophyte in *Homonium retusa* Muell. and *Euphorbia oreophila* Miquel. — *Am. Midl. Nat.* 41 (3): 759–764.
- Horn J.W., van Ee B.W., Morawetz J.J., Riina R., Steinmann V.W., Berry P. E., Wurdack K. J. 2012. Phylogenetics and the evolution of major structural characters in the giant genus *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae). — *Mol. Phylogen. Evol.* 63 (2): 305–326.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.12.022>
- Johri B.M., Ambegaokar K.B., Srivastava P.S. 1992. Comparative Embryology of Angiosperms. — Springer. Berlin. 1221 p.
- Kamelina O.P. 2009. Systematic embryology of flowering plants. Vol. 1. Dicotyledons. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Kapil R.N. 1961. Some embryological aspects of *Euphorbia dulcis* L. — *Phytomorphology*. 11 (1): 24–36.
- Maheshwari P. 1948. The angiosperm embryo sac. — *Bot. Rev.* 14: 1–56.
- Maheshwari P. 1950. An Introduction to the Embryology of Angiosperms. — New York. 453 p.
- Modilewski J. 1909. Zur Embryobildung von *Euphorbia procera*. — *Ber. dtsh. bot. Ges.* 27: 21–26.
- Modilewski J. 1910. Weitere Beiträge zur Embryobildung einiger Euphorbiaceen. — *Ber. Deutsch Bot. Gesells.* 28: 413–418.
- Modilewski J. 1911. Die anomale Embryosackentwicklung bei *Euphorbia palustris*. — *Ber. Deutsch. Bot. Gesells.* 29: 430–436.
- Mukherjee P.K. 1961. Embryology of two Euphorbiaceae. — *Proc. Nat. Acad. Sci. India*. (B). 53: 217–229.
- Mukherjee P.K. 1965. Contribution to the embryology of *Euphorbia peltata* Roxb. — *Proc. Nat. Acad. Sci. India*. (B). 35: 327–337.
- Pausheva Z.P. 1980. Praktikum po tsitologii rastenii [Manuals for plant cytology]. Moscow. 255 p. (In Russ.).
- Pechenitsyn V.P. 2002. Evolution of Types of Embryo Sac Development. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower. Enfield. NH. P. 190–200.
- Poddubnaya-Arnoldi V.A. 1982. Kharakteristika semeistv porytosemennykh rastenii po tsytoembriologicheskim priznakam [Characteristic of Angiosperms families by the cytoembryological features]. Moscow. 351 p. (In Russ.).
- Prokhanov Ya.I. 1949. *Euphorbia* L. — In: Flora URSS. Vol. 14. P. 304–495 (In Russ.).
- Prokhanov Ya.I. 1964. Konspekt sistemy molochaev SSSR. Dobavleniya i izmeneniya [Synopsis of *Euphorbia* system of the USSR. Adding and editing]. — *Novosti sistematiki vyshich rastenii*. 1: 226–237 (In Russ.).
- Radcliffe-Smith A., Tutin T.G. 1968. *Euphorbia* L. — *Flora Europaea*. Cambridge. 2: 213–226.
- Riina R., Peirsson J.A., Geltman D.V., Molero J., Frajman B., Pahlevani A., Barres L., Morawetz J.J., Salmaki Y., Zarre S., Kryukov A., Bruyns P.V., Berry P.E. 2013. A worldwide molecular phylogeny and classification of the leafy spurge, *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae). — *Taxon*. 62 (2): 316–342.  
<https://doi.org/10.12705/622.3>
- Romanov I.D. 1971. The types of embryo sac development of angiosperms. — In: Problems of embryology. Kiev. P. 72–112 (In Russ.).
- Schweiger J. 1905. Beiträge zur Kenntnis der Samententwicklung der Euphorbiaceen. — *Flora*. 94: 339–382.
- Schurhoff P.N. 1924. Zytologische Untersuchungen in der Reihe der Geraniales. — *Jahrb. Wiss. Bot.* 63: 707–759.

- Shamrov I.I. 2008. Ovule of flowering plants: structure, function, origin. Moscow. 350 p. (In Russ.).
- Singh R.P. 1969. Structure and development of seeds in *Euphorbia helioscopia*. — Bot. Mag. Tokyo. 82 (973): 287–293.
- Singh R.P., Jain J.L. 1965. Development of female gametophyte in *Euphorbia pilosa* L. — Curr. Sci. 34 (21): 611–612.
- Steinmann V.W., Porter J.M. 2002. Phylogenetic relationships in *Euphorbieae* (Euphorbiaceae) based on ITS and *ndhF* sequence data. — Ann. Miss. Bot. Gard. 89 (4): 453–490. <https://doi.org/10.2307/3298591>
- Srivastava R.K. 1952. Contribution to embryology of Indian Euphorbiaceae. — Ann. Bot. London. 16 (64): 505–511.
- Titova G.E., Yakovleva O.V., Zhinkina N.A. 2015. Seed development in *Euphorbia palustris* (Euphorbiaceae). — Bot. zhurn. 100 (3): 226–248 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813615030035>
- Titova G.E., Yakovleva O.V., Zhinkina N.A., Geltman D.V. 2018a. Seed development in some species of *Helioscopia* and *Esula* sections, subgenus *Esula* of the genus *Euphorbia* (Euphorbiaceae). — Bot. zhurn. 103 (11): 1355–1389 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0006813618110017>
- Titova G.E., Nyukalova M.A., Zhinkina N.A. 2018b. To the reproductive biology of *Euphorbia lathyris* L. (Euphorbiaceae): seed development. — Vestnik Tverskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Seria Ecology and biology. 3: 35–52 (In Russ.).
- Titova G.E., Yakovleva O.V., Zhinkina N.A., Nyukalova M.A., Geltman D.V. 2019. Seed development in some species of the sections *Lathyris*, *Holophyllum* и *Myrsiniteae*, subgenus of the genus *Esula* рода *Euphorbia* (Euphorbiaceae). — Bot. zhurn. 104 (4): 528–568 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619040112>
- Tokuoka T., Tobe H. 1995. Embryology and systematics of Euphorbiaceae sens. lat.; a review and perspective. — J. Plant Res. 108 (1): 97–106. <https://doi.org/10.1007/BF02344312>
- Tokuoka T., Tobe H. 2002. Ovules and seeds in subfamily Euphorbioideae (Euphorbiaceae); structure and systematic implications. — J. Plant Res. 115 (5): 361–374. <https://doi.org/10.1007/s10265-002-0047-5>
- Ventura M. 1933. Sviluppo del gametofito femminile di *Euphorbia mauritanica* L. — Ann. Bot. Roma. 20: 267–273.
- Vinogradova G.Yu. 2017. Morphogenesis of the female reproductive structures in *Euphorbia* (Euphorbiaceae) species different by the embryo sac development type. — Bot. zhurn. 102 (8): 1060–1093 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813617080026>
- Zhukova G.Ya., Batygina T.B. 2002. Antipodal cells. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower. Enfield. NH. P. 160–162.
- Zhukova G.Ya. 2006. Endosperm. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concept. Vol. 2. Seed. Enfield. NH. P. 111–115.

## ДИАТОМОВЫЕ В АЛЬГОЦЕНОЗАХ ОЗЕРА ЛАМБА (ПЕТРОЗАВОДСК, РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

© 2021 г. С. И. Генкал<sup>1,\*</sup>, Т. С. Шелехова<sup>2,\*\*</sup>, С. Ф. Комулайн<sup>3,\*\*\*</sup>

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

<sup>2</sup> Институт геологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910, Россия

<sup>3</sup> Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910, Россия

\*e-mail: genkal@ibiw.ru

\*\*e-mail: shelekh@krc.karelia.ru

\*\*\*e-mail: komsf@mail.ru

Поступила в редакцию 29.04.2020 г.

После доработки 22.01.2021 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

В ходе проведенных исследований на озере Ламба в Петрозаводске с использованием сканирующей электронной и световой микроскопии выявлено 179 видов и разновидностей диатомовых водорослей из 53 родов (фитопланктон – 88, фитоперифитон – 81, донные отложения – 56) и 12 представителей определены только до рода. Исследование разных альгоценозов озера, включая лед и зимний фитопланктон, позволило расширить таксономический спектр Bacillariophyta с учетом и литературных данных до 198. Среди выявленных видов 28 оказались новыми для флоры Республики Карелия, в том числе 7 – для России (*Cymbella subhelvetica*, *Eunotia metamonodon*, *Gomphonema pseudoaugur*, *Nitzschia bryophila*, *Pinnularia complexa*, *P. rhombarea*, *Sellaphora medioconvexa*). Максимальное число видов отмечено в родах *Eunotia* (25), *Pinnularia* (22), *Gomphonema* (13) и *Nitzschia* (12).

**Ключевые слова:** Bacillariophyta, фитопланктон, фитоперифитон, донные отложения, малый городской водоем

DOI: 10.31857/S0006813621050033

В настоящее время имеется недостаточно сведений о биологии и экологических предпочтениях диатомовых водорослей, особенно недавно выявленных видов, и о факторах, их определяющих. Возможно, это связано с тем, что исследования, как правило, проводятся только в период открытой воды и анализируется флора диатомей отдельных альгоценозов: фитопланктона и фитоперифитона. Очень редко одновременно с этим отбирались и пробы диатомей из донных отложений. Это характерно и для водных экосистем республики Карелия, хотя в последнее десятилетие исследования диатомовых водорослей заметно активизировались (Genkal et al., 2015).

Выбор озера Ламба для детального анализа диатомовых комплексов объясняется тем, что на нем, как и на других городских водоемах и водотоках, в последние годы достаточно регулярно проводятся наблюдения за гидролого-гидрохимическим режимом и гидробиологические сборы. Озеро стало своего рода модельным водо-

емом, в том числе и для альгологических исследований. Отмечено доминирование в фитопланктоне и фитоперифитоне ацидофильных видов. Из диатомей это виды родов *Tabellaria* и *Eunotia*. Всего в фитопланктоне и фитоперифитоне озера по данным свето-микроскопических исследований было зафиксировано 25 видов диатомовых водорослей из 17 родов (Slastina, Komulaynen, 2012; Komulaynen et al., 2013; Komulaynen, 2014; Komulaynen, Slastina, 2014). Постоянно в альгоценозах присутствовали и часто доминировали хлорококковые (*Sphaerocystis* sp.), динофитовые (*Ceratium hirundinella*), десмидиевые (*Staurostrum* sp.), эвгленовые (*Trachelomonas* sp.) и зигнемовые (*Zygnema* sp.) водоросли (Slastina, Komulaynen, 2012; Slastina, Kruglova, 2012; Komulaynen et al., 2013; Komulaynen, 2014; Komulaynen, Slastina, 2014), типичные для альгофлоры болот (Shtina et al., 1981). Было показано, что водоросли, в том числе диатомей (Genkal, Komulaynen, 2020), присутствуют в покрытых льдом водоемах, когда освещение минимально.

Отмечено, что заметное различие в видовом составе и биомассе зимой зависит главным образом от структуры льда (соотношение водного, снежного, шугового и наледного льда) и толщины снежного покрова (Slastina et al., 2011; Komulaunen et al., 2012). Анализ структуры диатомового комплекса в донных отложениях позволил установить его зависимость от антропогенного воздействия (Slukovskiy et al., 2018). Однако детальный анализ диатомового комплекса всех имеющихся биотопов в озере Ламба ранее не проводился.

Цель данной работы — изучение видового состава Bacillariophyta в различных альгоценозах, формирующихся в небольшом городском водоеме.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В черте г. Петрозаводска находится ряд малоизученных озер, в разной степени испытывающих влияние хозяйственно-бытовых стоков и рекреационной нагрузки (Vodnyue..., 2013). Озеро Ламба относится к типичному для Фенноскандии типу небольших озер реликтового генезиса. Оно является остаточным водоемом в депрессии бывшего Онежского приледникового озера, существовавшего около 15–13 тыс. лет назад (Demidov, 2006).

Озеро расположено в северо-западной части г. Петрозаводска (61°48.428' с.ш. и 34°14.967' в.д.). Котловина имеет простое строение. Берега водоема низкие, заболоченные, со сплавидами. Из озера вытекает ручей, являющийся притоком р. Томицы, впадающей в оз. Логмозеро, соединенное проливом с Онежским озером (Potakhin, 2011). Основные морфометрические характеристики водоема представлены в таблице 1. Донные отложения в озере мощностью около 7 м представлены сапропелевыми илами темно-бурого цвета с высоким содержанием железа и загрязнены тяжелыми металлами, содержания которых значительно выше фонового уровня (Slukovskiy, Medvedev, 2015).

По данным микробиологического анализа, оз. Ламба соответствует статусу мезотрофного водоема, установлен высокий уровень загрязнения воды органическим веществом (Makarova et al., 2017).

Для воды оз. Ламба характерна высокая цветность (82–176 Pt°), пониженные значения pH (6.9–7.1), средняя минерализация (48–82 мг/л) и низкая прозрачность (≈1.5 м). Концентрации общего фосфора и суммы минерального азота в воде в течение года колебались в пределах 42–180 мкг P/л и 0.5–1.7 мг N/л.

Пробы фитоперифитона и летнего фитопланктона отбирали в августе 2018 г. согласно стандартным методикам (Komulaunen, 2003; Rukovodstvo..., 1983). Фитопланктон отбирали 2-литровым бато-

метром Руттнера, перифитон — с макрофитов, камней и коряг в литоральной зоне. Пробы верхнего слоя донных отложений (55 см) отбирали в апреле 2018 г. с помощью пробоотборника “Limpos” и исследовали послойно через 5 см.

Освобождение створок диатомей от органических веществ проводили методом холодного сжигания (Balonov, 1975). Препараты водорослей фитопланктона и фитоперифитона исследовали в сканирующем электронном микроскопе JSM-25S, выполняли измерения деталей строения панциря и микрофотографирование. Из донных отложений препараты исследовали в световом микроскопе Jenaval (Carl Zeiss Jena) без измерений и микрофотографирования.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В летнем фитопланктоне и фитоперифитоне по данным электронной микроскопии обнаружено 139 видов и разновидностей диатомовых водорослей из 51 рода, из них только 30 общих; 9 представителей определены до ранга рода (табл. 1). В этих биотопах выявлено 24 новых таксона для флоры Карелии и 6 для России.

В верхнем слое донных отложений по данным световой микроскопии Т.С. Шелеховой зафиксировано 56 видов и разновидностей из 16 родов, 3 представителя определено до рода (табл. 1), в том числе 4 новых для флоры Карелии и 1 для России.

В результате исследования выявлено 28 новых таксонов для флоры Карелии и 7 — для России (обозначены звездочкой). Ниже приведен список новых таксонов диатомовых водорослей для Карелии и России с краткими диагнозами (при наличии измерений), синонимикой, данными по распространению и оригинальными иллюстрациями. В списке также приведены описания 9 таксонов в ранге рода с краткими описаниями и иллюстрациями по данным электронной микроскопии.

*Achnanthes coarctata* (Bréb. ex W. Sm.) Grunow. — Северо-Запад России, Новая Земля, Прибайкалье, Приморский край (Opredelitel' ..., 1951; Genkal, Trifonova, 2009).

*Achnanthidium kriegeri* (Krasske) P.V. Hamilton, D. Antonini et Siver. Створки 11 мкм дл., 3.2 мкм шир., штрихов 18 в 10 мкм (рис. 1, 1). — Восточная Сибирь, Арктика (Genkal, Vekhov, 2007; Genkal et al., 2011).

*Achnanthidium* sp. Створка 15.4 мкм дл., 4.3 мкм шир., штрихов 20 в 10 мкм (рис. 1, 2).

*Aulacoseira* sp. 1. Створка 12.8 мкм в диам., 9.3–10.7 мкм выс., штрихов 13 в 10 мкм, ареол 12 в 10 мкм (рис. 1, 3).

**Таблица 1.** Диатомовые водоросли в биотопах озера Ламба (Петрозаводск, республика Карелия, Россия)  
**Table 1.** Diatoms in the biotopes of Lamba Lake (Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia)

	Таксоны/Taxa	Биотопы/Biotopes	Источник/Source
1	<i>Achnanthes coarctata</i> (Bréb. ex W. Sm.) Grunow	3	
2	<i>Achnanthes</i> sp.	3	
3	<i>Achnantheidium kriegeri</i> (Krasske) P.B. Hamilton, D. Antonini et Siver	2	
4	<i>A. minutissimum</i> (Kütz.) Czarn.	1, 2	
5	<i>A. pusillum</i> (Grunow) Czarn.	1	
6	<i>Achnantheidium</i> sp.	1	
7	<i>Amphora ovalis</i> (Kütz.) Kütz.	3	
8	<i>Asterionella formosa</i> Hassall	2, 3	
9	<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grunow) Simonsen	1, 2, 5	
10	<i>A. granulata</i> (Ehrenb.) Simonsen	3, 4	
11	<i>A. islandica</i> (O. Müll.) Simonsen		+1,3
12	<i>A. italica</i> (Ehrenb.) Simonsen emend. Genkal	2, 3	+3
13	<i>A. lacustris</i> (Grunow) Krammer	3	
14	<i>Aulacoseira</i> sp. 1	2	
15	<i>Aulacoseira</i> sp. 2	2	
16	? <i>A. subarctica</i> (O. Müll.) E.Y. Haw. emend. Genkal	2, 3	
17	<i>A. valida</i> (Grunow) Krammer	3	
18	<i>Brachysira brebissonii</i> Ross	1, 5	
19	<i>Cavinula cocconeiformis</i> (W. Greg. et W. Grev.e) D.M. Mann et Stickle	2	
20	<i>C. jaernefeltii</i> (Hust.) D.G. Mann et Stickle	2	
21	<i>C. thoroddsenii</i> (Foged) Lange-Bert.	2	
22	<i>Chamaepinnularia begeri</i> (Krammer) Lange-Bert.	1	
23	<i>Ch. krookii</i> (Grunow) Lange-Bert.	2	
24	<i>Cocconeis lineata</i> Ehrenb.	2	
25	<i>C. euglypta</i> Ehrenb.	1	
26	<i>C. placentula</i> Ehrenb.	3	+3
27	<i>Cocconeis</i> sp.	2	
28	<i>Cyclotella atomus</i> Hust.	1, 3	
29	<i>Cyclotella meduanae</i> H. Germ. emend. Genkal	1, 5	
30	<i>C. meneghiniana</i> Kütz.	2, 5	
31	? <i>C. rossii</i> Håk.	3	
32	<i>Cymbella aspera</i> (Ehrenb.) Cleve	3	
33	<i>C. cymbiformis</i> C. Agardh	2	
34	<i>Cymbella helvetica</i> Kütz.	3	
35	<i>C. neocistula</i> Krammer	3	
36	<i>C. proxima</i> Reimer	2	
37	<i>C. subhelvetica</i> Krammer	2	
38	<i>Cymbopleura peranglica</i> Krammer	2	
39	<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb. C. Agardh		+1,3
40	<i>D. vulgaris</i> Bory	2	
41	<i>Diploneis marginestriata</i> Hust.	1	
42	<i>Discostella pseudostelligera</i> (Hust.) Houk et Klee	1, 2, 3	
43	<i>Encyonema cespitosum</i> Kütz.	2	
44	<i>E. silesiacum</i> (Bleisch) D.G. Mann	1	



Таблица 1. Продолжение

	Таксоны/Таха	Биотопы/Biotopes	Источник/Source
45	<i>E. ventricosa</i> (C. Agardh) Grunow		+ <sup>3</sup>
46	<i>Epithemia adnata</i> (Kütz.) Bréb. var. <i>adnata</i>	1, 3	+2,3,4
47	<i>E. adnata</i> var. <i>saxonica</i> (Kütz.) R.M. Patrick	3	
48	<i>E. ocellata</i> (Ehrenb.) Kütz.	3	
49	<i>E. sorex</i> Kütz.	1	
50	<i>E. vulgare</i> Krammer	1, 2	
51	<i>Eucocconeis diluviana</i> (Hust.) Lange-Bert.	2	
52	<i>Eunotia ambivalens</i> Lange-Bert. et Tagliaventi	1	
53	<i>E. biconstricta</i> (Grunow) Lange-Bert.	1	
54	<i>E. bidens</i> Ehrenb.	1	
55	<i>E. bilunaris</i> (Ehrenb.) Schaarschmidt	1, 2, 4, 5	
56	<i>E. boreotenuis</i> Nörpel-Schempp et Lange-Bert.	1	
57	<i>E. denticulata</i> (Bréb. ex Kütz.) Rabenh.	1	
58	<i>E. diadema</i> Ehrenb.	3	
59	<i>E. faba</i> Ehrenb.	1	
60	<i>E. flexuosa</i> (Bréb. ex Kütz.) Kütz.	1	
61	<i>E. glacialis</i> F. Meister	1	
62	<i>E. lunaris</i> (Ehrenb.) Grunow var. <i>lunaris</i>		+ <sup>3</sup>
63	<i>E. lunaris</i> var. <i>subarcuata</i> (Nägeli ex Kütz.) Grunow	3	
64	<i>E. metamonodon</i> Lange-Bert.	1	
65	<i>E. minor</i> (Kütz.) Grunow	1, 2	
66	<i>E. mucophila</i> (Lange-Bert., Nörpel-Schempp et Alles) Lange-Bert.	5	
67	<i>E. neocompacta</i> Mayama var. <i>neocompacta</i>	1	
68	<i>E. neocompacta</i> var. <i>vixcompacta</i> Lange-Bert.	1	
69	<i>E. nymanniana</i> Grunow	1, 2	
70	<i>E. paratridentula</i> Lange-Bert. et Kulikovskiy	2	
71	<i>E. pectinalis</i> (Kütz.) Rabenh. var. <i>pectinalis</i>	2, 3	+2,3,*
72	<i>E. pectinalis</i> var. <i>ventralis</i> (Ehrenb.) Hust.	3	
73	<i>E. scandiorussica</i> Kulikovskiy, Lange-Bert., Genkal et A. Witkowski	1	
74	<i>E. serra</i> Ehrenb.	3	
75	<i>Eunotia</i> sp. 1	1	
76	<i>Eunotia</i> sp. 2	1	
77	<i>E. tetraodon</i> Ehrenb.	1	
78	<i>E. ursamaioris</i> Lange-Bert. et Nörpel -Schenpp	2	
79	<i>E. veneris</i> (Kütz.) De Toni	3	
80	<i>Fragilaria amphicephaloides</i> Lange-Bert.	3	
81	<i>Fragilaria capucina</i> Desm.		+ <sup>3</sup>
82	<i>F. delicatissima</i> (W. Sm.) Lange-Bert.	1, 2	
83	<i>F. mesolepta</i> Rabenh.	2	
84	<i>F. vaucheriae</i> (Kütz.) J.B. Petersen	3	
85	<i>Fragilariforma virescens</i> (Ralfs) D.M. Williams et Round	1	
86	<i>Frustulia crassinervia</i> (Bréb.) Lange-Bert. et Krammer	5	
87	<i>F. erifuga</i> Lange-Bert. et Krammer	1	
88	<i>F. krammeri</i> Lange-Bert. et Metzeltin	4	+2,3

Таблица 1. Продолжение

	Таксоны/Таха	Биотопы/Biotopes	Источник/Source
89	<i>F. saxonica</i> Rabenh.	1, 4	
90	<i>Geissleria davydovae</i> Genkal et Yarushina	2	
91	<i>Gomphonema aciminatum</i> Ehrenb.		+ <sup>3</sup>
92	<i>G. amoenum</i> Lange-Bert.	2	
93	<i>G. augur</i> Ehrenb.	3	
94	<i>G. brebissonii</i> Kütz.	1	
95	<i>G. constrictum</i> Ehrenb.		+ <sup>3</sup>
96	<i>G. coronatum</i> Ehrenb.	3	
97	<i>G. exilissimum</i> (Grunow) Lange-Bert. et Reichardt	1	
98	<i>G. gracile</i> Ehrenb.	3	
99	<i>G. micropus</i> Kütz.	1, 5	
100	<i>G. olivaceoides</i> Hust.	2	
101	<i>G. parvulum</i> Kütz.	3	+ <sup>3</sup>
102	<i>G. pseudoaugur</i> Lange-Bert.	1, 2	
103	<i>Gomphonema</i> sp. 1	3	
104	<i>G. truncatum</i> Ehrenb.	1	
105	<i>G. utae</i> Lange-Bert. et Reichardt	1	
106	<i>G. ventricosum</i> W. Greg.	2	
107	<i>Gomphosphenia stoermeri</i> Kociolek et Thomas	1	
108	<i>Handmania comta</i> (Ehrenb.) Kociolek et Khursevich emend. Genkal	2	
109	<i>Hannaea arcus</i> (Ehrenb.) P.M. Patrick emend. Genkal et Kharitonoy	2	
110	<i>Hippodonta capitata</i> (Ehrenb.) Lange-Bert., Metzeltin et A. Witkowski	4	
111	<i>Humidophila contenta</i> (Grunow) Lowe, Kociolek, Johánsen, Van de Vijer, Lange-Bert. et Kopalova	2	
112	<i>H. perpusilla</i> (Grunow) Lowe, Kociolek, Johánsen, Van de Vijer, Lange-Bert. et Kopalova	2	
113	<i>Karayevia laterostrata</i> (Hust.) Bukht.	2	
114	<i>K. suchlandtii</i> (Hust.) Bukh.	1, 2	
115	<i>Kobayasiella subtilissima</i> (Cleve) Lange-Bert.	4	
116	<i>Melosira varians</i> C. Agardh	1, 3	+ <sup>3</sup>
117	<i>Meridion circulare</i> (W. Grev.) C. Agardh var. <i>circulare</i>	1, 2, 3	+ <sup>3</sup>
118	<i>M. circulare</i> var. <i>constrictum</i> (Ralfs) Van Heurck	1, 2	
119	<i>Navicula meniscus</i> Schum.	1	
120	<i>N. cryptocephala</i> Kütz.	1, 2, 3	
121	<i>N. radiosa</i> Kütz.	1, 2	
122	<i>N. rhynchocephala</i> Kütz.	1, 2	
123	<i>N. cf. slesvicensis</i> Grunow	4	
124	<i>Neidium bisulcatum</i> (Lagerstedt) Cleve var. <i>bisulcatum</i>	1	
125	<i>N. bisulcatum</i> var. <i>subampliatum</i> Krammer	1	
126	<i>N. longiceps</i> (W. Grev.) Cleve	1, 2	
127	<i>Nitzschia alpina</i> Hust. emend. Lange-Bert.	2, 5	
128	<i>N. amphibia</i> Grunow	2	
129	<i>N. bryophila</i> (Hust.) Hust.	3	
130	<i>N. dissipata</i> var. <i>media</i> (Hantzsch) Grunow	1	

Таблица 1. Продолжение

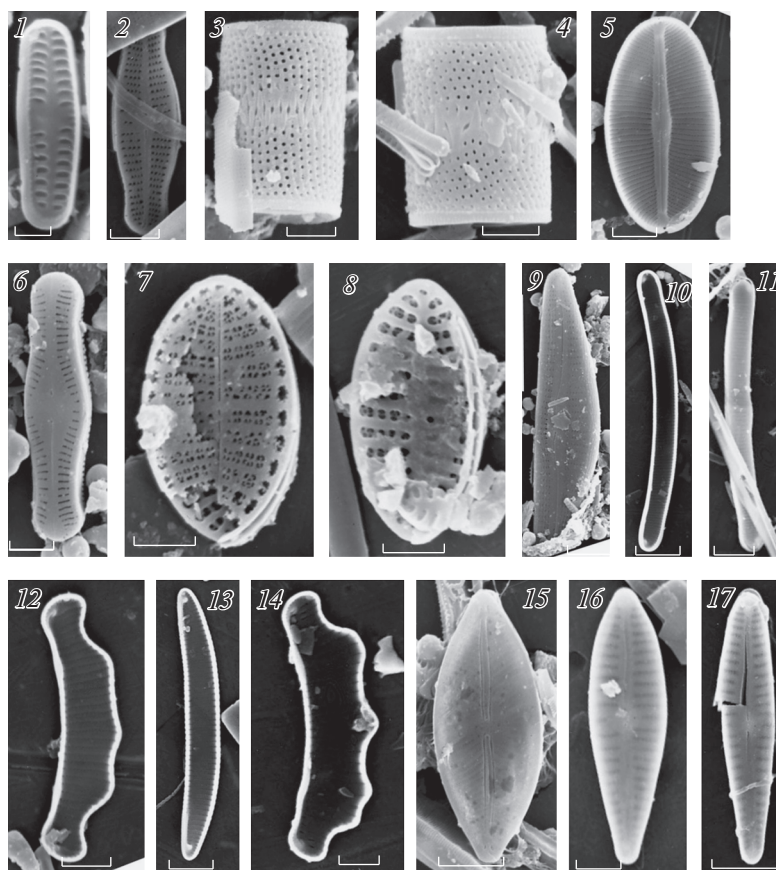
	Таксоны/Таха	Биотопы/Biotopes	Источник/Source
131	<i>N. filiformis</i> (W. Sm.) Van Heurck	3	
132	<i>N. gracilis</i> Hantzsch	3	
133	<i>N. palea</i> (Kütz.) W. Sm.	1	
134	<i>N. paleaeformis</i> Hust.	1	
135	<i>N. sigma</i> (Kütz.) W. Sm.	3	
136	<i>N. sublinearis</i> Hust.	2	
137	<i>N. tenuis</i> W. Sm.	2	
138	<i>N. tubicola</i> Grunow	1, 2	
139	<i>Nupela imexiformis</i> (Lange-Bert.) Lange-Bert. emend. Genkal	2	
140	<i>Pantocsekiella ocellata</i> (Pant.) K.T. Kiss	3	
141	<i>Pinnularia anglica</i> Krammer	1, 2	
142	<i>P. angusta</i> (Cleve) Krammer	1	
143	<i>P. appendiculata</i> (C. Agardh) Schaarschmidt	3	
144	<i>P. borealis</i> Ehrenb.	3	
145	<i>P. complexa</i> Krammer	2	
146	<i>P. gibba</i> Ehrenb.	3	
147	<i>P. isseliana</i> Krammer	1	
148	<i>P. interrupta</i> W. Sm.		+ <sup>3</sup>
149	<i>P. julma</i> Krammer et Metzeltin	1	
150	<i>P. major</i> (Kütz.) W. Sm.		+ <sup>3</sup>
151	<i>P. mesolepta</i> (Ehrenb.) W. Sm.		+ <sup>3</sup>
152	<i>P. microstauron</i> (Ehrenb.) P.T. Cleve var. <i>microstauron</i>	1, 2	
153	<i>P. microstauron</i> var. <i>rostrata</i> Krammer	1	
154	<i>P. neomajor</i> Krammer	1	
155	<i>P. nodosa</i> (Ehrenb.) W. Sm.	1	
156	<i>P. notabilis</i> Krammer	1, 2	
157	<i>P. parvulissima</i> Krammer	1, 2	
158	<i>P. rhombarea</i> Krammer	1	
159	<i>P. septentrionalis</i> Krammer	1, 2, 5	
160	<i>P. sinuata</i> Krammer	1, 2	
161	<i>Pinnularia</i> sp.	1	
162	<i>P. streptoraphe</i> Cleve	3	
163	<i>P. subgibba</i> Krammer var. <i>subgibba</i>	1	
164	<i>P. subgibba</i> var. <i>undulata</i> Krammer	2	
165	<i>P. viridiformis</i> Krammer	1	
166	<i>P. viridis</i> (Nitzsch) Ehrenb.	1	+ <sup>3</sup>
167	<i>Placoneis abiskoensis</i> (Hust.) Lange-Bert. et Metzeltin	1	
168	<i>P. exigua</i> (W. Greg.) Mereschk.	2, 3	
169	<i>P. placentula</i> var. <i>rostrata</i> (A. Mayer) N.A. Andersen, Stoermer et R.G. Kreis, Jr	3	
170	<i>P. opportuna</i> (Hust.) Chudaev et Gololobova	2	
171	<i>P. symmetrica</i> (Hust.) Lange-Bert.	2	
172	<i>Planothidium frequentissimum</i> (Lange-Bert.) Lange-Bert.	1	
173	<i>P. granum</i> (Hohn et Hellerman) Lange-Bert.	1	

Таблица 1. Окончание

	Таксоны/Таха	Биотопы/Biotopes	Источник/Source
174	<i>P. lanceolatum</i> (Bréb.) Lange-Bertalot	2, 3	
175	<i>P. bioretii</i> (Germain) Bukht. et Round	1, 2	
176	<i>P. rechtensis</i> (Leclercq) Lange-Bert.	2	
177	<i>P. subatomoides</i> (Hust.) Bukht. et Round	2	
178	<i>Pseudostaurosira brevistriata</i> (Grunow) Williams et Round	3	
179	<i>P. subconstricta</i> (Grunow) Kulikovskiy et Genkal	1, 2	
180	<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehrenb.) O. Müll.	1	+ <sup>3</sup>
181	<i>Sellaphora americana</i> (Ehrenb.) D.G. Mann	1	
182	<i>S. atomoides</i> (Grunow) C.E. Wetzel et Van de Vijer	1, 2	
183	<i>S. bacillum</i> (Ehrenb.) D.G. Mann	1	
184	<i>S. elorantana</i> (Lange- Bert.) C.E. Wetzel emend. Genkal	2	
185	<i>S. medioconvexa</i> (Hust.) C.E. Wetzel	2	
186	<i>S. pupula</i> (Kütz.) Mereschk.	2	
187	<i>S. rectangularis</i> (W. Greg.) Lange-Bert. et Metzeltin	3	
188	<i>Sellaphora</i> sp. 1	1	
189	<i>Sellaphora</i> sp. 2	2	
190	<i>Stauroneis anceps</i> Ehrenb. var. <i>anceps</i>	3	+ <sup>3</sup>
191	<i>S. anceps</i> var. <i>linearis</i> (Ehrenb.) Brun	3	
192	<i>S. phoenicenteron</i> (Nitzsch) Ehrenb.	1	
193	<i>S. smithii</i> Grunow	2	
194	<i>Staurosira venter</i> (Ehrenb.) Cleve et J.D. Möller	3	
195	<i>Staurosirella pinnata</i> (Ehrenb.) D.M. Williams et Round	1, 2, 3	
196	<i>Stephanocostis chantaicus</i> Genkal et Kuzmina	2	
197	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grunow	2, 4	
198	<i>S. invisitatus</i> Hohn et Hellerman	1, 5	
199	<i>S. makarovae</i> Genkal	5	
200	<i>S. minutulus</i> (Kütz.) Cleve et Möller	3, 5	
201	? <i>S. neoastraea</i> Håk. et Hickel emend. Carter, Scheffler et Augsten	2, 3	
202	<i>Surirella angusta</i> Kütz.	1, 2	
203	<i>S. brebissonii</i> Krammer et Lange-Bert.	2	
204	<i>S. linearis</i> W. Sm. var. <i>linearis</i>		+ <sup>3</sup>
205	<i>Surirella</i> sp.	3	
206	<i>S. tenera</i> W.Greg.		+ <sup>3</sup>
207	<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kütz. emend. Genkal	1, 2, 3, 5	+ <sup>1,2,3,4</sup>
208	<i>Tetracyclus glans</i> (Ehrenb.) Mills	3	
209	<i>Ulnaria acus</i> (Kütz.) Aboal	1, 2, 4	
210	<i>U. ulna</i> (Nitzsch) Compère	1, 3, 5	+ <sup>1,3</sup>

Примечание. + – данные из работы Genkal, Komulaynen, 2020; <sup>1</sup>– Slastina, Komulaynen, 2012, <sup>2</sup>– Komulaynen et al., 2013, <sup>3</sup>– Komulaynen, 2014, <sup>4</sup>– Komulaynen, Slastina, 2014. 1 – фитопланктон лето; 2 – перифитон лето, 3 – донные отложения; 4 – лед; 5 – фитопланктон зима\*.

Note. + – data from Genkal, Komulaynen, 2020; <sup>1</sup>– Slastina, Komulaynen, 2012, <sup>2</sup>– Komulaynen et al., 2013, <sup>3</sup>– Komulaynen, 2014, <sup>4</sup>– Komulaynen, Slastina, 2014. 1 – phytoplankton summer; 2 – periphyton summer, 3 – bottom sediments; 4 – ice\*; 5 – phytoplankton winter\*.



**Рис. 1.** 1 – *Achnanthisdium kriegeri*; 2 – *Achnanthisdium* sp.; 3 – *Aulacoseira* sp. 1; 4 – *Aulacoseira* sp. 2; 5 – *Cavinula thoroddsenii*; 6 – *Chamaepinnularia krookii*; 7, 8 – *Cocconeis* species; 9 – *Cymbella subhelvetica*; 10 – *Eunotia glacialis*; 11 – *E. metamodon*; 12 – *E. paratridentula*; 13 – *Eunotia* sp. 1; 14 – *Eunotia* sp. 2; 15 – *Geissleria davydovae*; 16 – *Gomphonema pseudoaugur*; 17 – *G. utae*. 1, 5, 10, 12–14 – створка с внутренней поверхности; 2–4, 6–9, 11, 15–17 – створка с наружной поверхности. Масштаб: 1–2 мкм; 2–8, 12, 14, 16–5 мкм; 9, 13, 15, 17–10 мкм; 10, 11–20 мкм.

**Fig. 1.** 1 – *Achnanthisdium kriegeri*; 2 – *Achnanthisdium* sp.; 3 – *Aulacoseira* sp. 1; 4 – *Aulacoseira* sp. 2; 5 – *Cavinula thoroddsenii*; 6 – *Chamaepinnularia krookii*; 7, 8 – *Cocconeis* species; 9 – *Cymbella subhelvetica*; 10 – *Eunotia glacialis*; 11 – *E. metamodon*; 12 – *E. paratridentula*; 13 – *Eunotia* sp. 1; 14 – *Eunotia* sp. 2; 15 – *Geissleria davydovae*; 16 – *Gomphonema pseudoaugur*; 17 – *G. utae*. 1, 5, 10, 12–14 – internal view of the valve; 2–4, 6–9, 11, 15–17 – external view of the valve. Scale bars: 1–2 μm; 2–8, 12, 14, 16–5 μm; 9, 13, 15, 17–10 μm; 10, 11–20 μm.

*Aulacoseira* sp. 2. Створка 12.8 мкм диам., 7.8–9.3 мкм выс., штрихов 14 в 10 мкм, ареол 14 в 10 мкм (рис. 1, 4).

*Cavinula thoroddsenii* (Foged) Lange-Bert. (*Navicula thoroddsenii* Foged). Створка 25.7 мкм дл., 14.3 мкм шир., штрихов 18 в 10 мкм. (рис. 1, 5). – Север Западной Сибири, Камчатка (Genkal, Lepskaya, 2015; Genkal, Yarushina, 2018a).

*Chamaepinnularia krookii* (Grunow) Lange-Bert. et Krammer (*Navicula krookii* Grunow). Створка 32.2 мкм дл., 7.2 мкм шир., штрихов 12 в 10 мкм. (рис. 1, 6). – Север Западной Сибири, Арктика (Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Genkal, Vekhov, 2007; Genkal, Yarushina, 2018a).

*Cocconeis* sp. Створки 20.7–21.4 мкм дл., 9.3–11.4 мкм шир., штрихов 5–6 в 10 мкм. (рис. 1, 7, 8).

\**Cymbella subhelvetica* Krammer. Створка 68.6 мкм дл., 12.1 мкм шир., штрихов 9 в 10 мкм (рис. 1, 9). – Европа (Krammer, 2002).

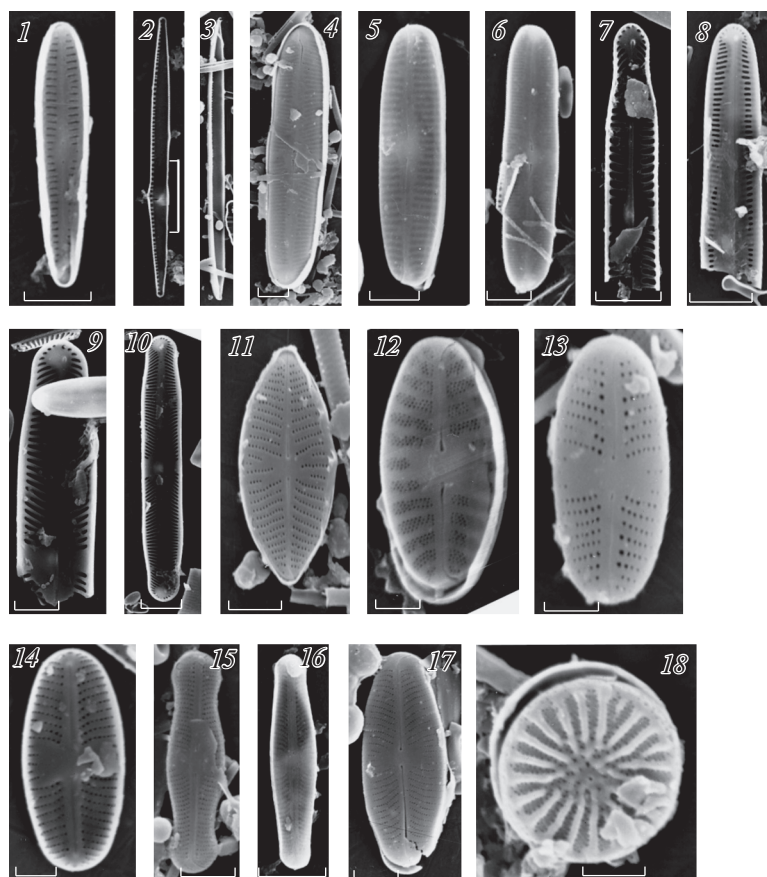
*Eunotia glacialis* F. Meister. Створки 114–123.5 мкм дл., 8.9–10.6 мкм шир., штрихов 8–9 в 10 мкм (рис. 1, 10). – Север Западной Сибири, Арктика (Genkal, Vekhov, 2007; Genkal, Yarushina, 2018a).

\**E. metamodon* Lange-Bert. Створка 132 мкм дл., 11.4 мкм шир., штрихов 7 в 10 мкм. (рис. 1, 11).

*E. paratridentula* Lange-Bert. et Kulikovskiy. Створка 27 мкм дл., 5.7 мкм шир., штрихов 14 в 10 мкм. (рис. 1, 12). – Север Западной Сибири (Genkal, Yarushina, 2018a).

*Eunotia* sp. 1. Створка 37 мкм дл., 6.4 мкм шир., штрихов 10 в 10 мкм. (рис. 1, 13).

*Eunotia* sp. 2. Створка 35.5 мкм дл., 8.9 мкм шир., штрихов 11 в 10 мкм. (рис. 1, 14).



**Рис. 2.** 1 – *Gomphosphenia stoermeri*; 2 – *Nitzschia paleaeformis*; 3 – *N. tenuis*; 4 – *Pinnularia complexa*; 5 – *P. isseliana*; 6 – *P. julma*; 7 – *P. microstauron* var. *rostrata*; 8 – *P. neomajor*; 9 – *P. rhombarea*; 10 – *Pinnularia* sp.; 11 – *Placoneis opportuna*; 12 – *Planothidium granum*; 13, 14 – *Sellaphora atomoides*; 15 – *S. medioconvexa*; 16 – *Sellaphora* species 1; 17 – *Sellaphora* sp. 2; 18 – *Stephanocostis chantaicus*. 1–3, 7–10, 14 – створка с внутренней поверхности; 4–6, 11–13, 15–18 – створка с наружной поверхности. Масштаб: 1, 5, 11, 15, 17 – 5 мкм; 2–4, 6, 7, 9, 10, 16 – 10 мкм; 8 – 20 мкм; 12–14, 18 – 2 мкм.

**Fig. 2.** 1 – *Gomphosphenia stoermeri*; 2 – *Nitzschia paleaeformis*; 3 – *N. tenuis*; 4 – *Pinnularia complexa*; 5 – *P. isseliana*; 6 – *P. julma*; 7 – *P. microstauron* var. *rostrata*; 8 – *P. neomajor*; 9 – *P. rhombarea*; 10 – *Pinnularia* sp.; 11 – *Placoneis opportuna*; 12 – *Planothidium granum*; 13, 14 – *Sellaphora atomoides*; 15 – *S. medioconvexa*; 16 – *Sellaphora* species 1; 17 – *Sellaphora* sp. 2; 18 – *Stephanocostis chantaicus*. 1–3, 7–10, 14 – internal view of the valve; 4–6, 11–13, 15–18 – external view of the valve. Scale bars: 1, 5, 11, 15, 17 – 5 μm; 2–4, 6, 7, 9, 10, 16 – 10 μm; 8 – 20 μm; 12–14, 18 – 2 μm.

*Geissleria davydovae* Genkal et Yarushina. Створка 40 мкм дл., 15.5 мкм шир., штрихов 10 в 10 мкм. (рис. 1, 15). – Север Западной Сибири (Genkal, Yarushina, 2018b).

\**Gomphonema pseudoaugur* Lange-Bert. Створки 22–35.5 мкм дл., 7.5–8.9 мкм шир., штрихов 9–11 в 10 мкм (рис. 1, 16). – Европа (Lange-Bertalot et al., 2017).

*G. utae* Lange-Bert. et Reichard. Створки 38.9–40 мкм дл., 7.8–8.3 мкм шир., штрихов 7–8 в 10 мкм (рис. 1, 17). – Европейская часть России, Север Западной Сибири (Chudaev, Gololobova, 2016; Genkal, Yarushina, 2018a).

*Gomphosphenia stoermeri* Kociolek et Thomas. Створки 13.6–19.3 мкм дл., 3.6–4 мкм шир., штрихов 21–22 в 10 мкм (рис. 2, 1). – Север Западной Сибири (Genkal, Yarushina, 2018a).

\**Nitzschia bryophila* (Hust.) Hust. – Европа (Krammer, Lange-Bertalot, 1988).

*N. filiformis* (W. Sm.) Van Heurck. – Север России (Opredelitel'..., 1951, Genkal, Yarushina, 2018a).

*N. paleaeformis* Hust. Створка 40 мкм дл., 4.1 мкм шир., фибул 10 в 10 мкм, штрихов 28 в 10 мкм. (рис. 2, 2). – Север Западной Сибири, Арктика (Genkal, Vekhov, 2007; Genkal, Yarushina, 2018a).

*N. tenuis* W.Sm. Створка 129 мкм дл., 5.9 мкм шир., фибул 10 в 10 мкм, штрихов 26 в 10 мкм (рис. 2, 3). – Европейская часть России (Chudaev, Gololobova, 2016).

\**Pinnularia complexa* Krammer. Створка 82 мкм дл., 22 мкм шир., штрихов 9 в 10 мкм. (рис. 2, 4). – Европа (Krammer, 2000).

*P. isseliana* Krammer. (*P. rupestris* var. *cuneata* Krammer, *P. subrupestris* var. *parva* Krammer). Створка 25 мкм дл., 6 мкм шир., штрихов 14 в 10 мкм (рис. 2, 5). — Северо-Запад России (Genkal, Trifonova, 2009).

*P. julma* Krammer et Metzeltin. Створка 55.5 мкм дл., 11.7 мкм шир., штрихов 16 в 10 мкм (рис. 2, 6). — Север Западной Сибири, Арктика (Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Genkal, Yarushina, 2018a).

*P. microstauron* var. *rostrata* Krammer. Створка 57.8 мкм дл., 8.3 мкм шир., штрихов 8 в 10 мкм (рис. 2, 7). — Север Западной Сибири (Genkal, Yarushina, 2018a).

*P. neomajor* Krammer. Створка 147 мкм дл., 22 мкм шир., штрихов 6 в 10 мкм (рис. 2, 8). — Европейская часть России, Север Западной Сибири (Chudaev, Gololobova, 2016; Genkal, Yarushina, 2018a).

\**P. rhombarea* Krammer. Створка 94.3 мкм дл., 15.7 мкм шир., штрихов 7 в 10 мкм (рис. 2, 9). — Европа (Krammer, 2000).

*Pinnularia* sp. Створка 115 мкм дл., 16 мкм шир., штрихов 8 в 10 мкм. (рис. 2, 10).

*P. streptoraphe* Cleve. Север России (Opredelitel' ..., 1951; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Genkal, Vekhov, 2007).

*Placoneis opportuna* (Hust.) Chudaev et Gololobova. (*Navicula opportuna* Hust.). Створка 24.4 мкм дл., 13.3 мкм шир., штрихов 10? в 10 мкм (рис. 2, 11). — Северо-Запад России (Genkal, Trifonova, 2009).

*Planothidium granum* (Hohn et Hellerman) Lange-Bert. (*Achnanthes grana* Hohn et Hellerman). Створка 11.2 мкм дл., 5.2 мкм шир., штрихов 10 в 10 мкм (рис. 2, 12). — Север Западной Сибири (Genkal, Yarushina, 2018a).

*Sellaphora atomoides* (Grunow) C.E. Wetzel et Van de Vijer (*Navicula atomoides* Grunow). Створки 9.7–14 мкм дл., 3.6–5.3 мкм шир., штрихов 18–25 в 10 мкм (рис. 2, 13, 14). — Европейская часть России, Север Западной Сибири (Chudaev, Gololobova, 2016; Genkal, Yarushina, 2018a).

\**S. medioconvexa* (Hust.) C.E. Wetzel. (*Navicula medioconvexa* Hust.). Створка 20.7 мкм дл., 5 мкм шир., штрихов 28 в 10 мкм (рис. 2, 15). — Европа (Krammer, Lange-Bertalot, 1986).

*Sellaphora* sp. 1. Створка 32.2 мкм дл., 7.2 мкм шир., штрихов 14 в 10 мкм (рис. 2, 16).

*Sellaphora* sp. 2. Створка 24.3 мкм дл., 9.3 мкм шир., штрихов 16 в 10 мкм (рис. 2, 17).

*Stephanocostis chantaicus* Genkal et Kuzmina. Створка 5.8 мкм в диам., штрихов 15 в 10 мкм (рис. 2, 18). — Восточная Сибирь (Genkal, Kuzmina, 1985).

Большая часть перечисленных выше новых для флоры Карелии водорослей относится к редким для России.

В донных отложениях определены некоторые таксоны (*Aulacoseira distans* (Ehrenberg) Simonsen, *Cyclotella operculata* (C. Agardh) Brébisson, *Stephanodiscus astraea* var. *intermedia* Fricke), которые требуют комментариев. Вид *Aulacoseira distans* относится к ископаемым видам (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Houk et al., 2017) и его находка в донных отложениях оз. Ламба сомнительна. Вероятнее всего, речь идет о сходном по морфологии *A. subarctica*, который отмечен в планктоне этого озера (табл. 1) и имеет широкое распространение в водных экосистемах Карелии (Komulaynen et al., 2006; Genkal, Chekryzheva, 2011; Genkal et al., 2015; Genkal, Komulaynen, 2020). Систематическое положение *Cyclotella operculata* в настоящее время неопределенное — в современных определителях этот вид отсутствует (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Houk et al., 2017). *C. operculata* согласно имеющимся иллюстрациям (Kozygenko et al., 1992) имеет сходство с *C. rossii*, который имеет широкое распространение в водоемах и водотоках Карелии (Genkal et al., 2015; Genkal, Komulaynen, 2020). Вероятнее всего форма, определенная как *C. operculata*, относится к кругу форм *C. rossii*. Разновидность *Stephanodiscus astraea* var. *intermedia* относится к сомнительным таксонам (Kozygenko et al., 1992), и вероятнее всего форма из донных отложений озера принадлежит к сходному по морфологии *Stephanodiscus neoastraea*, который отмечен в фитопланктоне этого озера (табл. 1) и имеет широкое распространение в водоемах и водотоках Карелии (Genkal, Chekryzheva, 2011; Genkal et al., 2015). Эти таксоны в таблице 2 приведены с предваряющим вопросительным знаком.

Общее число видов и разновидностей диатомовых водорослей, обнаруженных нами в фитопланктоне (88), фитоперифитоне (81) и донных отложениях (56) из 53 родов составляет 179, а также 12 водорослей определены только до рода. По нашим опубликованным данным (Genkal, Komulaynen, 2020) в пробах льда и подледной воды оз. Ламба зафиксировано 24 таксона диатомовых водорослей из 14 родов (табл. 1), с учетом которых всего в исследованных альгоценозах выявлено 186 видов и разновидностей Bacillariophyta из 53 родов (табл. 1), включая 19 представителей Centrophyceae и 166 — Pennatophyceae. Максимальное число видов отмечено в родах *Eunotia* (25), *Pinnularia* (22), *Gomphonema* (13) и *Nitzschia* (12), а наибольшее таксономическое разнообразие выявлено в фитоперифитоне. Согласно данным, полученным при светомикроскопических исследованиях, проведенных ранее, в озере было выявлено всего 25 видов диатомовых водорослей из 17 родов (Slastina, Komulaynen, 2012; Komulaynen et al., 2013; Komulaynen, 2014; Komulaynen, Slasti-

на, 2014). Таким образом, наши исследования в значительной степени расширили данные по составу Bacillariophyta озера Ламба на видовом и родовом уровнях соответственно до 198 и 53.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственных заданий КарНЦ РАН (№ ААА-А18-118020690231-1, Институт геологии; № АААА-А17-11031710040-9, Институт биологии), (№ АААА-А18-118012690095-4, Институт биологии внутренних вод РАН).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Balonov] Балонов И.М. 1975. Подготовка водорослей к электронной микроскопии. — В кн.: Методика изучения биогеоценозов. М. С. 87–89.
- [Chudaev, Gololobova] Чудаев Д.А., Гололобова М.А. 2016. Диатомовые водоросли озера Глубокого (Московская область). М. 447 с.
- [Demidov] Демидов И.Н. 2006. О максимальной стадии развития Онежского приледникового озера, изменениях его уровня и гляциоизостатическом поднятии побережий в послеледниковье. — В кн.: Геология и полезные ископаемые Карелии. Вып. 9. Труды Карельского научного центра РАН. Петрозаводск. С. 171–182.
- [Genkal et al.] Генкал С.И., Бондаренко Н.А., Щур Л.А. 2011. Диатомовые водоросли озер юга и севера Восточной Сибири. Рыбинск. 72 с.
- Genkal S.I., Chekryzheva T.A. 2011. Centric diatoms (Bacillariophyta, Centrophyceae) in Karelian waterbodies. — *Inland Water Biology*. 4 (1): 1–11. <https://doi.org/10.1134/S199508291101007X>
- [Genkal et al.] Генкал С.И., Чекрыжева Т.А., Комулайнен С.Ф. 2015. Диатомовые водоросли водоемов и водотоков Карелии. М. 202 с.
- [Genkal, Komulaunen] Генкал С.И., Комулайнен С.Ф. 2020. Диатомовые водоросли льда и подледной воды некоторых озер Карелии. — *Бот. журн.*, 105 (2): 55–64. <https://doi.org/10.31857/S0006813620020039>
- [Genkal, Kuzmina] Генкал С.И., Кузьмина А.Е. 1985. Новый род и вид *Stephanocostis chantaicus* Genkal et Kuzmina (Bacillariophyta). — *Биология внутренних вод*. 67: 8–10.
- Genkal S.I., Lepskaya E.V. 2015. Materials to the flora of Bacillariophyta of Lake Kronotskoye (the Kamchatka Peninsula, Russia). — *Int. J. Algae*. 17 (1): 14–22. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v17.i1.20>
- [Genkal, Trifonova] Генкал С.И., Трифонова И.С. 2009. Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоемов его бассейна. Рыбинск. 72 с.
- [Genkal, Vekhov] Генкал С.И., Вехов Н.В. 2007. Диатомовые водоросли водоемов Русской Арктики. М. 64 с.
- [Genkal, Yarushina] Генкал С.И., Ярушина М.И. 2018а. Диатомовые водоросли слабоизученных водных экосистем Крайнего Севера Западной Сибири. М. 212 с.
- Genkal S.I., Yarushina M.I. 2018b. Species of the genus *Geissleria* (Bacillariophyta) in Russia: morphology, taxonomy and distribution. — *Inland Water Biology*. 11 (4): 387–395.
- Houk V., Klee R., Tanaka H. 2017. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Second emended edition of Part I and II. Melosiraceae, Orthoseriaceae, Paraliaceae and Aulacosiraceae. — *Fottea*. 17 (Supplement): 1–616.
- [Komulaunen] Комулайнен С.Ф. 2003. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Карельский научный центр РАН. Петрозаводск. 43 с.
- [Komulaunen] Комулайнен С.Ф. 2014. Фитоперифитон в водоемах г. Петрозаводска (Республика Карелия). — *Труды Карельского научного центра РАН*. 2: 43–50.
- [Komulaunen et al.] Комулайнен С.Ф., Чекрыжева Т.А., Вислянская И.Г. 2006. Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск. 81 с.
- [Komulaunen et al.] Комулайнен С.Ф., Круглова А.Н., Сластина Ю.Л., Теканова Е.В., Ключкова М.А. 2013. Структура и функционирование сообществ водных организмов в малых водоемах города Петрозаводска. — *Водные объекты города Петрозаводска. Уч. пособие*. Карельский научный центр РАН. Петрозаводск. С. 67–73.
- [Komulaunen, Slastina] Комулайнен С.Ф., Сластина Ю.Л. 2014. Структурные и функциональные особенности альгоценозов озер разной степени гумификации вод (на примере водоемов г. Петрозаводска). — *Материалы научн. конф. с междунар. участием. “Экологические проблемы северных регионов и пути их решения”*. Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН. Апатиты. Ч. 2. С. 178–181.
- Komulaunen S., Slastina J., Klochkova M. 2012. Winter algae communities in the lakes and rivers ecosystems (Karelia, Russia). — In: *Current advances in algal taxonomy and its applications: phylogenetic, ecological and applied perspective*. Krakow. Poland. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences. P. 243–251.
- [Kozyrenko et al.] Козыренко Т.Ф., Логинова Л.П., Генкал С.И., Хурсевич Г.К., Шешукова-Порецкая В.С. 1992. Род: *Cyclotella* Kütz. Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II. Вып. 2. СПб. С. 24–47.
- Krammer K. 2000. Diatoms of Europe. Vol. 1. *Pinnularia*. 703 p.
- Krammer K. 2002. Diatoms of Europe. Vol. 3. *Cymbella*. 584 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Teil 1. Naviculaceae. — *Die Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart. 2 (1): 1–876.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988. Teil 2. Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. — *Die Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart. 2 (2): 1–596.



- Krammer K., Lange-Bertalot H.* 1991. Bacillariophyceae. Teil 4. Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*. — Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart. 2 (4): 1–437.
- Lange-Bertalot H., Genkal S.I. 1999. Diatoms of Siberia. — *Iconographia Diatomologica*. I. 6: 7–272.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. 2017. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. *Schmitten-Oberreifenberg*. 942 p.
- [Макарова et al.] Макарова Е.М., Слукковский З.И., Медведев А.С., Новицкий Д.Г. 2017. Оценка качества воды малых озер г. Петрозаводска по показателям бактериопланктона в подледный период. — Ученые записки Петрозаводского гос. ун-та. 6 (167): 72–77.
- [Определител'...] Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли. 1951. М. 619 с.
- [Potakhin] Потахин М.С. 2011. Морфологические особенности водоемов г. Петрозаводска. — Материалы IV Школы-конференции молодых ученых с международным участием (26–28 августа 2011 г.) “Водная среда и природно-территориальные комплексы: исследование, использование, охрана”. Карельский научный центр РАН. Петрозаводск. С. 180–183.
- [Rukovodstvo...] Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных и донных отложений. 1983. М. 240 с.
- [Shtina et al.] Штина Э.А., Антипина Г.С., Козловская Л.С. 1981. Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л. 272 с.
- [Slastina, Komulaynen] Сластина Ю.Л., Комулайнен С.Ф. 2012. Динамика биомассы фитопланктона в малых водоемах г. Петрозаводска. — Материалы V Всероссийского симпозиума с международным участием “Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах и морских водах” Карельский научный центр РАН. Петрозаводск. С. 226–229.
- [Slastina et al.] Сластина Ю.Л., Комулайнен С.Ф., Потахин М.С., Клочкова М.А. 2011. Структура криофитона в озерах города Петрозаводска. — Труды КарНЦ РАН. 4: 138–141.
- [Slastina, Kruglova] Сластина Ю.Л., Круглова А.Н. 2012. Состояние планктонных сообществ малых водоемов Петрозаводска в условиях очень теплого лета. — Материалы Всерос. научн. конф. с межд. участием “Экологические проблемы северных регионов и пути их решения”. Ч. 1. 2–5 окт. 2012. Апатиты. С. 225–228.
- [Slukovskiy, Medvedev] Слукковский З.И., Медведев А.С. 2015. Содержание тяжелых металлов и мышьяка в донных отложениях озер Четырехверстного и Ламбы (г. Петрозаводск, Республика Карелия). — Экологическая химия. 24 (1): 56–62.
- [Slukovskiy et al.] Слукковский З.И., Шелехова Т.С., Сыроежко Е.В. 2018. Отклик диатомовой флоры малого озера на воздействие тяжелых металлов в условиях урбанизированной среды Республики Карелии. — Вестник СПбУ. Науки о Земле. 63 (1): 103–123.  
<https://doi.org/10.21638/11701/spbu07.2018.106>
- [Vodnyue...] Водные объекты города Петрозаводска: учебное пособие. 2013. Карельский научный центр РАН. Петрозаводск. 109 с.

## DIATOMS IN THE ALGAL CENOSSES OF LAMBA LAKE (PETROZAVODSK, REPUBLIC OF KARELIA)

S. I. Genkal<sup>a, #</sup>, T. S. Shelekhova<sup>c, ##</sup>, and S. F. Komulaynen<sup>c, ###</sup>

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

<sup>b</sup> Institute of Geology of Karelian Research Centre RAS  
Pushkinskaya Str., 11, Petrozavodsk, 185910, Russia

<sup>c</sup> Institute of Biology of Karelian Research Centre RAS  
Pushkinskaya Str., 11, Petrozavodsk, 185910, Russia

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

<sup>##</sup>e-mail: shelekh@krc.karelia.ru

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

This scanning electron and light microscopy study has revealed 179 species and varieties of diatom algae from 53 genera (phytoplankton – 88, phytoperiphyton – 81, bottom sediments – 56), and 12 algae identified only to the genus in a small waterbody Lamba Lake in Petrozavodsk. The study of different algal cenoses in the lake, including ice and winter phytoplankton, makes it possible to expand the taxonomic spectrum of Bacillariophyta to 198. Among the recorded species, 27 are new to the flora of the Republic of Karelia and 7 of them are new to Russia (*Cymbella subhelvetica*, *Eunotia metamonodon*, *Gomphonema pseudoaugur*, *Nitzschia bryophila*, *Pinnularia complexa*, *P. rhombarea*, *Sellaphora medioconvexa*). The most species-rich genera are *Eunotia* (25), *Pinnularia* (22), *Gomphonema* (13) и *Nitzschia* (12).

**Keywords:** Bacillariophyta, phytoplankton, phytoperiphyton, bottom sediments, small city reservoir

## ACKNOWLEDGEMENTS

Financial support for the research was provided from the federal budget for the implementation of state tasks for Karelian Research Centre RAS (№ AAA-A18-118020690231-1, Institute of Geology; № AAAA-A17-11031710040-9, Institute of Biology), and for Institute for Biology of Inland Waters RAS (№ AAAA-A18-118012690095-4).

## REFERENCES

- Balonov I.M. 1975. Podgotovka vodorosley k elektronnoy mikroskopii [Preparation of algae for electron microscopy]. – In: Methods for the study of biocenoses. Moscow. P. 87–89 (In Russ.).
- Chudaev D.A., Gololobova M.A. 2016. Diatomovye vodorosli ozera Glubokogo (Moskovskaya oblast) [Diatom algae in Lake Glubokoe (Moscow reg.)]. Moscow. 447 p. (In Russ.).
- Demidov I.N. 2006. O maksimal'noj stadii razvitiya Onegzhskogo prilednikovogo ozera, izmeneniyakh ego urovnya i glyaccioizostaticheskoy podnyatii poberezhij v poslednykh etapakh [About the maximum stage of development of the Onega subglacial lake, changes in its level and glacioisostatic uplift of the coasts in the postglacial]. – In: Geologiya i poleznye iskopaemye Karelii. Vyp. 9. Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN. Petrozavodsk. P. 171–182.
- Genkal S.I., Bondarenko N.A., Shchur L.A. 2011. Diatomovye vodorosli ozer yuga i severa Vostochnoy Sibiri [Diatoms of lakes in the south and north of Eastern Siberia]. Rybinsk. 72 p. (In Russ.).
- Genkal S.I., Chekryzheva T.A. 2011. Centric diatoms (Bacillariophyta, Centrophycea) in Karelian waterbodies. – Inland Water Biology. 4 (1): 1–11.
- Genkal S.I., Chekryzheva T.A., Komulaynen S.F. 2015. Diatomovye vodorosli vodoemov i vodotokov Karelii. [Diatom algae in waterbodies and watercourses of Karelia]. Moscow. 202 p. (In Russ.).
- Genkal S.I., Komulaynen S.F. 2020. Diatoms of ice and winter phytoplankton in some lakes of Karelia. – Botanicheskiy zhurnal. 105 (2): 55–64 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620020039>
- Genkal S.I., Kuzmina A.E. 1985. New genus and species *Stephanocostis chantaicus* Genkal et Kuzmina (Bacillariophyta). – Newsletter. Biology of inland waters. 67: 8–10 (In Russ.).
- Genkal S.I., Lepskaya E.V. 2015. Materials to the flora of Bacillariophyta of Lake Kronotskoye (the Kamchatka Peninsula, Russia). – Int. J. Algae. 17 (1): 14–22. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v17.i1.20>
- Genkal S.I., Trifonova I.S. 2009. Diatomovye vodorosli planktona Ladozhskogo ozera i vodoemov ego basseyna. [Diatom algae of the plankton of Lake Ladoga and water-bodies of its basin]. Rybinsk. 72 p. (In Russ.).
- Genkal S.I., Vekhov N.V. 2007. Diatomovye vodorosli vodoemov Russkoy Arktiki: arhipelag Novaya Zemlya i ostrov Vaygach [Diatom algae of water bodies in the Russian Arctic: Novaya Zemlya Archipelago and Vaygach island]. Moscow. 64 p. (In Russ.).
- Genkal S.I., Yarushina M.I. 2018a. Diatomovye vodorosli slaboizuchennykh vodnykh ekosistem Kraynego Severa Zapadnoy Sibiri. [Diatom algae of poorly studied aquatic ecosystem in the Far North of Western Siberia]. Moscow. 212 p. (In Russ.).
- Genkal S.I., Yarushina M.I. 2018b. Species of the genus *Geissleria* (Bacillariophyta) in Russia: morphology, taxonomy and distribution. – Inland Water Biology. 11 (4): 387–395.
- Houk V., Klee R., Tanaka H. 2017. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Second emended edition of Part I and II. Melosiraceae, Orthoseriaceae, Paraliaceae and Aulacosiraceae. – Fottea. 17 (Supplement): 1–616.
- Komulaynen S.F. 2003. Metodicheskie rekomendaczii po izucheniyu fitoperifitona v mal'kikh rekakh [Guidelines for the study of phytoplankton in small rivers]. Karelskiy nauchnyy tsentr RAN. Petrozavodsk. 43 p. (In Russ.).
- Komulainen S.F. 2014. Fitoperifiton v vodoemakh g. Petrozavodsk (Respublika Karelia) [Phytoplankton in the reservoirs of Petrozavodsk (Republic of Karelia)]. – Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. 2: 43–50 (In Russ.).
- Komulaynen S.F., Chekryzheva T.A., Vislyanskaya I.G. 2006. Algoflora ozer i rek Karelii. Taksonomicheskiy sostav i ekologiya. [Algoflora of lakes and rivers of Karelia. Taxonomic composition and ecology]. Petrozavodsk. 81 p. (In Russ.).
- Komulaynen S.F., Kruglova A.N., Slastina Yu.L., Tekanova E.V., Klochkova M.A. 2013. Struktura i funktsionirovaniye soobshchestv vodnykh organizmov v mal'kikh vodoyemakh goroda Petrozavodsk [Structure and functioning of communities of aquatic organisms in small reservoirs of the city of Petrozavodsk]. – In: Water bodies of the city of Petrozavodsk: Textbook. Karelskiy nauchnyy tsentr RAN. Petrozavodsk. P. 67–73. (In Russ.).
- Komulaynen S.F., Slastina Yu.L. 2014. Strukturnyye i funktsionalnyye osobennosti algotsenozov ozer raznoy stepeni gumifikatsii vod (na primere vodoyemov g. Petrozavodsk) [Structural and functional features of algal communities of lakes of different degrees of water humification (for example, reservoirs in Petrozavodsk)]. – In: Materialy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem "Ekologicheskiye problemy severnykh regionov i puti ikh resheniya". Apatity. Part 2. P. 178–181 (In Russ.).
- Komulaynen S., Slastina J., Klochkova M. 2012. Winter algal communities in the lakes and rivers ecosystems (Karelia, Russia). – In: Current advances in algal taxonomy and its applications: phylogenetic, ecological and applied perspective. Krakow. Poland. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences. P. 243–251.
- Kozyrenko T.F., Loginova L.P., Genkal S.I., Khursevich G.K., Sheshukova-Poretskaya V.S. 1992. Genus *Cyclotella* Kütz. Diatomovye vodorosli SSSR (iskopaemye i sovremennyye) [The diatoms of the USSR (fossil and recent)]. T. II. Vyp. 2. St. Petersburg. P. 24–47 (In Russ.).
- Krammer K. 2000. Diatoms of Europe. Vol. 1. *Pinnularia*. 703 p.
- Krammer K. 2002. Diatoms of Europe. Vol. 3. *Cymbella*. 584 p.

- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Teil 1. Naviculaceae. — Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart. 2 (1): 1–876.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988. Teil 2. Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. — Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart. 2 (2): 1–596.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991. Bacillariophyceae. Teil 4. Achnantheaceae, Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und Gomphonema. — Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart. 2 (4): 1–437.
- Lange-Bertalot H., Genkal S.I. 1999. Diatoms of Siberia. — Iconographia Diatomologia. Vol. 6. P. 7–272.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. 2017. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmitten-Oberreifenberg. 942 p.
- Makarova E.M., Slukovskiy Z.I., Medvedev A.S., Novitsky D.G. 2017. Otsenka kachestva vody malykh ozer g. Petrozavodsk po pokazatelyam bakterioplanktona v podlednyy period. [Water quality assessment of small lakes in Petrozavodsk by bacterioplankton indicators in the ice period]. — Uchenyye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. 6 (167): 72–77 (In Russ.).
- Opreделitel' presnovodnykh vodorosley SSSR. Vyp. 4. Diatomovye vodorosli [Key to freshwater algae of the USSR. Iss.4. Diatom algae]. 1951. Moscow. 619 p. (In Russ.).
- Potakhin M.S. 2011. Morfologicheskiye osobennosti vodoyemov g. Petrozavodsk [Morphological features of the reservoirs of Petrozavodsk]. — In: Materialy IV Shkoly-konferentsii molodykh uchenykh s mezhdunarodnym uchastiyem (26–28 avgusta 2011 g.) “Vodnaya sreda i prirodno-territorial'nyye kompleksy: issledovaniye, ispol'zovaniye, okhrana. Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN. Petrozavodsk. P. 180–183 (In Russ.).
- Rukovodstvo po metodam gidrobiologicheskogo analiza poverkhnostnykh i donnykh otlozheniy. [Guidelines for hydrobiological analysis of surface and bottom sediments]. 1983. Moscow. 240 p. (In Russ.).
- Shtina E.A., Antipina G.S., Kozlovskaya L.S. 1981. Al'go-flora bolot Karelii i yeye dinamika pod vozdeystviyem yestestvennykh i antropogennykh faktorov [Algo-flora of the marshes of Karelia and its dynamics under the influence of natural and anthropogenic factors]. Lenin-grad. 272 p. (In Russ.).
- Slastina Yu.L., Komulainen S.F. 2012. Dinamika biomassy fitoplanktona v malykh vodoyemakh g. Petrozavodsk [Dynamics of phytoplankton biomass in small reservoirs of the city of Petrozavodsk]. — In: Materialy V Vserossiyskogo simpoziuma s mezhdunarodnym uchastiyem “Organicheskoye veshchestvo i biogennyye elementy vo vnutrennikh vodoyemakh i morskikh vodakh”. Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN. Petrozavodsk. P. 226–229 (In Russ.).
- Slastina Yu.L., Komulainen S.F., Potakhin M.S., Klochkova M.A. 2011. Struktura kriofitona v ozerakh goroda Petrozavodsk [The structure of cryophyton in the lakes of the city of Petrozavodsk]. — Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. 4: 138–141 (In Russ.).
- Slastina Yu.L., Kruglova A.N. 2012. Sostoyaniye planktonnykh soobshchestv malykh vodoyemov Petrozavodsk v usloviyakh ochen' teplogo leta [The state of plankton communities in small reservoirs of Petrozavodsk in the conditions of a very warm summer]. — In: Materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem “Ekologicheskkiye problemy severnykh regionov i puti ikh resheniya”. — Part 1. 2–5 oct. 2012, Apatity. P. 225–228 (In Russ.).
- Slukovskiy Z.I., Medvedev A.S. 2015. The content of heavy metals and arsenic in the bottom sediments of the four-hole and Lamba lakes (Petrozavodsk, Republic of Karelia). — Ekologicheskaya khimiya. 24 (1): 56–62 (In Russ.).
- Slukovskiy Z.I., Shelekhova T.S., Syroyezhko Ye.V. 2018. The response of the diatom flora of a small lake to the impact of heavy metals in the urban environment of the Republic of Karelia. — Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Nauki o Zemle. (In Russ.). 63 (1): 103–123. <https://doi.org/10.21638/11701/spbu07.2018.106>
- Vodnyye ob'yekty goroda Petrozavodsk: uchebnoye posobiye. 2013. [Water bodies of the city of Petrozavodsk: a training manual]. Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN. Petrozavodsk. 109 p. (In Russ.).

## АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ПЕЧЕНОЧНИКОВ ХРЕБТА УДОКАН (ЮЖНАЯ ЯКУТИЯ)

© 2021 г. Е. В. Софронова<sup>1,\*</sup>

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

\*e-mail: soflena@mail.ru

Поступила в редакцию 23.10.2020 г.

После доработки 11.01.2021 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

По результатам изучения коллекции печеночников, собранной на хр. Удокан, составлен аннотированный список, включающий 90 видов. Получены новые данные о распространении ряда редких на территории республики и России видов (*Bazzania tricrenata*, *Fuscocephaloziaopsis loitlesbergeri*, *Gymnomitrium commutatum*, *Herbertus aduncus*, *Lejeunea alaskana*, *Scapania rufidula* и др.). Впервые для территории Сибири приводится *Scapania verrucosa* и новые для Якутии – *Anastrophyllum assimile*, *Tetralophozia filiformis*. Представленные данные значительно дополняют сведения о распространении редких на территории России видов печеночников.

**Ключевые слова:** печеночники, экология, распространение, редкие виды, хребет Удокан, Республика Саха (Якутия), Россия

10.31857/S0006813621050045

Хребет Удокан расположен в восточной части Станового нагорья – обширной горной системы, включающей высокогорные хребты и крупные межгорные котловины. Хребет простирается от Верхнечарской впадины на севере Забайкальского края по левобережью среднего и нижнего течения р. Хани до р. Олекма в Южной Якутии. Хребет сложен в основном породами докембрийских формаций. Распространены граниты, гранодиориты, сланцы и гнейсы, иногда с прослоями кальцифиров архейского возраста, реже встречаются протерозойские интрузии – щелочные граносиениты, сиениты и дайки долеритов. Во всех водотоках исследованного района отмечается повышенное фоновое содержание молибдена, титана и вольфрама. Общая протяженность хребта 200 км, преобладающие высоты в районе работ от 1300 до 2000 м над ур. м., максимальная – 2087 м над ур. м. Рельеф гольцово-альпийский, преобладают крутые склоны с курумами и скальными выступами, в вершинной части развиты кары, цирки, узкие пилообразные гребни, сочетающиеся местами с относительно выровненными участками – фрагментами исходной поверхности выравнивания (Atlas..., 1997; Malaya..., 2009).

Климат резко континентальный, среднегодовое количество осадков до 600 мм; среднегодовая температура около –11.3°C. Средняя температура

воздуха в июле +14.7°C, в январе –37.3°C (Ерова, 2014). Территория исследования относится к области сплошного распространения многолетней мерзлоты.

Основными растительными поясами являются таежный, подгольцовый и тундровый. Верхний предел распространения таежного пояса из *Larix cajanderi* до 1300 м над ур. м. Широко распространены лиственничники с густым подлеском из кедрового стланика, дюшекии кустарниковой, ерника и шиповника с хорошо развитым кустарничковым ярусом из багульника, грушанки круглолистной, линнеи северной, брусники, а также лиственничники рододендроновые (*Rhododendron aureum*)-сфагновые. Реже встречаются березняки из березы каменной черничные, папоротниковые, рододендроновые (*Rhododendron aureum*) или гилокомиумовые. По берегам горных озер в пределах таежного пояса иногда отмечаются разнотравные ельники из ели сибирской. Выше распространения лиственницы изредка встречаются каменноберезняки с кедровым стлаником, линнеей северной, рододендроном золотистым и брусникой. Подгольцовый пояс из кедрового стланика хорошо выражен и простирается в районе работ до 1600 м над ур. м. Реже здесь встречаются вкрапления сообществ из ольхи кустарниковой. Тундровый пояс представлен кустарнич-

**Таблица 1.** Пункты сбора печеночников на хребте Удокан (Южная Якутия)  
**Table 1.** Collecting localities of liverworts on Udokan Range (South Yakutia)

Пункты сбора/Localities	Координаты Latitude; Longitude	Высота над уровнем моря, м Altitude, m a. s. l.
1 – среднее течение р. Мекю-Сала/Middle course of the Mekyu-Sala River	57°07' N; 120°33' E	~700
2 – ручей Бочоноктаах, правый приток р. Мекю-Сала/Bocho-noktaakh Creek, right tributary of the Mekyu-Sala River	57°08'–11' N; 120°30'–33' E	~850–1400
3 – каскад озер в верховьях безымянного правого притока р. Ат-Бастах/Cascade of lakes in upper reaches of a nameless right tributary of the At-Bastakh River	57°15' N; 120°29' E	~1400–1600
4 – истоки безымянного правого притока р. Ат-Бастах выше каскада озер/Sources of a nameless right tributary of the At-Bastakh River above the cascade of lakes	57°16' N; 120°30'–31' E	~1500–1900
5 – берег оз. Синнигэс/Sinniges Lake shore	57°17' N; 120°35' E	~1300
6 – истоки р. Ангара/Sources of the Angara River	57°18' N; 120°27' E	~2000
7 – берег озера в верховьях реки Ангара/Lake shore in the upper reaches of the Angara River	57°18' N; 120°24' E	~1050

ковыми, моховыми и лишайниковыми тундрами. В местах с затрудненным стоком влаги развиваются сфагновые или осоковые болота, а на участках с поздно стаивающим снегом – нивальные луговины.

Первые сведения о печеночниках хр. Удокан приводятся в работе В.А. Бакалина (Bakalin, 2004), в которой для хребта указывается 127 видов и 5 разновидностей.

В 2002 г. на хребте Удокан автором были проведены сборы печеночников маршрутным методом в бассейнах рек Ат-Бастах и Мекю-Сала. На основе этих сборов составлен аннотированный список печеночников хр. Удокан, включающий 90 видов. В списке виды расположены в алфавитном порядке. Звездочкой отмечены новые виды для флоры печеночников хр. Удокан. Для каждого вида указывается номер пункта местонахождения (табл. 1), в круглых скобках пояса растительности (ТЖ – таежный, ПГ – подгольцовый, ТН – тундровый). Для всех видов указывается субстрат, местообитание и отмечается наличие репродуктивных органов. Для редких видов дополнительно приводятся сопутствующие виды и краткие комментарии. Номенклатура печеночников в основном дана согласно “World checklist of hornworts and liverworts” (Söderström et al., 2016). Все образцы хранятся в Гербарии Института биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск (SASY).

\**Anastrophyllum assimile* (Mitt.) Steph. – 2 (ТЖ): на почве в трещинах скал в зарослях дюшекии кустарниковой в распадке ручья, отдельными стеб-

лями в смеси с *Bazzania tricrenata*, *Diplophyllum obtusifolium*, *Marsupella emarginata*, *Schistochilopsis incisa*, *Sphenolobus minutus*, *Tetralophozia filiformis*, *Trilophozia quinquedentata*; на камнях, покрытых почвой, по берегу ручья в распадке западной экспозиции, отдельными стеблями в смеси с *Aneura pinguis*, *Marsupella emarginata*, *Riccardia chamedryfolia*, *Scapania crassiretis*, *Trilophozia quinquedentata*; на почве в трещинах мокрой скальной стенки, отдельными стеблями в смеси с *Blepharostoma trichophyllum*, *Cephalozia bicuspidata*, *Scapania parvifolia*, *Schistochilopsis incisa*, *Trilophozia quinquedentata*. Вид представлен своеобразной формой с сильно удлиненными лопастями, как и в образцах из Иркутской обл. (Mamontov, Konstantinova, 2017).

*Aneura pinguis* (L.) Dumort. – 2, 3 (ТЖ, ТН): на почве в трещинах скальных стенок и на камнях, покрытых почвой, по берегу ручья.

*Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trevis. – 3, 4, 7 (ПГ, ТН): на почве в нивальной луговине, в воде мочажины осокового болотца и по берегу ручья, покрытого мхами, на почве у тающего снежника, на почве и мелкозем в трещинах скальных стенок. Обычно со спорофитами.

*Barbilophozia barbata* (Schmidel ex Schreb.) Loeske – 2, 3, 7 (ТЖ, ПГ, ТН): на гниющей древесине в кустарничковом лиственничном лесу, на коре березы в моховом каменноберезняке, на почве в нишах между камнями курумника и трещинах скальной стенки.

*B. hatcheri* (A. Evans) Loeske – 3, 4, 7 (ТЖ, ПГ, ТН): на коре и комле березы в разнотравно-вейниковом каменноберезняке, на коре ольхи ку-

старниковой по краю берега ручья, на мелкоземме между камнями курумника. Всегда с выводковыми почками, один раз с периантиями.

*B. sudetica* (Nees ex Huebener) L. Söderstr., De Roo et Hedd. — 3–7 (ПГ, ТН): на почве, мелкоземме и камнях, покрытых почвой, в нишах между камнями курумников, на почве на уступчиках скальной стенки, на почве и камнях по берегам ручьев. Всегда с выводковыми почками.

\**Bazzania tricrenata* (Wahlenb.) Lindb. — 2 (ТЖ): на почве в трещинах скал с зарослями дюшекии кустарниковой, сплошным покрытием до 1 кв. см в смеси с *Anastrophyllum assimile*, *Diplophyllum obtusifolium*, *Marsupella emarginata*, *Schistochilopsis incisa*, *Sphenolobus minutus*, *Tetralophozia filiformis*, *Trilophozia quinqueidentata*.

*Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dumort. — 2–4, 7 (ТЖ, ПГ, ТН): на гниющей древесине в кустарничковом лиственничном лесу и разнотравных ельниках, коре березы в травяном каменноберезняке, на основании ствола ольхи по берегу озера, на почве, камнях, покрытых почвой, гниющей древесине и в сфагновой дернине по берегам ручьев, на почве на уступчиках и в трещинах скальных стенок. Иногда со спорофитами.

*Calycularia laxa* Lindb. et Arnell — 2, 6 (ТЖ, ТН): на камнях, покрытых почвой, по берегу ручья и на почве в нишах между камнями курумника.

*Calypogeia integristipula* Steph. — 1, 4, 7 (ТЖ, ПГ, ТН): на почве в нишах в кустарничковом лиственничном редколесье и кустарничковой тундре, на комле березы в разнотравно-вейниковом каменноберезняке, гниющей древесине среди камней курумника, на камнях и в сфагновой дернине по берегам ручьев.

*C. muelleriana* (Schiffn.) Müll. Frib. — 1, 4 (ТЖ, ТН): на почве в нишах в кустарничковом лиственничном редколесье и на деградирующей сфагновой дернине по берегу ручья.

*Cephalozia bicuspidata* (L.) Dumort. — 1–4, 6, 7 (ТЖ, ПГ, ТН): на комле березы, почве, гниющей древесине, мелкоземме и камнях, покрытых почвой, в нишах в кустарничковом лиственничном редколесье, каменноберезняке, ельнике, нивальной луговине, лишайниковой тундре, на курумниках, уступчиках и трещинах скальных стенок, по берегам ручьев. Часто с периантиями (автеция), иногда со спорофитами.

*Cephalozia rubella* (Nees) Warnst. — 1 (ТЖ): на почве в нишах в кустарничковом лиственничном редколесье; со спорофитами.

\**C. varians* (Gottsche) Steph. — 2, 3 (ТЖ, ТН): на гниющей древесине в папоротниково-кустарничковом каменноберезняке, на мелкоземме в трещинах скальной стенки. С выводковыми почками и периантиями.

*Diplophyllum obtusifolium* (Hook.) Dumort. — 2 (ТЖ): на почве в трещинах скал и на камнях по берегу ручья. Обычно с периантиями (пареция, один раз в сочетании с автецией), один раз со спорофитами.

*D. taxifolium* (Wahlenb.) Dumort. — 2 (ТЖ): на почве на уступчиках и в трещинах мокрых скальных стенок. Обычно с выводковыми почками.

*Frullania davurica* Hampe — 2 (ТЖ): на почве в нише сухих скальных останцов на склоне южной экспозиции.

\**F. subarctica* Vilnet, Borovich. et Bakalin — 2, 3 (ТЖ, ТН): на почве и мелкоземме на уступчиках и в трещинах скальных стенок.

*Fuscocephalozia albescens* (Hook.) Váňa et L. Söderstr. — 3, 4, 7 (ПГ, ТН): на почве в нивальной луговине, по берегу ручья, на уступчике скальной стенки и на почве у тающего снежника.

\**F. loitlesbergeri* (Schiffn.) Váňa et L. Söderstr. — 2 (ТЖ): в сфагновой дернине в лишайниково-кустарничковом лиственничном редколесье, сплошным покрытием до 1 кв. см с примесью *Mylia anomala*.

*Gymnocolea inflata* (Huds.) Dumort. — 3, 4, 7 (ТЖ, ПГ, ТН): на гниющей древесине в ельнике, на почве в нивальной луговине, в воде мочажины осокового болотца, на уступчиках скальных стенок и на камне курумника. Иногда с периантиями.

\**Gymnomitrium commutatum* (Limpr.) Schiffn. — 2 (ТЖ): на почве в трещинах мокрой скальной стенки, сплошным покрытием до 1 кв. см с примесью *Diplophyllum taxifolium*, *Lejeunea alaskana*, *Scapania crassiretis*, *S. glaucocephala*, *Schistochilopsis incisa*. 3 (ТН): на мелкоземме между камнями курумника, отдельными стеблями в смеси с *Gymnomitrium concinnatum*, *G. coralloides*, *Sphenolobus minutus*, *S. saxicola*.

*G. concinnatum* (Lightf.) Corda — 3, 6, 7 (ПГ, ТН): на почве и мелкоземме в трещинах скальных стенок, на камнях, покрытых почвой, в нишах между камнями курумников. Иногда с гинееями.

*G. coralloides* Nees — 3 (ПГ, ТН): на почве и мелкоземме между камнями курумника и в трещинах скальной стенки.

*Herbertus aduncus* (Dicks.) Gray — 2 (ТЖ): на почве в нише на сухих скальных останцах на склоне южной экспозиции, отдельными стеблями в смеси со *Scapania sphaerifera* и *Sphenolobus minutus*; на почве в трещинах мокрой скальной стенки, отдельные стебли в смеси с *Lejeunea alaskana* и *Scapania verrucosa*.

*Isopaches bicrenatus* (Schmidel ex Hoffm.) H. Buch — 3, 6, 7 (ПГ, ТН): на почве в зарослях кедрового стланика, нивальной луговине, на уступчиках скальной стенки, между камнями ку-

румников. Всегда с выводковыми почками, один раз с периантиями (пареция).

*Jungermannia pumila* With. — 7 (ТЖ): на почве по берегу ручья. С периантиями (пареция).

\**Lejeunea alaskana* (R.M. Schust. et Steere) Inoue et Steere — 2 (ТЖ): на почве в трещинах мокрой скальной стенки, отдельные стебли в смеси с *Dipllophyllum taxifolium*, *Gymnomitrium commutatum*, *Scapania crassiretis*, *S. glaucocephala*, *Schistochilopsis incisa* и сплошным покрытием до 100 кв. см с примесью *Herbertus aduncus*, *Scapania verrucosa*. С мужскими и женскими растениями (пареция и автеция). 3 (ТН): на мелкозем в трещинах скальной стенки, сплошным покрытием до 100 кв. см с примесью *Cephalozia varians*, *Frullania subarctica*, *Gymnomitrium concinnatum*, *Trilophozia quinquedentata*, *Tritomaria exsecta*.

*Lepidozia reptans* (L.) Dumort. — 2 (ТЖ, ПГ): на основании ствола ольхи и на гниющей древесине в кустарничковом лиственничном лесу и по берегам ручьев, в дернине *Dicranum* sp. в зарослях кедрового стланика.

\**Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dumort. — 2 (ТЖ): на торфянистой почве в воде ручья.

*L. minor* Nees — 7 (ТЖ): на коре тополя в разнотравном ельнике. С выводковыми почками.

*Lophozia savicziae* Schljakov — 2, 4, 6, 7 (ТЖ, ПГ, ТН): на обнажении почвы в зарослях кедрового стланика, в дернине *Dicranum* sp. под валуном в кустарничково-лишайниковой тундре, на почве в нишах между камнями курумников и на уступчиках скальной стенки. Обычно с выводковыми почками и периантиями, один раз со спорофитами.

\**L. silvicoloides* N. Kitag. — 3 (ТЖ): на камнях, покрытых почвой, в нишах между камнями курумника. С выводковыми почками, периантиями и андроцеями.

*L. ventricosa* (Dicks.) Dumort. — 2, 7 (ТЖ): на гниющей древесине в кустарничковом лиственничном лесу, травяном каменноберезняке и на берегу ручья, на основании ствола ольхи по берегу озера, на почве среди камней курумника. Всегда с выводковыми почками, один раз со спорофитами.

*L. wenzelii* (Nees) Steph. — 4 (ТН): на почве у тающего снежника. С выводковыми почками.

*Lophozia excisa* (Dicks.) Konstant. et Vilnet — 3, 4 (ТН): на почве, у тающего снежника, на мелкозем между камнями курумника. Всегда с выводковыми почками.

*L. longidens* (Lindb.) Konstant. et Vilnet — 2–4, 7 (ТЖ, ПГ, ТН): на гниющей древесине, коре тополя и основании ствола березы каменной в разнотравных ельниках; на гниющей древесине и коре березы в кустарничковом, моховом и травяном каменноберезняках; на коре ольхи кустарни-

ковой по берегу ручья и озера; на гниющей древесине на берегу озера; на почве в трещинах скальной стенки. Всегда с выводковыми почками, один раз со спорофитами.

*L. polaris* (R.M. Schust.) Konstant. et Vilnet — 2, 4 (ТЖ, ПГ, ТН): на почве в нишах между камнями курумника и по берегам ручьев, покрытых мхами. Всегда с выводковыми почками.

*Marsupella apiculata* Schiffn. — 3, 4 (ПГ, ТН): на почве между камнями курумника, на обнажении почвы, вытаявшего из-под снежника.

\**M. arctica* (Berggr.) Bryhn et Kaal. — 4 (ТН): на почве среди камней на платообразной седловине, чистым сплошным покрытием до 100 кв. см. Редкий в России арктомонтанный вид. Для территории Якутии ранее приводился с Новосибирских островов (Zhukova, 1982) и хр. Улахан-Чистай (Sofronova, 2019). Второе местонахождение для Южной Сибири, ранее приводился для хр. Кодар (Afonina et al., 2013).

*M. boeckii* (Austin) Lindb. ex Kaal. — 7 (ПГ): на почве на уступчиках скальной стенки. С периантиями и андроцеями.

*M. emarginata* (Ehrh.) Dumort. — 2–4, 6, 7 (ТЖ, ПГ, ТН): на почве на уступчиках и в трещинах скальных стенок, на почве и мелкозем между камнями курумников, в нише сухих скальных останцов и на камнях, покрытых почвой по берегам ручьев. Иногда со спорофитами.

\**Mesoptychia bantriensis* (Hook.) L. Söderstr. et Váňa — 7 (ТЖ): на основании ствола ольхи по берегу озера, на почве по берегу ручья.

\**M. gillmanii* (Austin) L. Söderstr. et Váňa — 2 (ТЖ): на почве в трещинах мокрой скальной стенки, на камнях, покрытых почвой в русле пересохшего ручья и уступчиков мокрой скальной стенки. Обычно с периантиями (пареция), один раз со спорофитами.

*M. heterocolpos* (Thed. ex Hartm.) L. Söderstr. et Váňa — 2, 3 (ТЖ, ТН): на почве в трещинах скальной стенки и нише сухих скальных останцов. Обычно с выводковыми почками.

*Metzgeria pubescens* (Schrank) Raddi — 2 (ТЖ): на почве в нише на сухих скальных останцах на склоне южной экспозиции.

*Mylia anomala* (Hook.) Gray — 2, 3 (ТЖ, ПГ): в сфагновой дернине в лишайниково-кустарничковом лиственничном редколесье и осоковом болотце. Один раз с выводковыми почками и периантиями.

*Nardia geoscyphus* (De Not.) Lindb. — 7 (ПГ): на почве на уступчиках скальной стенки, на мелкозем на галечнике ручья. С периантиями (пареция).

*Neoorthocaulis attenuatus* (Mart.) L. Söderstr., De Roo et Hedd. — 7 (ТЖ): на коре комля березы в мо-

ховом каменноберезняке. С выводковыми почками.

*N. binsteadii* (Kaal.) L. Söderstr., De Roo et Hedd. — 4 (ТН): в сфагновой дернине в сфагновом болоте. С андроцеями.

\**Odontoschisma macounii* (Austin) Underw. — 2 (ТЖ): на почве на уступчиках и в трещинах мокрых скальных стенок.

*Pellia neesiana* (Gottsche) Limpr. — 7 (ТЖ): на почве на берегу ручья.

*Plagiochila porelloides* (Torr. ex Nees) Lindenb. — 2 (ТЖ): на почве в трещинах мокрой скальной стенки и сухих скальных останцов, камнях, покрытых почвой, в русле пересохшего ручья, на мелкозем в нишах между камнями курумника, гниющей древесине на берегу ручья.

\**Prasanthus suecicus* (Gottsche) Lindb. — 3 (ПГ): на почве в нивальной луговине. Со спорофитами.

*Preissia quadrata* (Scop.) Nees — 3 (ТН): на почве в трещинах скальной стенки. Со спорофитами.

*Ptilidium ciliare* (L.) Hampe — 2–5, 7 (ТЖ, ПГ, ТН): на гниющей древесине в кустарничковом лиственничном лесу, на комле березы в моховом и травяном каменноберезняках, в сфагновой дернине в сфагновом болоте, на почве в трещинах скальной стенки, на камнях, покрытых почвой, по берегу ручья.

*P. pulcherrimum* (Weber) Vain. — 2, 5, 7 (ТЖ): на коре ствола, выступающих корнях и комле березы в кустарничковых, моховом и разнотравно-вейниковом каменноберезняках, на коре основания ствола ели в разнотравном ельнике.

*Radula complanata* (L.) Dumort. — 7 (ТЖ): на коре тополя в разнотравном ельнике. Со спорофитами.

\**Riccardia chamedryfolia* (With.) Grolle — 2 (ТЖ): на камнях, покрытых почвой, по берегу ручья.

*Scapania crassiretis* Bryhn — 2, 3 (ТЖ, ТН): на почве, камнях, покрытых почвой, и гниющей древесине по берегам ручьев, на почве в трещинах скальных стенок. Обычно с выводковыми почками, один раз со спорофитами.

*S. curta* (Mart.) Dumort. — 2, 4 (ТЖ, ТН): на почве и гниющей древесине по берегам ручьев, на почве в нише сухих скальных останцов, на почве у снежника. Всегда с выводковыми почками.

*S. degenii* Schiffn. ex Müll. Frib. — 3 (ТН): на мелкозем и почве в трещинах скальных стенок. С выводковыми почками.

*Scapania glaucosephala* (Taylor) Austin — 2 (ТЖ): на почве в трещинах мокрой скальной стенки, отдельные стебли в смеси с *Diplophyllum taxifolium*, *Gymnomitrium commutatum*, *Scapania crassiretis*, *Schistochilopsis incisa*. С выводковыми почками. Интересный, не совсем обычный экотоп, так как

вид предпочитает произрастать на гниющей древесине, реже на основаниях стволов деревьев.

*S. gymnostomophila* Kaal. — 2 (ТЖ): на почве на уступчиках отвесной скалы северной экспозиции в каменноберезняке; с выводковыми почками.

*S. hyperborea* Jørg. — 3, 4 (ПГ, ТН): на мелкозем и камнях, покрытых почвой, в нишах между камнями курумника, на почве по берегу ручья, открытого мхами. Обычно с выводковыми почками.

*S. irrigua* (Nees) Nees — 7 (ТЖ): на гниющей древесине в разнотравном ельнике, на почве по берегу ручья. Один раз с андроцеями.

*S. kaurinii* Ryan — 3, 6 (ПГ, ТН): на почве в нивальной луговине и на почве в нишах между камнями курумника.

*S. microdonta* (Mitt.) Müll. Frib. — 2, 3, 6 (ТЖ, ТН): на почве и мелкозем в трещинах скальной стенки и в нишах между камнями курумников. Иногда с выводковыми почками, один раз с андроцеями.

*S. mucronata* H. Buch — 2, 7 (ТЖ): на гниющей древесине в папоротниково-кустарничковом каменноберезняке и разнотравном ельнике. С выводковыми почками.

*S. parvifolia* Warnst. — 2–4 (ТЖ, ПГ, ТН): на почве в кустарничковой и лишайниковой тундрах, нишах на нивальной луговине, на уступчиках отвесной скалы, на камнях, покрытых почвой, в нишах между камнями курумника. Обычно с выводковыми почками, один раз с андроцеями и периянтиями.

\**S. praetervisa* Meyl. — 3 (ТН): на почве в трещинах скальной стенки. С выводковыми почками.

*S. rufidula* Warnst. — 3 (ПГ): на почве по берегу ручья в нивальной луговине.

\**S. scandica* (Arnell et H. Buch) Macvicar — 6 (ТН): на почве среди камней курумника. С периянтиями.

\**S. sphaerifera* H. Buch et Tuom. — 2–4, 6 (ТЖ, ТН): на мелкозем и почве в нишах между камнями курумников, в трещинах скальных стенок и сухих скальных останцов. Всегда с выводковыми почками.

*S. spitsbergensis* (Lindb.) Müll. Frib. — 4–7 (ПГ, ТН): на камнях, покрытых почвой, по берегу ручья, на почве и мелкозем между камнями курумников и на уступчиках скальной стенки. Два раза со спорофитами.

*S. subalpina* (Nees ex Lindenb.) Dumort. — 7 (ТЖ): на гниющей древесине в пойме ручья в разнотравном ельнике. С выводковыми почками и андроцеями.

\**S. verrucosa* Heeg — 2 (ТЖ): на почве в трещинах мокрой скальной стенки, отдельные стебли в смеси с *Herbertus aduncus*, *Lejeunea alaskana*. Вид впервые выявлен в Сибири, спорадически встре-



чается в Приморском крае и на Кавказе (Mamonov, Potemkin, 2013).

*Schistochilopsis grandiretis* (Lindb. ex Kaal.) Konstant. — 4 (ТН): на деградирующей сфагновой дернине по берегу ручья.

*S. incisa* (Schrad.) Konstant. — 2, 4 (ТЖ, ТН): на гниющей древесине в кустарничковом листовничном лесу, на почве в трещинах мокрых скальных стенок, на почве, камнях, покрытых почвой, и гниющей древесине по берегам ручьев. Иногда с выводковыми почками.

*S. opacifolia* (Culm. ex Meyl.) Konstant. — 3, 7 (ПГ): на почве в нишах на нивальной луговине и на уступчиках скальной стенки.

*Schljakovia kunzeana* (Huebener) Konstant. et Vilnet — 3, 5 (ПГ): в сфагновой дернине в осоковом болотце, на камнях, покрытых почвой, по берегу ручья.

*Solenostoma confertissimum* (Nees) Schljakov — 3, 4, 7 (ТЖ, ПГ, ТН): на гниющей древесине в ельнике, на почве в нивальной луговине, на почве у снежника и по берегу ручья, покрытого мхами. Иногда со спорофитами.

*S. obovatum* (Nees) C. Massal. — 7 (ТЖ): на почве по берегу ручья. С периантиями (парезия).

*Sphenolobus minutus* (Schreb. ex D. Crantz) Berggr. — 1–4, 7 (ТЖ, ПГ, ТН): на почве и гниющей древесине в кустарничковых и моховом листовничных лесах и редколесьях, на коре березы и гниющей древесине в травяном каменноберезняке, на основании ствола березы в разнотравном ельнике, на основании ствола ольхи по берегу озера, на почве в зарослях кедрового стланика, в лишайниковой тундре и нивальной луговине, в трещинах скал и между камнями курумников, на почве, гниющей древесине и камнях по берегам ручьев. Иногда с выводковыми почками, два раза со спорофитами.

*S. saxicola* (Schrad.) Steph. — 2, 3, 7 (ТЖ, ПГ, ТН): на коре комля березы в моховом каменноберезняке, на мелкоземке и почве в нишах между камнями курумников, в трещинах скальной стенки и сухих скальных останцов.

*Tetralophozia filiformis* (Steph.) Urmí — 2 (ТЖ): на почве в трещинах скал в зарослях дюшекии кустарниковой в распадке ручья, отдельными стеблями в смеси с *Anastrophyllum assimile*, *Bazzania tricrenata*, *Diplophyllum obtusifolium*, *Marsupella emarginata*, *Schistochilopsis incisa*, *Sphenolobus minutus*, *Trilophozia quinquedentata*. Самое северное местонахождение в мире (Konstantinova, 2002).

*T. setiformis* (Ehrh.) Schljakov — 2–7 (ТЖ, ПГ, ТН): на камнях, покрытых почвой по берегу ручья, на мелкоземке и почве между камнями курумников и в трещинах скальной стенки.

*Trilophozia quinquedentata* (Huds.) Bakalin — 2–5, 7 (ТЖ, ПГ, ТН): на гниющей древесине в разно-

травных ельниках, коре березы в травяном каменноберезняке, основании стволов ольхи кустарниковой по краю берега ручья и озера, на почве и мелкоземке в трещинах скальных стенок, в нишах между камнями курумников и сухих скальных останцов, на почве и камнях, покрытых почвой, по берегам ручьев. Один раз с выводковыми почками и андроеями.

*Tritomaria exsecta* (Schmidel) Schiffn. ex Loeske — 2, 3 (ТЖ, ТН): на почве по берегу ручья и в трещинах скальных стенок, на гниющей древесине на берегу ручьев. Всегда с выводковыми почками, один раз с андроеями.

*T. exsectiformis* (Breidl.) Schiffn. — 2, 7 (ТЖ): на гниющей древесине в кустарничковом листовничном лесу, на гниющей древесине и коре березы в папоротниково-кустарничковом каменноберезняке, на основании ствола ольхи по берегу озера. Всегда с выводковыми почками.

В ходе проведенных исследований для хр. Удокан выявлено 90 видов печеночников, из них 19 видов приводятся впервые для флоры печеночников хребта. Получены новые данные о распространении ряда редких на территории республики и России видов. Впервые для Сибири приводится *Scapania verrucosa*, для Якутии — *Anastrophyllum assimile*, *Tetralophozia filiformis*. В республике только на хр. Удокан отмечены *Bazzania tricrenata* и *Fuscocephaloziopsis loitlesbergeri*.

Район исследований в пределах Якутии занимает самое южное положение. Во флоре хребта присутствует целый ряд бореальных видов, которые отсутствуют или редко встречаются в севернее расположенных горных системах Верхоянский и Черского. К таким видам относятся *Bazzania tricrenata*, *Fuscocephaloziopsis loitlesbergeri*, *Lepidozia reptans*, *Lophocolea heterophylla*, *L. minor*, *Neoorthocaulis attenuatus*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Tritomaria exsecta*, *Scapania glaucocephala*. Последний вид включен в Красную книгу Республики Саха (Якутия) (Красная..., 2017). В северо-восточных горах большинство этих видов отмечены на южных отрогах Юдомо-Майского нагорья и хр. Сетте-Дабан.

Следует отметить, что сборы печеночников в районе работ проводились в основном в подгольцовом и тундровом поясах. В таежном поясе (точки 1, 2, частично верхний таежный в точках 3, 7) сборы проводились во время кратковременных стоянок в первые и последние дни полевых работ. Однако только в высокогорной части выявлено всего 25 видов. Из них подавляющее большинство — арктомонтанные виды: *Anthelia juratzkana*, *Fuscocephaloziopsis albescens*, *Gymnomitron concinatum*, *G. corallioides*, *Marsupella apiculata*, *M. boeckii*, *Scapania kaurinii*, *S. spitsbergensis*, *Schistochilopsis grandiretis*, *S. opacifolia* и другие, широко распространенные и часто встречающиеся в горах

Якутии. К интересным находкам относятся *Marsupella arctica* и *Prasanthus suecicus*. *Marsupella arctica*, редкий в России арктомонтанный вид, ближайшее местонахождение на хр. Кодар (Забайкальский край) (Afonina et al., 2013). *Prasanthus suecicus*, арктомонтанный вид, довольно широко распространенный в Гренландии, Европейской и Западно-Сибирской Арктике, гораздо реже встречается в Восточно-Сибирской Арктике, а в континентальной Сибири очень редок (Váňa, 2010), включен в Красную книгу Республики Саха (Якутия) (Krasnaya..., 2017). Ближайшие местонахождения на юге Забайкальского края (Mamontov, Afonina, 2012), хр. Хамар-Дабан (Kazanovsky, Potemkin, 1995) и хр. Сунтар-Хаята на г. Мус-Хая (Sofronova et al., 2015).

Только в таежном поясе отмечено 33 вида. Только здесь собраны практически все интересные редко встречающиеся на территории республики и/или России арктомонтанные и монтанные виды – *Anastrophyllum assimile*, *Bazzania tricrenata*, *Gymnomitrium commutatum*, *Herbertus aduncus*, *Scapania verrucosa*, *Tetralophozia filiformis*. Все эти виды произрастают на почве в трещинах скал. *Anastrophyllum assimile* – арктомонтанный вид, редко встречающийся на территории России, ближайшее его местонахождение на хр. Кодар (Mamontov, 2013). Редкий вид – *Gymnomitrium commutatum*, в России встречается спорадично, включен в Красную книгу Российской Федерации (Krasnaya..., 2008), ближайшее местонахождение на хр. Кодар (Afonina et al., 2013). *Herbertus aduncus*, арктомонтанный вид, распространенный в азиатской части России, встречается спорадично, ранее был собран в предгорьях хр. Удокан (Bakalin, 2004).

В таежном, подгольцовом и тундровом поясах отмечено 32 вида. В основном это широко распространенные виды: *Aneura pinguis*, *Barbilophozia barbata*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Calypogeia* spp., *Cephalozia bicuspida*, *Ptilidium ciliare*, *Scapania crassiretis*, *S. microdonta*, *S. parvifolia*, *Sphenobolus* spp., *Tetralophozia setiformis*, *Trilophozia quinqueidentata* и другие. Здесь можно отметить три интересные находки. Арктомонтанный вид *Calycularia laxa*, редко встречается в континентальной Сибири (Konstantinova, Mamontov, 2010). Ближайшие местонахождения в Забайкальском крае (Bakalin, 2004; Afonina et al., 2013). Арктомонтанный вид *Lejeunea alaskana* спорадично, хотя и неоднократно отмечен в горах северо-восточной Якутии, однако южнее становится редок, включен в Красную книгу Республики Саха (Якутия) (Krasnaya..., 2017). Ближайшие местонахождения в Республике Бурятия (Tubanova et al., 2017) и Забайкальском крае (Afonina et al., 2013). *Scapania sphaerifera* не редок в горах Якутии, однако на территории республики всегда произрастает в незначительной примеси к другим печеночни-

кам, включен в Красную книгу Российской Федерации (Krasnaya..., 2008). В целом во флоре хр. Удокан по числу видов преобладают арктомонтанные (35), арктобореальномонтанные (27) и бореальные (14) виды.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Крайне признательна Кузнецовой Людмиле Васильевне, благодаря которой стала возможной поездка в труднодоступный район хр. Удокан. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по проекту "Растительный покров криолитозоны таежной Якутии: биоразнообразие, средообразующие функции, охрана и рациональное использование" (тема № 0297-2021-0023, ЕГИСУ НИОКТР № АААА-А21-121012190038-0) и частично поддержана грантом РФФИ № 19-04-01270.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Afonina et al.] Афонина О.М., Мамонтов Ю.С., Чернядьева И.В. 2013. Новые и редкие виды печеночников и мхов для Забайкальского края. – Бот. журн. 98 (11): 1427–1440.
- [Atlas...] Атлас Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа. 1997. М. 48 с.
- [Bakalin] Бакалин В.А. 2004. Печеночники Станового нагорья (Восточная Сибирь). – Арктоа. 13: 73–83. <https://doi.org/10.15298/arctoa.13.10>
- [Erova] Эпова Е.С. 2014. Геоэкологические аспекты поведения химических элементов в условиях криогенной зоны окисления на примере Удоканского месторождения (Восточное Забайкалье): Дис. ... канд. геол.-мин. наук. Чита. 129 с.
- [Kazanovsky, Potemkin] Казановский С.Г., Потемкин А.Д. 1995. К флоре печеночных мхов хребта Хамар-Дабан (южное Прибайкалье). – Новости сист. низш. раст. 30: 98–110.
- [Konstantinova] Константинова Н.А. 2002. Род *Tetralophozia* (R.M. Schust.) Schljakov (Lophoziales, Hepaticae) в России. – Арктоа. 11: 45–52. <https://doi.org/10.15298/arctoa.11.06>
- Konstantinova N.A., Mamontov Yu.S. 2010. A revision of the genus *Calycularia* Mitt. (Calyculariaceae, Marchantiophyta). – Арктоа. 19: 117–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.19.09>
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2017. М. 412 с.
- [Malaya...] Малая энциклопедия Забайкалья: Природное наследие. 2009. Новосибирск. 698 с.
- Mamontov Yu.S. 2013. New liverwort records from Zabaikal'sky Territory. 7. New bryophyte records. 2. – Арктоа. 22: 239–262. <https://doi.org/10.15298/arctoa.22.33>
- Mamontov Yu.S., Afonina O.M. 2012. New liverwort records from Zabaikal'sky Territory. 6. – Арктоа. 21:

- 290–294.  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.21.27>
- [Mamontov, Konstantinova] Мамонтов Ю.С., Константинова Н.А. 2017. Печеночники (Marchantiophyta) Иркутской области. — Бот. журн. 102 (4): 494–519.
- Mamontov Yu.S., Potemkin A.D. 2013. *Scapania verrucosa* Heeg (Scapaniaceae, Marchantiophyta) in Russia. — Arctoa. 22: 145–149.  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.22.23>
- Söderström L., Hagborg A., von Konrat M., Bartholomew-Began S., Bell D., Briscoe L., Brown E., Cargill D.C., Costa D.P., Crandall-Stotler B.J., Cooper E.D., Dauphin G., Engel J.J., Feldberg K., Glenny D., Gradstein S.R., He X., Heinrichs J., Hentschel J., Ilkiu-Borges A.L., Katagiri T., Konstantinova N.A., Larrain J., Long D.G., Nebel M., Pócs T., Puche F., Reiner-Drehwald E., Renner M.A.M., Sass-Gyarmati A., Schäfer-Verwimp A., Moragues J.G.S., Stotler R.E., Sukkharak P., Thiers B.M., Uribe J., Vána J., Villarreal J.C., Wigginton M., Zhang L., Zhu R.-L. 2016. World checklist of hornworts and liverworts. — PhytoKeys. 59: 1–828.  
<https://doi.org/10.3897/phytokeys.59.6261>
- [Sofronova] Софронова Е.В. 2019. Печеночники хребта Улахан-Чистай (Якутия). — Бот. журн. 104 (8): 1189–1202.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813619080i06>
- Sofronova E.V., Potemkin A.D., Mamontov Yu.S., Sofronov R.R. 2015. Liverworts of the Mus-Khaya Mountain (Yakutia, Asiatic Russia). — Arctoa. 24 (1): 156–164.  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.24.16>
- [Tubanov et al.] Тубанова Д.Я., Мамонтов Ю.С., Афонина О.М., Потемкин А.Д. 2017. Новые и редкие виды мхов и печеночников во флоре республики Бурятия. — Бот. журн. 102 (10): 1442–1454.
- Vána J., Long D.G., Ochyra R., Bednarek-Ochyra H., Cukowska B., Smith V.R. 2010. Range extensions of *Prasanthus suecicus* (Gymnomitriaceae, Marchantiophyta), with a review of its global distribution. — Nova Hedwigia. 91 (3–4): 459–469.  
<https://doi.org/10.1127/0029-5035/2010/0091-0459>
- [Zhukova] Жукова А.Л. 1982. К флоре печеночных мхов острова Большой Ляховский (Новосибирские острова). — Бот. журн. 67 (12): 1669–1674.

## ANNOTATED LIST OF LIVERWORTS OF UDOKAN RANGE (SOUTH YAKUTIA)

E. V. Sofronova<sup>a, #</sup>

<sup>a</sup> Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS  
 Lenina Str., 41, Yakutsk, 677980, Russia

<sup>#</sup> e-mail: [soflena@mail.ru](mailto:soflena@mail.ru)

An annotated list of 90 liverwort species is compiled based on the results of studying the collections from Udokan Range. New data on the distribution of some rare species (*Bazzania tricrenata*, *Fuscocephalozopsis loitlesbergeri*, *Gymnomitrium commutatum*, *Herbertus aduncus*, *Lejeunea alaskana*, *Scapania rufidula* etc.) in the Republic of Sakha and Russia are obtained. *Scapania verrucosa* was recorded for the first time in Siberia, *Anastrophyllum assimile* and *Tetralophozia filiformis* for the first time in Yakutia. The presented data give an essential addition to data on the distribution of the rare liverwort species in Russia.

**Keywords:** liverworts, ecology, distribution, rare species, Udokan Range, Republic of Sakha (Yakutia), Russia

### ACKNOWLEDGEMENTS

I am particularly grateful to Lyudmila Vasilievna Kuznetsova, who helped make it possible to travel to a remote area of Udokan Range. The research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (theme No. 0297-2021-0023, reg. No. AAAA-A21-121012190038-0)

### REFERENCES

- Afonina O.M., Mamontov Yu.S., Czernyadjeva I.V. 2013. New and rare liverwort and moss species from Trans-Baikal Territory. — Bot. Zhurn. 98 (11): 1427–1440 (In Russ.).
- Atlas Chitinskoy oblasti i Aginskogo Buryatskogo avtonomnogo okruga. 1997. [Atlas of the Chita Region and the Aginsky Buryat Autonomous District]. Moscow. 48 p. (In Russ.).
- Bakalin V.A. 2004. Hepatics of Stanovoye Nagor'e Uplands (Eastern Siberia). — Arctoa. 13: 73–83 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.13.10>
- Epova E.S. 2014. Geoekologicheskiye aspekty povedeniya khimicheskikh elementov v usloviyakh kriogennoy zony okisleniya na primere Udokanskogo mestorozhdeniya (Vostochnoye Zabaykal'ye) [Geoecological aspects of the behavior of chemical elements in a cryogenic oxidation zone on the example of the Udokan deposit (Eastern Transbaikalia)]: Diss. ... Kand. Sci. Chita. 129 p. (In Russ.).
- Kazanovsky S.G., Potemkin A.D. 1995. On the liverwort flora of Khamar-Daban Range (South Baikal). — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 30: 98–110 (In Russ.).
- Konstantinova N.A. 2002. The genus *Tetralophozia* (R.M. Schust.) Schljakov (Lophoziaaceae, Hepaticae) in Russia. — Arctoa. 11: 45–52 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.11.06>
- Konstantinova N.A., Mamontov Yu.S. 2010. A revision of the genus *Calycularia* Mitt. (Calyculariaceae, March-

- antiophyta). – *Arctoa*. 19: 117–130.  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.19.09>
- Krasnaya kniga Respubliki Sakha (Yakutiya). T. 1. Redkiye i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy rastenii i gribov [Red Data Book of the Republic of Sakha (Yakutia). Vol. 1. Rare and endangered species of plants and fungi]. 2017. Moscow. 412 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Rossiyskoi Federatsii (rasteniya i griby) [Red Data Book of Russian Federation (plants and fungi)]. 2008. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Malaya entsiklopediya Zabaykal'ya: Prirodnoye nasledie. 2009. [Small encyclopedia of Transbaikalia: Natural heritage]. Novosibirsk. 698 p. (In Russ.).
- Mamontov Yu.S. 2013. New liverwort records from Zabaikal'sky Territory. 7. New bryophyte records. 2. – *Arctoa*. 22: 239–262.  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.22.33>
- Mamontov Yu.S., Afonina O.M. 2012. New liverwort records from Zabaikal'sky Territory. 6. – *Arctoa*. 21: 290–294.  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.21.27>
- Mamontov Yu.S., Konstantinova N.A. 2017. Liverworts (Marchantiophyta) of Irkutsk Region. – *Bot. Zhurn.* 102 (4): 494–519 (In Russ.).
- Mamontov Yu.S., Potemkin A.D. 2013. *Scapania verrucosa* Heeg (Scapaniaceae, Marchantiophyta) in Russia. – *Arctoa*. 22: 145–149.  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.22.23>
- Söderström L., Hagborg A., von Konrat M., Bartholomew-Began S., Bell D., Briscoe L., Brown E., Cargill D.C., Costa D.P., Crandall-Stotler B.J., Cooper E.D., Dauphin G., Engel J.J., Feldberg K., Glenny D., Gradstein S.R., He X., Heinrichs J., Hentschel J., Ilkiu-Borges A.L., Katagiri T., Konstantinova N.A., Larraín J., Long D.G., Nebel M., Pócs T., Puche F., Reiner-Drehwald E., Renner M.A. M., Sass-Gyarmati A., Schäfer-Verwimp A., Moragues J.G.S., Stotler R.E., Sukkharak P., Thiers B.M., Uribe J., Váňa J., Villarreal J.C., Wigginton M., Zhang L., Zhu R.-L. 2016. World checklist of hornworts and liverworts. – *PhytoKeys*. 59: 1–828.  
<https://doi.org/10.3897/phytokeys.59.6261>
- Sofronova E.V. 2019. Liverworts of Ulakhan-Chistay Range (Yakutia). – *Bot. Zhurn.* 104 (8): 1189–1202. (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S0006813619080106>
- Sofronova E.V., Potemkin A.D., Mamontov Yu.S., Sofronov R.R. 2015. Liverworts of the Mus-Khaya Mountain (Yakutia, Asiatic Russia). – *Arctoa*. 24 (1): 156–164.  
<http://doi.org/10.15298/arctoa.24.16>
- Tubanov D.Ya., Mamontov Yu.S., Afonina O.M., Potemkin A.D. 2017. New and rare species in the moss and liverwort flora of the Republic of Buryatia. – *Bot. Zhurn.* 102 (10): 1442–1454 (In Russ.).
- Váňa J., Long D.G., Ochyra R., Bednarek-Ochyra H., Cykowska B., Smith V.R. 2010. Range extensions of *Prasanthus suecicus* (Gymnomitriaceae, Marchantiophyta), with a review of its global distribution. – *Nova Hedwigia*. 91 (3–4): 459–469.  
<https://doi.org/10.1127/0029-5035/2010/0091-0459>
- Zhukova A.L. 1982. A contribution to the flora of Hepatic mosses from the Bolshoy Lyakhovsky Island (Novosibirian Islands). – *Bot. Zhurn.* 67 (12): 1669–1674 (In Russ.).

**FLORA OF THE CHIVYRKUYSKIY BAY ISLANDS:  
MAIN FEATURES AND PATTERNS  
(ZABAICALSKIY NATIONAL PARK, RUSSIA)**

© 2021 г. **E. V. Bukharova**<sup>1</sup>, **O. A. Anenkhonov**<sup>2,\*</sup>, **N. K. Badmaeva**<sup>2</sup>, **A. I. Burdukovskiy**<sup>1</sup>,  
**T. D. Pykhalova**<sup>2</sup>, and **N. M. Luzhkova**<sup>1,3,\*\*</sup>

<sup>1</sup> *United Administration of Barguzinskiy State Nature Biosphere Reserve and Zabaikalskiy National Park  
Lenina Str., 71, Ust-Barguzin, 671623, Russia*

<sup>2</sup> *Institute of General and Experimental Biology SB RAS  
Sakhyanova Str., 6, Ulan-Ude, 670047, Russia*

<sup>3</sup> *V. B. Sochava Institute of Geography SB RAS  
Ulan-Batorskaya Str., 1, Irkutsk, 664033, Russia*

\*e-mail: anen@yandex.ru

\*\*e-mail: luzhkova@pdmr.ru

Received February 27, 2020; Revised January 23, 2021; Accepted February 16, 2021

The vegetation cover of seven islands in Chivyrkuyskiy Bay (Zabaikalskiy National Park, Northeastern Baikal region) was poorly studied. An understanding of the floristic diversity of the islands is important under conditions of climate change and anthropogenic impact.

The floristic diversity of the islands is relatively high due to a great variety of environmental conditions. 334 vascular plant species from 188 genera and 61 families have been registered among the island flora. Of these, 178 and 18 species were found for the first time for the islands and the Zabaikalskiy National Park respectively. A positive correlation between flora diversity and island size has been identified. It has also been determined that dense nesting colonies of gulls and cormorants have a significant influence on the vegetation of three islands (Belyy Kamen, Pokoynitskiy Kamen, Golyy), causing a lower plant species number. These patterns are similar to those in the flora of islands of the Maloe More Strait at the western coast of Lake Baikal.

In general, the structure of the island flora is typical for Zabaikalskiy National Park flora and generally reflects main features of Baikal Siberian flora. Holarctic and Eurasian species, as well as South Siberian and North Asian plants largely contribute to the flora composition. The island flora is classified in general as boreal semihumid. 13 species (3.5% of the total flora) endemic to the Baikal region are found on the islands. Lokhmatyy Island is the richest in endemics, being inhabited by 9 of them. Remarkably, most of the endemics are montane-steppe plants. Habitats and distribution on the islands were examined for the following rare and endangered species: *Deschampsia turczaninowii* Litv., *Corispermum ulopterum* Fenzl, *Cotoneaster tjuliniae* Pokrjark. ex Peschkova, *Rhodiola rosea* L., *Papaver popovii* Sipliv., and *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. There are no invasive species in the flora, but fairly common ruderals were found and are especially abundant in the ornithogenic plant communities.

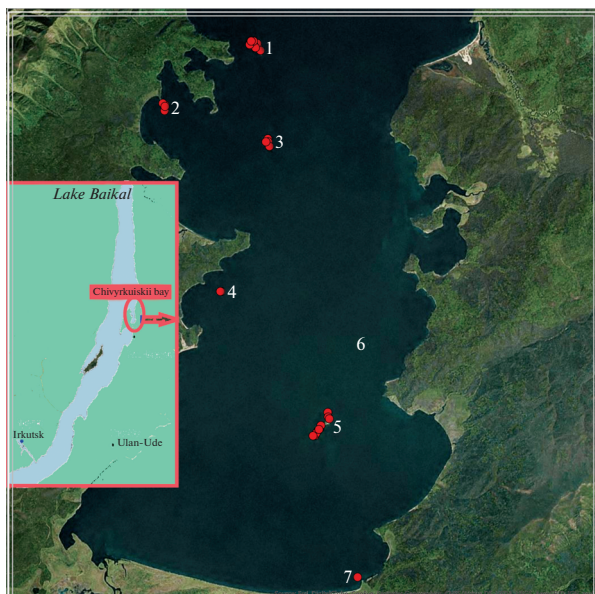
To summarize, the structure and composition of the island flora demonstrate its commonality with the floras of both Barguzinskiy Ridge and the Svyatoy Nos Peninsula which surround Chivyrkuyskiy Bay.

**Keywords:** vascular plants, floristic patterns, endemics, species richness, Lake Baikal, island biogeography, rare species, phytodiversity, national park

**DOI:** 10.31857/S0006813621050021

The area of Chivyrkuyskiy Bay is located near the northeastern coast of Lake Baikal and is a part of Zabaikalskiy National Park. Since 2011, Zabaikalskiy National Park, Barguzinskiy State Nature Biosphere Reserve, and Frolikhinskiy Wildlife Sanctuary have been under management of the “Zapovednoe Podlemorye” Federal State Establishment. In terms of physiographic regions, the National Park area belongs to the Baikal-Dzhugdzhurian mountain taiga domain, the Pribaikalskiy mountain taiga province, the Bar-

guzinskiy high mountain district (Sochava, 1979), and to the district named as “Baikal Uplands” which is one of 15 conditionally identified floristic districts in Central Siberia (Malyshev, Peshkova, 1984). Currently, flora of Zabaikalskiy National Park counts 977 species and subspecies revealed in the course of numerous studies conducted by various scientific organizations and researchers (Anenkhonov, Pykhalova, 2010). However, no specific studies of flora on the seven islands in Chivyrkuyskiy Bay have been carried out to



**Fig. 1.** Location of islands in Chivyrkuyskiy Bay. Islands: 1 – Lokhmatyy; 2 – Elena; 3 – Golyy; 4 – Pokoynitskiy Kamen; 5 – Baklaniy; 6 – Belyy Kamen; 7 – Kovrizhka.

date. Only very limited and sparse data on their plant species can be found in papers of non-botanical subjects (Molozhnikov, 1974; Imetkhenov et al., 1990), or included in general floristic inventories (Popov, Busik, 1966; Boikov et al., 1991; Anenkhonov, Pykhalova, 2010; etc.). All available botanical information and herbarium materials were gathered in the course of visits to the islands by various researchers on their way to other locations. The island flora remained insufficiently studied as a result. According to the previous data compilation made by Anenkhonov and Pykhalova (2010), 115 vascular plant species were registered in the island flora. No doubt, this data was incomplete. In modern conditions when anthropogenic influence is growing and climate change is accelerating, it is important to develop our knowledge of flora as a crucial element of biodiversity: its composition, structure, and spatial distribution. Because island plant communities are naturally isolated and are sufficiently important to the conservation regime, the main goal of our studies was the inventory of flora composition on the Chivyrkuyskiy Bay islands (Bukharova et al., 2019) and the outline of the taxonomic and geographical patterns observed.

## STUDY AREA

Chivyrkuyskiy Bay is situated in the central part of the eastern coast of Lake Baikal. It is formed by the southern reaches of the Barguzinskiy mountain range in the east and the Svyatoy Nos Peninsula in the west. The maximum width of the bay is 14 km (from cape Verkhneye Izgolovye to cape Malyy Sukhoy). Its

length is almost 30 km. A high mountain ridge of the Svyatoy Nos Peninsula shields the bay from direct winds coming from the main area of Lake Baikal. On the other side, the Barguzinskiy Ridge shields the bay from the east. Consequently, the bay is geographically well isolated, being exposed only to winds and waters from the north. Winds from the south are usually weakened after passing through swampy lowlands on the peninsula isthmus. This creates a rather special local microclimate with lower wind intensity and relatively high temperatures (Boikov et al., 1991). The sum of daily temperatures above 10°C reaches 1200 (90 days) – much higher compared to the main area of the lake. On Bolshoy Ushkaniy Island located among the open waters of Baikal, for example, the sum is 990°C (80 days) (Imetkhenov et al., 1990). Besides this, the bay is relatively shallow (with a maximum depth of 10 meters). This allows its waters to warm up to 24°C, which significantly lowers the cooling effect of water masses on the microclimate of nearby land ecosystems.

In the geological past, there was a terrestrial area linking the Svyatoy Nos Peninsula to the Barguzinskiy Ridge where Chivyrkuyskiy Bay lies today. The bay was formed at the beginning of the Quaternary period (Lamakin, 1968), or even later, in the middle of the Holocene (Mats, 1974). Today there are seven islands in the bay: Baklaniy, Lokhmatyy (Bolshoy Kylytsey), Golyy (Malyy Kylytsey), Pokoynitskiy Kamen, Elena, Belyy Kamen, Kovrizhka (Fig. 1). All of them are local rocky outcrops of crystalline basement. They remained above water level after land subsidence (a process that continues as a result of geological processes in the Baikal rift zone). Thus, the islands are remnants of a single large, ancient terrestrial area. We can consider their combined flora as the legacy of spatially continuous vegetation in the past. It should be noted that due to short distances between the islands and the mainland (Table 1), significant influence from the mainland flora on the local flora remains unavoidable despite the separation.

Three of the seven islands (i.e. Lokhmatyy, Elena, Pokoynitskiy Kamen) are close to the western coast (Svyatoy Nos Peninsula), one island (Kovrizhka) is located by the southern coast, one island (Belyy Kamen) is not far from the eastern (mainland) coast, and two islands (Golyy, Baklaniy) are located near the central sublongitudinal “axis” of the bay (Fig. 1).

**Brief description of the islands.** This description is largely based on our data, but available published information was considered as well.

Lokhmatyy Island is the northernmost of the islands; its steep rocky cliffs plunge directly into the bay or slope down to narrow pebble beaches. Its northwestern, northeastern, and eastern shores are formed by high cliffs, and several separate rocks are found some distance from the main rock mass of the island. The southern and southwestern slopes are rather steep

**Table 1.** Some characteristics of Chivyrkuyskiy Bay islands

Island	Area, ha*	Minimal distance to a bay shore, m	Birds nesting colony	Number of plant species
Kovrizhka	0.2	160	–	38
Belyy Kamen	0.2	1480	+	1
Pokoynitskiy Kamen	0.8	710	+	43
Elena	2.3	144	–	103
Golyy	8.8	2300	+	128
Lokhmatyy	14.8	746	–	177
Baklaniy	19.2	2170	–	176

and formed by a series of platforms, which give way to cliffs that are lower than those found on the north side. Most of the island's area is covered by deciduous, mixed, dark, and light coniferous forests. These forests developed in the warmer habitats on the southern and southwestern slopes and are dominated by grasses in the herb layer. Forests containing green mosses and dwarf shrubs in the ground layer are found in colder and wetter habitats. Meadow steppes and low grass petrophytic steppe communities (with *Agropyron distichum* (Georgi) Peschkova, *Thalictrum foetidum* L., *Chamaerhodos grandiflora* (Pall. ex Schult.) Bunge, etc.) have developed in the lowest reaches of the southern and southwestern slopes. Sinusia of petrophyte species, e.g. *Alyssum obovatum* (C.A. Mey.) Turcz., *Draba hirta* L. and alpine species such as *Rhodiola rosea* L. inhabit cold and wet northern slopes. The population of the endemic species *Papaver popovii* Sipliv. is strictly confined to these slopes.

Baklaniy Island is the largest in Chivyrkuyskiy Bay. Located in the southeastern part of the bay, it has an irregular shape, elongated from the southwest to the northeast. The northwestern side is formed by cliffs with numerous grottoes. The southeastern half of the island is more gently sloping, but in some places the lower reaches of the slopes descend sharply to pebble-boulder beaches. Small sandy beaches are found in a flat middle of the island's southeastern coast. Most of the island is covered with secondary small-leaved aspen-predominated forest, indicating past forest fires and logging. Intensive logging was carried out here before the establishment of Zabaikalskiy National Park (Tyulina, 1981). Patches of relatively undisturbed larch forests with embedded Scots pine trees remain, however, and occur on the southern slope of the northern part of the island. Steppe communities are small-sized and represented by xeropetrophytic phytocoenoses on the steep southern slope on the southwestern cape, and *Selaginella rupestris* (L.). Spring forms small spots on stony level surfaces scattered along the axial "ridge" of the island. On the flat parts of the southeastern shore, psammophytes and small swampy patches are found.

Golyy Island has the shape of an irregularly curved and thickened comma, with cliffs on the northern and eastern slopes, obliquely descending and even concave western and southwestern slopes. In the past, the upper part of the island was forested; at present, the forest is at the final stages of extinction (apparently due to toxins from cormorant droppings) (Anenkhonov et al., 2020). The birds have created a large breeding colony on the island. On the open parts of slopes, nitrophilic-ruderal plants and their communities are distributed, combined with steppe-like species-poor communities that contain patches of ruderal plants.

Pokoynitskiy Kamen Island has an oval shape. Rocks form its main part, to which a narrow triangular platform (rising only slightly above the waterline) is "attached" in the northwest. Highly productive nitrophilic ruderal meadow plants with a few young birches (*Betula platyphylla* Sukacz.) and poplar (*Populus laurifolia* Ledeb.) trees, as well as willow bushes (*Salix pseudopentanmdra* (B. Flod.) B. Flod.), grow on this platform. Meadow communities have also formed on the slopes, where the last remaining Siberian pines can be found. The upper part of the island is completely devoid of vegetation due to a nesting colony of gulls and cormorants.

Elena Island is in the Onkogonskaya cove. The island has an elongated, curved, and irregular shape. A rocky outcrop forms its southern part and includes the highest point on the island. The northern end of the island is formed by a low platform with pebble and sandy areas adjacent to the main rocky outcrop in the south. Different types of forest cover the island. Communities of shrubs, meadows, and coastal-aquatic plant communities also exist and are confined to the platform and the coastal strip around the rocky part of the island. A dark coniferous forest with Siberian pine and dwarf Siberian pine in the shrub level is noted, as well as a light coniferous forest with larch and Scots pine. Those forest types are combined with small-leaved birch forest communities dominated by grasses (e.g. *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv.) in the herb layer.

Bare, rocky Belyy Kamen Island is almost monolithic. Its steep slopes drop straight down to the bay

and are marked by various protrusions and grottoes. Only two plant specimens were discovered on the island, both presumably related to *Artemisia mongolica* (Besser) Fisch. ex Nakai. They were seen on its eastern and western cliff faces. It was not possible to reach or collect these plants for exact identification.

Kovrizhka Island is the smallest of the group and located in the southeastern “corner” of the bay. It is comprised of a single large rock surrounded by smaller stones and covered in trees and shrub vegetation. Small patches of grass communities are developing at the foot of the rock.

In general, the climate of Chivyrkuyskiy Bay is rather cold. This is caused by the cooling effect of Lake Baikal’s waters. However, microclimatic conditions are not homogeneous and depend on elevation above water level, the position of a site on an island, and slope aspect. They vary dramatically in different parts of the islands. Typically, the northern side of an island has steep, almost vertical, shaded slopes. Prevailing winds and waves from the north (and the main area of the lake beyond the bay) bring moisture and also cause a decrease in air temperature. Shading of the northern slopes also plays a significant role and is accompanied by increased humidity. The southern slopes of the islands are less steep, warmer, and drier, due to their exposure to the sun (Molozhnikov, 1974). This leads to the existence of discrepant vegetation types in different parts of the islands (except Belyy Kamen Island, which is almost completely devoid of vegetation). The steepness of slopes reinforces these differences. On the larger islands (Baklaniy, Lokhmatyy, and Elena) most of the slopes are covered with various types of forests. Light coniferous and small-leaved trees predominate: mostly larch, very rarely pine (Elena Island), aspen, and birch. Dark coniferous forest with Siberian pine and sparse Siberian fir trees do occur on the wetter northwestern slopes. On smaller islands, only separate trees or small groups of trees can be found instead of well-developed forest communities.

## MATERIALS AND METHODS

Detailed surveys of the vegetation on the Chivyrkuyskiy Bay islands were carried out in the summer of 2018. The route method was applied to study the island flora. Vascular plant species were identified and herbarium specimens were collected along the routes. The routes have covered all the accessible areas of the islands. Sites with cliffs plunging directly into the bay were not surveyed due to their inaccessibility in the absence of rock climbing equipment and limited time. For this reason, petrophytic vegetation was examined only on boulders or pebble-covered ground on accessible coastal cliffs. Besides, surveys were carried out from tip to tip along two “diameter” lines intersecting at the highest point of each island (where accessible). An attempt was also made to include all the main types of plant communities. Sec-

ondary ornithogenic phytocoenoses, puddles, small wetlands, rocky cliffs, fine-grained rocky outcrops, ravines, and combs were of particular interest. In some places, standard relevés were conducted to describe vegetation, and 33 relevés have been collected in total. This data allows for an understanding of the habitat distribution of species. Belyy Kamen Island was examined remotely (using a 12 × 50 “Navigator” binocular) from a small vessel because it was impossible to land due to the cliffs surrounding the entire island. Waves allowed us to come no closer than 5 m from its cliffs.

Plants were identified by referring to Flora of Siberia (1988–2003) and the Handbook for Plant Species of Buryatia (2001). The standard Excel 2003 and Statistica 10 software packages were used for statistical data processing and a graphical representation of the results. The coefficient of determination ( $R^2$ ), as well as the Spearman correlation coefficient, were applied to determine the relationship between the number of vascular plant species and factors like island area, remoteness from the mainland, and ornithogenic factors. Mapping methods and the ArcGIS Pro 1.3 software package were employed to measure the area of islands and their distance from the mainland. The collected herbarium specimens (about 300 in total) are stored in the Herbarium of the Institute of General and Experimental Biology SB RAS, Ulan-Ude (UUH). The nomenclature of plant names is given according to the *Flora of Siberia* (1988–2003). When inventorying the composition of the Chivyrkuyskiy Bay islands’ flora, previously published data devoted to the whole flora of Zabaikalskiy National Park was also included (Anenkhnov, Pykhalova, 2010).

## RESULTS AND ANALYSIS

**Species pool patterns in the island flora.** As a result of the studies, 334 vascular plant species and subspecies have been registered on the Chivyrkuyskiy Bay islands. Among these, 219 species were registered for the first time based on our research. 115 species were known previously and 77 were confirmed in the course of our studies, while 38 species are included based on previously published data only. All of these species belong to 188 genera and 61 families, accounting for 32.0%, 50.2%, and 63.4% of corresponding taxa numbers in the total Zabaikalskiy National Park flora. Taking into account the fact that the area of the islands is only 0.01% of the total National Park area, the islands’ floristic diversity is relatively high. It is well known that species diversity is determined by the heterogeneity of a territory (Malyshev, 1969), and this pattern is also true for the islands studied due to a wide range of habitats.

The number of plant species varies dramatically among the islands and depends on several factors: physiographic (island size and elevation, heterogeneity of habitats, distance from the mainland, etc.), biological (evolutionary time), anthropogenic influences (MacArthur, Wilson, 1967; Ivanov, 2016; et al.) and so



on. The interplay between these factors complicates understanding of the exact role played by each of them. Major differences in the species pools between the islands of Chivyrkuyskiy Bay are observed: from 1 species (Belyy Kamen Island) to 177 species (Lokhmatyy Island) (Table 1).

As a rule, the number of species correlates to an island's area and the same occurred on the islands of Chivyrkuyskiy Bay (there is a significant ratio of the  $R^2$ , Fig. 2). However, the influence of the different factors mentioned above is best illustrated by the fact that the number of species on the largest island (Baklaniy) is almost the same as on the significantly smaller Lokhmatyy Island, the second-largest but the richest in flora (Table 1) due to its diversity of habitats and plant communities. Baklaniy Island is almost three times farther from the mainland than Lokhmatyy (Table 1). However, a possible correlation between the number of species and distance to the mainland looks doubtful and needs further investigation, while a correlation with habitat heterogeneity seems to be more probable. Similarly, the strong species-area relationship has been revealed on the islands and peninsulas of the Maloe More Strait at the western coast of Lake Baikal (Chepinoga et al., 2012). The  $R^2$  of the species-area relationship on the islands of both Chivyrkuyskiy Bay and the Maloe More Strait is the same ( $\sim 0.88$ ) supporting the similarity. However, smaller islands of Chivyrkuyskiy Bay (Kovrizhka, Pokoynitskiy Kamen) and the Maloe More Strait (Modoto, Borga-Dagan, Sarminskaya Kosa, Khunuk, Tojnak, Malyi Tojnak) tend to be more similar in the species-area relationship. Larger islands are different in patterns of species richness, to wit, those of Chivyrkuyskiy Bay have higher species richness concerning comparable islands of the Maloe More Strait.

Undoubtedly, the ornithogenic factor has a significant effect on the vegetation of three islands, namely Belyy Kamen, Pokoynitskiy Kamen, and Golyy. A negative correlation was found there: the presence of bird colonies contributes to a decrease in the number of plant species. The statistical significance of this correlation ( $-0.43$ ) is low, however. At the same time, the two-fold decrease in overall species richness on the islands in the Maloe More Strait populated by large gull colonies has been found (Chepinoga et al., 2012). Both findings reflect a general pattern of the ornithogenic impact on the species richness on islands. However, the strength of the impact is different depending on the balance between the birds' population density and the island size. There are no the same balances between islands of the Maloe More Strait and Chivyrkuyskiy Bay. For this reason patterns in species richness on islands occupied by bird-nesting colonies are dissimilar.

**Patterns in flora composition.** Angiosperms constitute the main body of the flora, accounting for 315 species (94.3% of the total species number). Di-

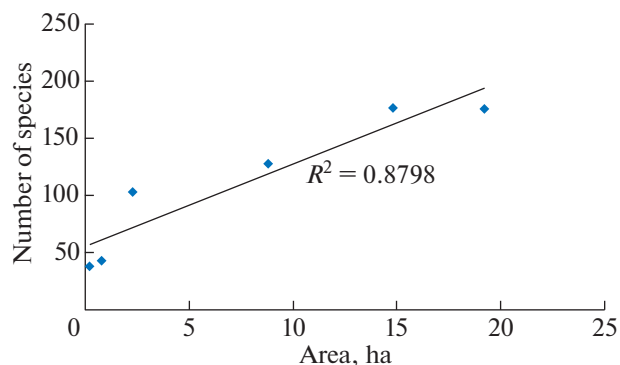


Fig. 2. Correlation between the vascular species number and island area (the data on Belyy Kamen Island were excluded).

cots prevail among these, with 231 species (69.2% of the total number of angiosperms), monocots comprise 84 species (25.1%), which generally corresponds to the proportions in the broader flora of Zabaikalskiy National Park (Anenkhnov, Pykhalova, 2010). The list of top multispecies families is also similar to the National Park flora one (Table 2), and the Zabaikalskiy National Park flora is, in turn, a good representation of the entire Baikal region (Osipov, 1999).

It is worth noting that some changes in family ranks do occur and are caused by a small size of the islands as well as the incompleteness of their habitats as compared to the environmental diversity of the entire region. About half of all families are monogeneric (33 of 61), and 25 are represented by a single species.

Asteraceae and Poaceae are predominant in the island flora and this is a typical feature for any boreal flora (Tolmachyov, 1974; Khokhryakov, 2000). Both families have the same rank as in the National Park flora. The Rosaceae family is ranked third, which is a bit higher compared to the National Park flora, and is due to the lower ranking of the Cyperaceae family. The most probable reason for a reduced presence of the latter is that the islands are poor in wetlands, which are the main habitat for species of this family. The majority of the Cyperaceae species belong to the *Carex* genus, while species of other genera comprise less than 20% of the entire family in the island flora. Apart from these two predominant families, Ranunculaceae keeps its rank and almost claims the same share as in the National Park flora. The Brassicaceae family has an increased rank because of a more sufficient reduction in Caryophyllaceae and Fabaceae in some genera and the presence of ruderal nitrophilous species inhabiting ornithogenic plant communities. The absence of high mountains and a deficit of habitats sufficiently disturbed by humans are possible reasons for the slight lowering of Caryophyllaceae in the rankings. The rank of Fabaceae is also lower but still in the top ten since its species pool includes the sylvan and meadow plant

**Table 2.** The spectrum of multispecies families in the flora of Chivyrkuyskiy Bay islands and Zabaikalskiy National Park (ZNP) flora

№	Family	Islands' flora			ZNP flora	
		Number of species in the islands' flora	% from total islands' flora	Rank in the islands' flora	% from total number of species in the ZNP flora	Rank in the ZNP flora
1	Poaceae	46	13.8	1	10.7	1
2	Asteraceae	41	12.3	2	9.8	2
3	Rosaceae	22	6.6	3	5.4	4
4	Cyperaceae	20	6.0	4	8.6	3
5	Ranunculaceae	14	4.2	5–6	4.7	5
6	Brassicaceae	14	4.2	5–6	3.5	8
7	Caryophyllaceae	12	3.8	7	4.1	6
8	Fabaceae	10	3.0	8–12	4.0	7
9	Polygonaceae	10	3.0	8–12	2.9	10–11
10	Apiaceae	10	3.0	8–12	2.4	12
	<b>Total of 10 families</b>	199	60.1		55.7	
11	Ericaceae	10	3.0	8–12	2.1	13
12	Lamiaceae	10	3.0	8–12	2.0	14
13	Scrophulariaceae	9	2.7	13–14	2.9	10–11
14	Boraginaceae	9	2.7	13–14	1.6	16
15	Salicaceae	6	1.8	15–16	3.2	9
16	Chenopodiaceae	6	1.8	15–16	1.1	21

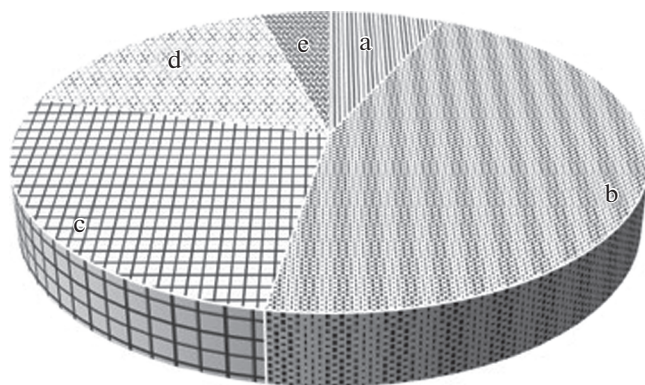
species of *Vicia* and *Lathyrus*. This is not representative of Baikal Siberian flora as a whole, where plants belonging to *Oxytropis* and *Astragalus* are typical for steppe vegetation and numerous (Malyshev, Peshkova, 1984). Salicaceae and Scrophulariaceae have dropped out of the top-ten families due to the absence of alpine and riverine landscapes on the islands. Another group of families (namely Apiaceae, Ericaceae, and Lamiaceae) has intruded instead (Table 2).

There are just a few multispecies genera on the islands: *Carex* (17 species), *Poa* (12), and *Artemisia* (9). These genera are typically rich in species in boreal and deeply inner-continental regions (Yurtsev, 1968).

An analysis of geographical patterns in the flora was carried out using L.I. Malyshev's and G.A. Peshkova's methodology (1984). The resulting sets of florogenetic groups (zonal sets on the one hand and chorological groups on the other) have been ordered and compared to each other. The largest set in the island flora is the Sylvan floristic complex (Fig. 3).

Within this complex, the largest number of species occurs in the light coniferous sylvan group (e.g. *Rhododendron dauricum* L., *Lathyrus humilis* (Ser.) Spreng., *Pedicularis labradorica* Wirsing, etc.). The groups of preboreal (e.g. *Hesperis sibirica* L., *Fragaria vesca* L., etc.) and dark coniferous sylvan species (e.g. *Ledum palustre* L., *Linnaea borealis* L., etc.) are substantially less numerous. This is caused by the prevalence of light coniferous groups in the taiga on the islands as well as throughout the whole Northern Baikal region (except for some parts of the western slopes of the Barguzinskiy Ridge).

The Steppe complex contains far fewer species than the Sylvan one: less than 1/3 of the total number of species in the flora (Fig. 3). The species of the forest-steppe group (e.g. *Carex pediformis* C.A. Mey., *Galium boreale* L., *Phlomis tuberosa* L., etc.) are the most numerous in the Steppe complex; such a pattern is

**Fig. 3.** The manifestation of latitudinal-and-altitudinal patterns in the flora of Chivyrkuyskiy Bay islands.

a – Alpine and Montane floristic complex; b – Sylvan floristic complex; c – Steppe floristic complex; d – Azonal floristic complex; e – Anthropophytes.

**Table 3.** Cross-spectrum of chorological and latitudinal-and-altitudinal groups in the flora of Chivyrkuyskiy Bay islands

LAG	Chorological groups													Total %
	CP	EuA	EuS	PA	NA	SS	En	CA	MD	NEA	Okh	EA	AA	
Alpine and Montane floristic complex														
Al	—	—	—	—	2	2	—	—	—	—	—	—	—	4/1.2
AIT	3	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	5/1.5
Mn	—	1	—	—	2	5	—	—	—	1	—	—	1	10/3.0
HMn	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	6/1.8
Subtotal	7	3	—	—	4	7	—	—	—	2	—	1	1	25/7.5
Sylvan floristic complex														
DCS	8	1	3	—	3	2	—	—	—	—	—	—	3	20/6.0
LCS	24	27	8	7	15	11	3	—	3	1	3	2	6	110/32.9
PB	—	4	6	—	2	—	—	1	1	—	1	2	—	17/5.1
Subtotal	32	32	17	7	20	13	3	1	4	1	4	4	9	147/44.0
Steppe floristic complex														
FSt	7	19	4	1	2	5	1	1	2	—	—	—	—	42/12.6
MnSt	2	7	—	3	4	9	3	1	—	—	—	—	1	30/9.0
St	1	2	1	1	3	3	2	2	—	—	—	3	—	18/5.4
DsSt	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	2/0.6
Subtotal	10	28	5	5	9	17	8	4	2	—	—	3	1	92/27.5
Azonal floristic complex														
Md	13	5	2	—	1	—	1	—	—	—	—	4	1	27/8.1
Cs	2	—	—	—	1	1	1	—	—	—	—	1	—	6/1.8
WL	11	4	1	—	1	1	—	—	—	—	—	2	—	20/5.9
Aq	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3/0.9
Subtotal	28	10	3	—	3	2	2	—	—	—	—	7	1	56/16.8
APh	8	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14/4.2
Total, %	85/25.4	79/23.6	25/7.5	12/3.5	36/10.8	39/11.7	13/3.9	5/1.5	6/1.8	3/0.9	4/1.2	15/4.5	12/3.6	334/100

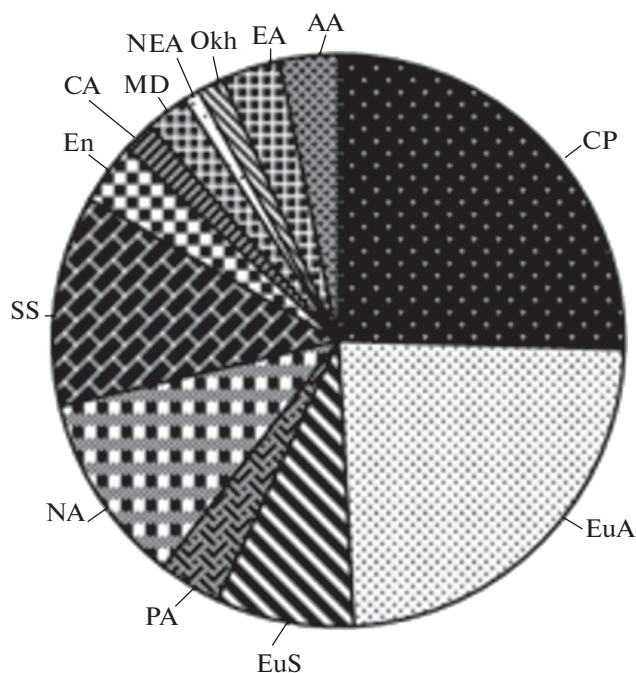
Note. LAG – latitudinal-and-altitudinal groups; Al – Alpine; AIT – Alpine Tundra; Mn – Montane; HMn – Hypoarctic-Montane; DCS – Dark Coniferous Sylvan; LCS – Light Coniferous Sylvan; PB – Preboreal; FSt – Forest-Steppe; MnSt – Montane-Steppe; St – Steppe; DsSt – Desert-Steppe; Md – Meadow; Cs – Coastal; WL – Wetland; Aq – Aquatic; APh – Anthropophytes. Chorological groups: see Fig. 4.

typical for taiga areas where steppe vegetation does not occupy significant areas and is strictly confined to steep southern slopes. Xeromesophytes belong to this group in the study area; forest edges and open semidry forest stands are among the typical habitats for them. One-third of the Steppe complex is composed of a group of montane-steppe species (e.g. *Allium strictum* Schrad., *Veronica incana* L., *Youngia tenuifolia* (Willd.) Bab. & Stebbins, etc.). The species of this group are characterized by a well-balanced water regime and a combination of both xeromorphic and mesomorphic traits in the leaf anatomical structure which give them advantages in harsh conditions (Popova, 2005). There are just a few plant species of the typical steppe group (e.g. *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn., *Thymus baical-*

*ensis* Serg., etc.) because steppe communities have developed on relatively small sites on the islands.

An Azonal complex of species makes up a sixth of the flora. It contains meadow (e.g. *Persicaria lapathifolia* (L.) Delarbre, *Scutellaria galericulata* L., *Veronica longifolia* L., etc.) and wetland species (e.g. *Menthanthes trifoliata* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Rorippa palustris* (L.) Bess., etc.) in roughly equal measure (Table 3). Plants of both groups grow in lowland sites on the Baikal coast, in the splash zone, and where the groundwater table is close to the surface.

A small portion of species belongs to the Alpine and Montane complex. Species of the montane group (e.g. *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch, *Aconitum rubi-*



**Fig. 4.** Patterns of species geographical distribution in the flora of Chivyrkuyskiy Bay islands.

Chorological groups: CP – Circumpolar; AA – American-Asian; EuA – Eurasian; EuS – European-Siberian; PA – Pan-Asian; NA – North Asian; EA – East Asian; SS – South Siberian; MD – Manchurian-Daurian; NEA – North-East Asian; CA – Central Asian; En – Endemic; Okh – Okhotsk.

*cundum* Fisch., etc.) as well as of the hyparctomontane one (e.g. *Draba hirta* L., *Woodсия ilvensis* (L.) R. Br., etc.) are typical for mountain vegetation.

Anthropophytes (e.g. *Chenopodium album* L., *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort., etc.) represent the smallest group in the flora (Table 3). Since the islands were included in the strict protection zone of Zabaykalskiy National Park, the human impact has been very restricted. Anthropophytes either have been long existing on the islands as a legacy of more intensive anthropogenic influence in the pre-national park period, or are associated with the ornithogenic factor and, in these case, confined to the islands populated by bird colonies. On those islands, anthropophytes are closely linked to bird nesting colonies that enrich the soil with a high amount of nitrogen, phosphorus, and other chemical elements. Under these conditions, indigenous plant communities degrade, even to the extinction. At the same time, ruderal plants, whose seeds are carried by wind and waves, gain a competitive advantage. Some of them form continuous thickets in well-fertilized areas. Despite this, the share of anthropophyte species in the island flora remains rather small (Table 3).

Considering the patterns in the geographical distribution of species (Fig. 4), it should be noted that most

of them have a very wide distribution area: Circumpolar (*Diphysastrum complanatum* (L.) Holub, *Vaccinium vitis-idaea* L., *Linnaea borealis* L., etc.), and Eurasian (*Astragale sibirica* L., *Dianthus superbus* L., etc.). Together they contain almost half of the totality of species represented in the island flora. The next set of multispecies groups reflects the geographical position of the area and is represented by chorological groups of South Siberian (*Astragalus suffruticosus* DC., *Thesium repens* Ledeb., etc.) and North Asian (*Rubus matsumuranus* H. Lev. ex Vaniot, *Gentianopsis barbata* (Froel.) Ma, etc.) distribution, as well as showing European-Siberian (*Ribes nigrum* L., *Lathyrus pratensis* L., etc.) floristic connections. Other chorological groups possess shares of less than 5%. Nevertheless, the group of plants endemic to the Baikal region can be assessed as being rather numerous, and its share here is comparable to that seen in the broader National Park flora (Anenkhonov, Pykhalova, 2010). Plant species confined to the Lake Baikal shoreline (*Deschampsia turczaninowii* Litv., *Papaver popovii* Sipliv., *Corispermum ulopterum* Fenzl, etc.) are especially unique among the group of endemics.

The groups of easterly areas (Manchurian-Daurian, Okhotsk, East Asian, Central Asian, North-East Asian, American-Asian) all together comprise 13.5% of the total island flora. Some plants of these groups play a significant role in the formation of plant communities, such as, for example, the North-East Asian shrub (prostrate tree) *Pinus pumila* (Pall.) Regel, which forms sparse undergrowth in forests on three islands (Baklaniy, Lokhmatyy, Elena).

A cross-analysis of chorological and zonal groups (Table 3) shows that the flora is geographically heterogeneous. The share of species with a wide range (Circumpolar, Eurasian, European-Siberian) is lowest in the Alpine and Montane floristic complex, while highest in the Azonal one. In the Sylvan floristic complex, the species with a wide range are especially numerous, although this complex is the most heterogeneous in the flora. An abundance of North-Asian species is intrinsic to the light-coniferous sylvan group and it causes a relatively high quantity of those species in the entire Sylvan complex. As expected, a lack of northerly groups (North-East Asian, Okhotsk) and a low share for the Circumpolar group are observed in the Steppe complex. Instead, the highest share is occupied by the South Siberian and Endemic groups and this is a typical feature of the complex (Peshkova, 2001). This remarkable endemism has developed due to the unique conditions in lakeside psammophytic-steppe communities formed under the influence of the lake (Vika, Namzalov, 2013). Within the Azonal floristic complex, widely distributed species prevail as usual. Anthropophyte species belong to two types of distribution: Circumpolar and Eurasian. In general, the proportions of chorological and zonal groups correspond to geographical patterns in the National Park flora.

**Rare and endangered species.** Six endangered species (*Deschampsia turczaninowii* Litv., *Corispermum ulopterum* Fenzl, *Cotoneaster tjuliniae* Pojark. ex Peschkova, *Rhodiola rosea* L., *Papaver popovii* Sipliv., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz) from the island flora are listed in the *Red Data Book of the Republic of Buryatia* (Krasnaya ..., 2013). Most of them are endemics. The rarest species is *Papaver popovii*, which has a small population on Lokhmatyy Island and has also been found on Olkhon Island (Krasnaya ..., 2013). The population on Lokhmatyy Island has been described as stable (Bukharova, Burdukovskiy, 2016). Another endemic of the Baikal shoreline, *Deschampsia turczaninowii* grows in sandy and pebble supralittoral zones and has been listed in the *Red Data Book of Russia* (Krasnaya ..., 2008). Despite its naturally low abundance, the population of this species is quite stable in those habitats (Bukharova, 2013). It is able to regenerate extensively with seeds, which allows it to recover successfully its population when it is damaged, for instance, by storm waves (Bukharova, 2014). *Corispermum ulopterum* is another endemic species. It inhabits narrow strips of sandy deposits in the upper part of the supralittoral zone. This annual plant has adapted to survive thanks to morphological features of its seeds and high seed productivity (Bukharova, Burdukovskiy, 2016). *Cotoneaster tjuliniae* is a rare species, endemic on the northern coast of Lake Baikal. It has been registered on Lokhmatyy Island where it is confined to sun-exposed habitats at forest edges. We found *Rhodiola rosea*, a species listed in the *Red Data Book of Russia* (Krasnaya ..., 2008), on the north-facing cliffs of Lokhmatyy Island. Environmental conditions there (especially moisture and temperature) are similar to its typical habitats, i.e. alpine meadows on stream banks and lakeshores (Moskvin, Moskvina, 1991). Such habitats are quite common in the Barguzinskiy Ridge nearby (Siplivinskiy, 1967; Bukharova, 2010).

## CONCLUSION

The flora of the seven islands in Chivyrkuyskiy Bay is represented by 334 species of vascular plants from 188 genera and 61 families. This can be described as a high level of species diversity and is explained by the great variety of environmental conditions present. There is a positive correlation between species pool richness and island area.

The taxonomic patterns of the island flora are typical of Zabaikalskiy National Park flora, and, for the most part, reflect the main features of Baikal Siberian flora as a whole. Holarctic and Eurasian species together account for the majority of species in the island flora. Plants related to both South Siberian and North Asian types of ranges are the most numerous representatives of Asian plants. In general, the composition and structure of the island flora indicate that it was once physically connected to flora on the Barguzinskiy Ridge and the Svyatoy Nos Peninsula, and remains

closely related to them. 13 endemic plant species were registered on the islands. All of them are endemics of the Baikal region, but not of the islands themselves. Lokhmatyy Island is inhabited by 9 plant endemics, which makes it the richest in terms of unique species among the Chivyrkuyskiy Bay islands. The anthropophyte group is presented by the same species as in the broader National Park flora. Anthropophytes have been registered on all of the islands. However, they are especially common and abundant on the islands occupied by bird nesting colonies.

As a result of our studies, we conclude that the island flora is stable and relatively undisturbed by human activity. Nevertheless, it is necessary to establish the monitoring of these habitats to keep them pristine and preserve their natural state.

## ACKNOWLEDGMENTS

The reported study was funded by the Russian Foundation for Basic Research, research project № 18-45-030026. The work of O.A. Anenkhonov, N.K. Badmaeva, and T.D. Pykhalova was partially carried out within the framework of project № 121030900138-8.

Our special thanks go to Alexander V. Ploshko for proof-reading.

## REFERENCES

- Anenkhonov O.A., Bukharova E.V., Ananin A.A. 2020. Current state of vegetation cover in the islands of Chivyrkuy Bay (Lake Baikal) under the influence of semiaquatic bird colonies. – *Nature of Inner Asia*. 2 (15): 7–23 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.18101/2542-0623-2020-2-7-23>
- Anenkhonov O.A., Pykhalova T.D. 2010. Konspekt flory sosudistykh rastenii Zabaikal'skogo natsional'nogo parka [The check-list of vascular plants flora of Zabaikalskiy National Park]. Ulan-Ude. 228 p. (In Russ.).
- Boikov T.G., Anenkhonov O.A., Pykhalova T.D., Kharitonov Yu.D., Sekulich I.R., Danilova O.V., Berkovich M.B. 1991. Flora Zabaikal'skogo prirodnogo natsional'nogo parka [Flora of Zabaikalskiy natural national park]. Ulan-Ude. 138 p. (In Russ.).
- Bukharova Ye.V. 2010. *Rhodiola rosea* L. v Barguzinskom zapovednike [*Rhodiola rosea* L. in Barguzinskiy Nature Reserve]. – In: Problemy izucheniya rastitel'nogo pokrova Sibiri: Materialy IV Mezhdunarodnoi konferentsii, posvyashchennoi 125-letiyu Gerbariya im. P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta i 160-letiyu so dnya rozhdeniya P.N. Krylova (Tomsk, 1–3d November 2010). Tomsk. P. 165–167 (In Russ.).
- Bukharova Ye.V. 2013. *Deschampsia turczaninowii* Litv. v Barguzinskom zapovednike [*Deschampsia turczaninowii* Litv. in Barguzinskiy Nature Reserve]. – In: Rol' i zadachi osobo okhranyayemykh prirodnikh territorii v sovremennoi Rossii: sb. mater. vserossiiskoi nauch.-praktich. konf. Yoshkar-Ola. P. 78–81 (In Russ.).
- Bukharova Ye.V. 2014. Semennaya produktivnost' *Deschampsia turczaninowii* Litv. v Barguzinskom zapovednike [Seed productivity of *Deschampsia turczaninowii*

- Litv. in Barguzinskiy Nature Reserve]. — In: Aktual'nyye voprosy v nauchnoi rabote i obrazovatel'noi deyatel'nosti: sb. nauch. tr. po mat-lam Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Chast' 11. Tambov. P. 16–18 (In Russ.).
- Bukharova Ye.V., Anenkhonov O.A., Badmaeva N.K., Pykhalova T.D., Burdukovskiy A.I., Luzhkova N.M. 2019. Annotirovannyi spisok flory ostrovov Chivyrkuis-kogo zaliva (Zabaikalskii natsional'nyi park) [The annotated list of flora of Chivyrkuyskii bay islands (Zabaikalsky National Park)]. — In: Prirodnye kompleksy Severo-Vostochnogo Pribaikal'ya: trudy Barguzinskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika. Ulan-Ude. 11. P. 154–182 (In Russ.).  
<https://doi.org/10/31554/978-5-7925-0575-9-11-2019-154-182>
- Bukharova Ye.V., Burdukovskiy A.I. 2016. Redkiye vidy rastenii vo flore Zabaikal'skogo natsional'nogo parka. — Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. 2–3: 121–128. (In Russ.).
- Chepinoga V.V., Zverev V.E., Zvereva E.L., Kozlov M.V. 2012. Vascular plants on the islands and peninsulas of Maloe More (Lake Baikal): patterns of diversity and species turnover. — Boreal Environment Research. 17: 219–236.
- Flora Sibiri. V 14 tomakh [Flora of Siberia. 14 Volumes]. 1987–2003. Novosibirsk (In Russ.).
- Imetkhenov A.B., Boikov T.G., Tsybzhitov Ts.Kh., Yumov B.O., Matveichuk S.A. 1990. Priroda Zabaikal'skogo natsional'nogo parka [Nature of Zabaikalsky National Park]. 192 p. (In Russ.).
- Ivanov A.N. 2016. Ostrovnaya biogeografiya i ostrovnoye landshaftovedeniye: istoriya formirovaniya predstavlenii i osnovnyye etapy razvitiya [Island biogeography and island landscape ecology: history of preception formation and main stages of development]. — Voprosy istorii yestestvoznaniya i tekhniki. 37 (4): 684–701 (In Russ.).
- Khokhryakov A.P. 2000. Taksonomicheskiye spektry i ikh rol' v sravnitel'noi floristike [Taxonomic spectra and their role in comparative floristics]. — Bot. Zhurn. 85 (5): 1–11 (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Buryatiya: Redkiye i nakhodiyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnykh, rastenii i gribov. [Red Book of Republic of Buryatia: rare and endangered animals, plants, and fungi]. 2013. Ulan-Ude. 688 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Rossiiskoy Federatsii (rasteniya i griby) [Red Book of the Russian Federation (plants and fungi)]. 2008. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Lamakin V.V. 1968. Neotektonika Baikal'skoi vpadiny [Neotectonics of the Baikal rift]. Moscow. 247 p. (In Russ.).
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton. 293 p.
- Malyshev L.I. 1969. Zavisimost' floristicheskogo bogatstva ot vneshnikh uslovii i istoricheskikh faktorov [Dependence of floristic richness from exterior conditions and historical factors]. — Bot. Zhurn. 54 (8): 1137–1147 (In Russ.).
- Malyshev L.I., Peshkova G.A. 1984. Osobennosti i genezis flory Sibiri (Predbaikal'ye i Zabaikal'ye) [Features and genesis of flora in Siberia (Lake Baikal Region)]. Novosibirsk. 265 p. (In Russ.).
- Mats V.D. 1974. Baikal'skiye terrasy nizkogo kompleksa [Baikal terraces of low complex]. — In: Priroda Baikala. Leningrad. P. 31–57 (In Russ.).
- Molozhnikov V.N. 1974. Chivyrkuiskoye semiostrov'ye i poluostrov Svyatoi Nos (sostoyaniye ekosistem i voprosy okhrany ikh zhivotnykh komponentov) [Archipelago of seven islands in Chuvyrkuyskii Bay and Svyatoi Nos Peninsula (conditions of ecosystems and issues of wildlife protection)]. — In: Priroda Baikala. Leningrad. P. 257–271 (In Russ.).
- Moskvina P.V., Moskvina E.V. 1991. Biologicheskiye osnovy okhrany rodioly rozovoy v Pribaikal'ye [Biological background for Rhodiola rosea protection in Baikal region]. — In: Ratsional'noye ispol'zovaniye i okhrana rastitel'nykh resursov Tsentral'noy Sibiri. Irkutsk. P. 85–92 (In Russ.).
- Opredelitel' rastenii Buryatii [Handbook for identification of plants of Buryatia]. 2001. Ulan-Ude. 672 p. (In Russ.).
- Osipov K.I. 1999. Flora Baikal'skoy Sibiri i yeyo kolichestvennyy sostav [Flora of Lake Baikal Siberia and its quantitative composition]. — In: Raznoobraziye rastitel'nogo pokrova Baikal'skogo regiona: Materialy mezhdunar. nauch. konf. Ulan-Ude. P. 24–26 (In Russ.).
- Peshkova G.A. 2001. Florogeneticheskii analiz stepnoi flory gor Yuzhnoi Sibiri [Florogenetic analysis of steppe flora of mountains in South Siberia]. Novosibirsk. 192 p. (In Russ.).
- Popov M.G., Busik V.V. 1966. Konspekt flory poberezhii ozera Baikal [Flora Synopsis of the Lake Baikal coastal area]. Moscow–Leningrad. 215 p. (In Russ.).
- Popova O.A. 2005. Bioraznoobraziye i osobennosti adaptogeneza rannetsvetushchikh rastenii Baikal'skoy Sibiri (Vostochnoye Zabaikal'ye) [Biodiversity and features of adaptation genesis of early blooming plants in Lake Baikal Siberia (Eastern Zabaikalye)]. Chita. 225 p. (In Russ.).
- Siplivinskiy V.N. 1967. Ocherk vysokogornoy rastitel'nosti Barguzinskogo khrebtta [Outline of the highland vegetation of the Barguzinskiy Ridge]. — In: Trudy Barguzinskogo gosudarstvennogo zapovednika. Issue 6. Moscow. P. 64–130.
- Sochava V.B. 1979. Rastitel'nyy pokrov na tematicheskikh kartakh [Vegetation cover on thematic maps]. Novosibirsk. 190 p. (In Russ.).
- Tolmachev A.I. 1974. Vvedeniye v geografiyu rasteniy [Introduction to the plant geography]. Leningrad. 244 p. (In Russ.).
- Tyulina L.N. 1981. Rastitel'nost' yuzhnoi chasti Barguzinskogo khrebtta [Vegetation of the southern part of Barguzinskiy ridge]. Novosibirsk. 85 p. (In Russ.).
- Vika S., Namzalov B.B., Rakhmonov O., Snytko V.A., Shchipek T. 2013. Psammostepi vostochnogo poberezh'ya ozera Baikal: osobennosti floristicheskogo i fitotsenoticheskogo raznoobraziya [Psammosteppe vegetation of eastern shore of Lake Baikal: features of floristic and phytocoenotic diversity]. — Rastitel'nyy mir Aziatskoi Rossii. 2 (12): 99–108 (In Russ.).
- Yurtsev B.A. 1968. Flora Suntar-Khayata. Problemy istorii vysokogornoykh landshaftov Severo-Vostoka Sibiri [Flora of Suntar-Khayata Ridge. The problems of the history of highland landscapes of the Northeastern Siberia]. Leningrad. 235 p. (In Russ.).

## ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ И ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ОСТРОВОВ ЧИВЫРКУЙСКОГО ЗАЛИВА (ЗАБАЙКАЛЬСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК, ВОСТОЧНАЯ СИБИРЬ)

Е. В. Бухарова<sup>a</sup>, О. А. Аненхонов<sup>b, #</sup>, Н. К. Бадмаева<sup>b</sup>, А. И. Бурдуковский<sup>a</sup>, Т. Д. Пыхалова<sup>b</sup>,  
Н. М. Лужкова<sup>a, c, ##</sup>

<sup>a</sup> “Объединенная дирекция Баргузинского государственного природного биосферного заповедника  
и Забайкальского национального парка”  
ул. Ленина, 71, Усть-Баргузин, 671623, Россия

<sup>b</sup> Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН  
ул. Сахьяновой, 6, Улан-Удэ, 670047, Россия

<sup>c</sup> Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН  
ул. Улан-Баторская, 1, Иркутск, 664033, Россия

<sup>#</sup>e-mail: anen@yandex.ru

<sup>##</sup>e-mail: luzhkova@pdmr.ru

Чивыркуйский залив находится на северо-восточном побережье оз. Байкал и является частью территории Забайкальского национального парка (ЗНП). В пределах акватории залива находится семь островов (Чивыркуйское семиостровье): Бакланий, Лохматый, (Большой Кылтгыгей), Гольий (Малый Кылтгыгей), Покойницкий Камень, Елена, Белый Камень, Коврижка. Растительный покров островов залива был слабо изучен. Выявление флористического разнообразия островов важно в условиях климатических изменений и антропогенного влияния. Для исследования островной флоры был использован маршрутный метод. Для выявления зависимости числа видов сосудистых растений от площади островов, удаленности от материкового берега и орнитогенного фактора использовались коэффициент детерминации и коэффициент корреляции Спирмена, для определения размеров островов, их удаленности от материка, применялись картографические методы и инструменты пакета программ ArcGIS Pro 1.3.

Видовое разнообразие флоры островов Чивыркуйского залива довольно высокое и обусловлено пестротой экологических условий. Оно представлено 334 видами сосудистых растений, относящихся к 188 родам и 61 семейству. Из них впервые указаны 178 видов для островов Чивыркуйского семиостровья и 18 видов для территории ЗНП. Флористическое богатство островов положительно коррелирует с их площадью. На растительный покров островов, населенных колониями монгольской чайки и большого баклана (Белый камень, Покойницкий камень, Гольий), значительное влияние оказывает орнитогенный фактор. Наблюдается обратная корреляция этого фактора с видовым богатством, следовательно, он вносит вклад в снижение числа видов растений, произрастающих на островах.

Таксономическая структура флоры островов в целом типична для флоры ЗНП, а также, в основных чертах, отражает общие черты флоры Байкальской Сибири. Географический анализ показал, что основу флоры островов составляют виды, широко распространенные в Голарктике и Евразии. Из азиатских растений наибольшее участие в составе флоры принимают виды с южно-сибирским и североазиатским типами ареалов. На островах довольно высокий уровень эндемизма (3.5%). Основное количество эндемиков (9 из 13) отмечено на о-ве Лохматый. Это преимущественно горностепные растения. Впервые для островов Чивыркуйского залива выявлены и уточнены местообитания редких видов: *Deschampsia turczaninowii* Litv., *Corispermum ulopterum* Fenzl, *Cotoneaster tjuliniae* Rojark. ex Peschkova, *Rhodiola rosea* L., *Papaver popovii* Sipliv., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. В составе флоры нет инвазионных видов, но присутствуют антропофиты (в основном в орнитогенных ценозах), зарегистрированные также и во флоре ЗНП в целом.

Состав и структура флоры островов позволяют считать ее почти полностью преемственно и неразрывно связанной с флорами окружающих Чивыркуйский залив Баргузинского хребта и полуострова Святой Нос. В целом анализ характеризует флору островов как бореальную полутумидную, а флористическое богатство обусловлено, в первую очередь, биотопическим разнообразием.

**Ключевые слова:** сосудистые растения, структура флоры, видовое богатство, озеро Байкал, национальный парк, островная биогеография, редкие виды, фиторазнообразие, эндемики

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность администрации “Заповедного Подлеморья” за организационную поддержку проведенных работ, а также лично участковому инспектору Ю.А. Гороховскому, сопровождавшему нас в экспедиции. Работа выполнена при поддержке

гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 18-45-030026. Работа О. А. Аненхонова, Н.К. Бадмаевой и Т.Д. Пыхаловой проводилась частично в рамках проекта № 121030900138-8. Авторы признательны А.В. Плошко за тщательное редактирование английского текста статьи.

## РАННИЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА И РАЗМНОЖЕНИЯ *ADONIS VERNALIS* (RANUNCULACEAE) В УСЛОВИЯХ КРЫМА

© 2021 г. С. В. Шевченко<sup>1,\*</sup>, Н. В. Марко<sup>1,\*\*</sup>

<sup>1</sup> Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН  
пгт. Никита, Ялта, Крым, 298648, Россия

\*e-mail: shevchenko\_nbs@mail.ru

\*\*e-mail: nataly-marko@mail.ru

Поступила в редакцию 17.03.2020 г.

После доработки 02.11.2020 г.

Принята к публикации 10.11.2020 г.

В работе представлены результаты изучения процессов опыления, оплодотворения, эндоспермо- и эмбриогенеза у редкого вида флоры Крыма *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae). Описаны также процессы семяобразования и диссеминации. Показано, что основной стратегией выживания *A. vernalis* в Крыму является семенное размножение и боковая вегетативная партикуляция. Для данного вида характерно наличие полового процесса и отсутствие апомиксиса. Основной тип опыления – аллогения. К причинам редкости *A. vernalis* можно отнести отрицательное антропогенное воздействие, критические показатели реальной семенной продуктивности (до 40%) и всхожести семян, а также наличие малого количества проростков в ценопопуляциях, что наряду с долголетием особей способствует длительному удержанию видом территории, но не обеспечивает его значительное расселение.

**Ключевые слова:** *Adonis vernalis*, опыление, оплодотворение, эндоспермогенез, эмбриогенез, семенная продуктивность

**DOI:** 10.31857/S0006813621040128

Одной из актуальных задач современной ботаники является разработка тактики и стратегии сохранения видов растений, которые находятся под угрозой исчезновения. Знание репродуктивной биологии позволяет установить причины образования аберрантных семязачатков и стерильности мужской генеративной сферы, дегенерации зародыша и эндосперма, нарушения процессов семяобразования и диссеминации и, в целом, причины снижения численности растений с целью последующей разработки приемов их сохранения. Особое значение имеет группа дикорастущих растений, обладающих лекарственными свойствами, а также высокой декоративностью. К таким видам с полным основанием можно отнести *Adonis vernalis* L. из семейства Ranunculaceae. Это ценное лекарственное и декоративное растение, имеющее 3-й природоохранный статус. В Крыму вид произрастает в степной и предгорной зонах, на яйлах (Zhivotenko, 2000; Red Book..., 2015). Природный ареал его охватывает Западную и Центральную Европу, Пиренеи, Балканы, Предкавказье, Сибирь и Крым (Adolf, 1930). Несмотря на довольно широкий природный ареал и продолжительность жизни особей, которая превышает 100 лет (Poshkurlat, 1975a), численность

*A. vernalis* значительно сокращается (Lux, Kryukova, 1973; Shevchenko, 1986; Parubok, 2002). Размножение данного вида в ботанических садах и питомниках семенным путем также затруднено (Larin et al., 1952; Axerold, 1961; Mukovkina, 1974; Melnik, Parubok, 2000). Вследствие этого вид взят под охрану и включен в региональные Красные книги России (Red Book..., 2015; Red Book..., 2018). Эмбриологические особенности *A. vernalis* наряду с другими представителями семейства Ranunculaceae исследовала Е.Л. Кордюм (Kordyum, 1959, 1961, 1978), основное внимание при этом было уделено формированию элементов зародышевого мешка, однако вопросы эмбрио- и эндоспермогенеза освещены недостаточно. В работах индийских ученых представлены результаты исследования эмбриогенеза различных видов рода *Adonis*, но данный вид ими не изучался (Bhandari, 1962, 1966; Vijayaraghavan, 1970). Нами проведено изучение репродуктивной биологии *A. vernalis* с целью пополнения сведений по общей эмбриологии цветковых растений и выяснения причин снижения численности вида в пределах природного ареала (Marko, 2005; Marko, Shevchenko, 2005; Shevchenko et al., 2010). Целью данной работы было также выявление особенностей опыле-



ния, оплодотворения, эмбриогенеза, семяобразования и воспроизведения и размножения *A. vernalis* в условиях естественного произрастания в предгорном Крыму для разработки приемов оптимизации возобновления и размножения данного вида.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

*Adonis vernalis* L. — многолетнее поликарпическое травянистое растение, высотой 10–40 см. В условиях Крыма цветет в марте — апреле, плодоносит в июне. Стебель — моноциклический, дважды-трижды разветвленный, прямостоячий или слабо отклоненный, неопушенный, густооблиственный, у ювенильных особей — простой. Листья очередные, сидячие, неопушенные, в очертании пятиугольные, ярко-зеленые, дважды или трижды-перисторазделенные на узколинейные или щетинковидные доли (Крыукова et al., 1980). В нижней части стебля имеются коричневые чешуи, в пазухах которых закладываются почки возобновления. Корневище восходящее, почти вертикальное, неразветвленное, короткое, черно-бурое (Golubev, 1962, 1967; Ziman, 1985).

*A. vernalis* — гемикриптофит, ксеромезофит, гелиофит, гликофит, степной энтроф (Golubev, 1996). Вид светолюбивый, теплолюбивый, не требовательный к количеству осадков, распространен в низинах и по склонам холмов, сопровождает степные и лесостепные растительные сообщества, особенно на известковых и каменистых склонах (Golubev, 1996; Крыукова et al., 1980). Основными местообитаниями являются степи с мезофильным разнотравьем и в меньшей степени типчаковые и ковыльные степи (Poshkurlat, 1970), а также остепненные луга по всему Крыму, в предгорьях и яйлах (Lux, Крыукова, 1973).

Основные наблюдения и фиксацию растительного материала проводили в ценопопуляции предгорного Крыма (окрестности с. Лозовое Симферопольского р-на). Фенологические наблюдения проводили по методике Г.Н. Зайцева (Zaitsev, 1978), для точного определения фенофаз у *A. vernalis* использовали методику Акош Мате (Mate, 1977). В исследованиях цветения и опыления использовали методики А.Н. Пономарева (Ponomarev, 1960), В.Н. Голубева и Ю.С. Волокитина (Golubev, Volokitin, 1986). Видовая принадлежность насекомых-опылителей была определена ведущим научным сотрудником лаборатории энтомологии и фитопатологии Никитского ботанического сада, д.б.н. А.А. Хаустовым. Изучение морфологической структуры генеративных органов цветка, а также наблюдения за ходом раскрытия пыльников и рыльца проводили на растениях в лабораторных условиях под микроскопом МБС-9. Морфологические описания составлены согласно терминологии А. А. Федорова и З.Т. Ар-

тюшенко (Fedorov, Artyushenko, 1975; Artyushenko, 1986). Анализ зрелой пыльцы проводили на временных препаратах, окрашенных ацетоорсеином, под микроскопом JenaVal 2 фирмы CarlZeiss (Germany) в десяти полях зрения. Для выяснения возможности завязывания семян у *A. vernalis* при самоопылении, а также проверки его способности к апомиксису проводили изоляцию 30 бутонов длиной 10–12 мм, часть бутонов кастрировали. Опыт с изоляцией и кастрацией цветков проводили в течение двух сезонов. Приготовление постоянных препаратов осуществляли по общепринятым методикам (Romeis, 1954; Pausheva, 1988). Препараты с толщиной срезов 10–12 мкм окрашивали метиловым зеленым и пиронином, а также гематоксилином по Гейденгайну с подкраской алциановым синим (Shevchenko et al., 1986; Shevchenko, Chebotar, 1992; Zhinkina, Voronova, 2000). Анализ постоянных препаратов проводили под микроскопом JenaVal 2 (CarlZeiss, Germany), рисунки выполняли с помощью рисовальных аппаратов РА-4 и РА-6, микрофотографии получены при использовании цифрового фотоаппарата Canon A-80.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Цветки *A. vernalis* крупные, 40–70 мм в диаметре, обоеполые, симметричные, актиноморфные, полные, верхушечные, одиночные, расположенные на верхушках побегов. Чашечка и венчик — опадающие. Чашечка подпестичная, имеет 5 свободных чашелистиков, расположенных горизонтально. Чашелистики обратнойцевидные, вдвое короче венчика, с наружной стороны они зеленовато-серые, негусто покрыты короткими волосками, с внутренней стороны голые, желто-зеленые. Венчик раздельнолепестной, имеет 16–18 лепестков (Marko, 2009). Лепестки ланцетовидные или удлинненно обратнойцевидные 20–30 мм длиной, цельные, с заостренной верхушкой и слабо выраженными зубцами по краю. Окраска лепестков золотисто-желтая, поверхность глянцева.

Андроцей *A. vernalis* представлен многочисленными желтыми тычинками, короче венчика. Стенка микроспорангия формируется по типу двудольных: эндотений и средние слои возникают из наружного париетального слоя, а в тапетум преобразуются клетки внутреннего париетального слоя. Мейоз в микроспороцитах, в основном, протекает нормально и синхронно внутри одного пыльника. Однако в некоторых пыльниках отмечены случаи нарушения хода мейоза, такие, как цитомиксис, выброс хромосом за пределы акроматинового веретена, отставание хромосом при их расхождении в анафазе I. Зрелые пыльцевые зерна двуклеточные, сферической формы, трехпоровые, изредка — четырехпоровые.

Гинецей полимерно-апокарпный с многочисленными (до 100) сидячими плодолистиками, спирально расположенными на коническом удлиненном цветоносе. Завязи опушенные, обратнойцевидные, желтые или светло-зеленые. В полураскрытом цветке все пыльники закрыты. Исследование показало, что пыльники одного цветка находятся на разных стадиях развития — в пыльниках периферических кругов проходит дифференцирующий митоз в микроспорах, приводящий к образованию пыльцевого зерна, а в пыльниках центральных кругов имеются лишь микроспоры. Женская генеративная сфера в это время готова к опылению и оплодотворению, что свидетельствует о наличии у изученного вида диогамии в виде протогинии. Через сутки начинают вскрываться пыльники наружного круга тычинок. Многочисленные рыльца, скученные в центре цветка, окружены как бы венцом столь же многочисленных тычинок, примерно половина рылец выступает над пыльниками, предоставляя возможность их опыления пыльцой с других цветков.

Все цветки идентичны, в каждом из них андроцей и гинецей пространственно разделены, то есть в этот период в цветках *A. vernalis* наблюдается геркогамия (Marko, 2009). В течение 1–2 дней раскрываются все пыльники наружного круга (некоторые из них в пол-оборота закручиваются по спирали) и большая часть пыльников среднего круга тычинок, тычиночные нити принимают вертикальное положение (над пыльниками выступает уже 1/3 часть гинецея). Но, тем не менее, автогении препятствуют внутренние тычинки, пыльники которых в это время закрыты и смыкаются друг с другом цельным кругом, образуя во круг завязей своеобразный щит.

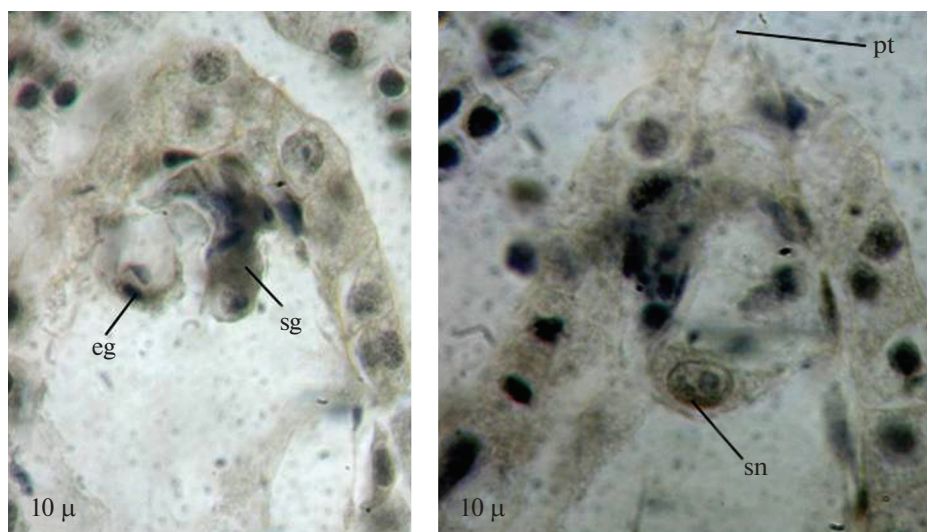
В завязи каждого плодолистика закладывается по одному семязачатку. Семязачаток анатропный, с коротким фуникулусом, крассинуцеллярный, битегмальный. Внутренний интегумент обычно двух-, нередко трехслойный, наружный интегумент более мощный — трех-, четырехслойный. Нуцеллус двуслойный, в латеральной зоне — трехслойный. Со стороны фуникулуса формируется фуникулярный obturator. Микропиле узкое, длинное, прямое, представлено только эндостомом. В процессе развития семязачатка возможны некоторые отклонения, например, недоразвитие интегументов, отсутствие оперкулула. Согласно нашим наблюдениям, у *A. vernalis* могут формироваться зародышевые мешки двух типов — Polygonum и Allium (Marko, 2005), что было также отмечено и у *Adonis chrisocyathys* (Bhandari, 1962, 1966).

Основной способ переноса пыльцы у *A. vernalis* — энтомофилия. Опылителем, активно посещающим цветки, является *Apis mellifera* L., причем пе-

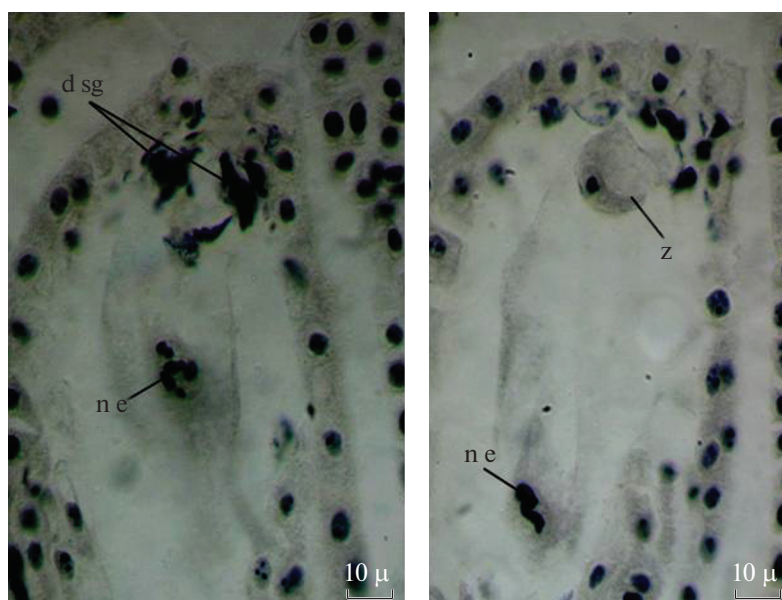
ренос пыльцы насекомыми осуществлялся как на цветки, принадлежащие одному растению (гейтоногения), так и на цветки разных растений того же вида (ксеногения). По мнению Е.И. Демьяновой (Demjanova, 2000), у диогамных растений перенос пыльцы на цветки этого же растения может рассматриваться как резервный способ опыления при несостоявшемся перекрестном опылении.

Следует отметить, что для *A. vernalis* свойственна протогиния, и женская генеративная сфера готова к оплодотворению раньше, чем созревает пыльца. Однако, у данного вида в конце цветения цветка возможны автогения (самоопыление) и дальнейшая автогамия. Кроме того, для *A. vernalis* характерно наличие на одном растении довольно большого количества цветков, находящихся на разных стадиях развития, что в определенной степени может способствовать гейтоногамии. По мнению Н.П. Старшовой (Starshova, 2000), протогиния у растений носит приспособительный характер и является более эффективным механизмом, препятствующим самоопылению, чем протандрия. В результате эффективного опыления и оплодотворения у *A. vernalis* образуются плоды — многоорешки. Эксперименты на наличие формирования апомиктических семян (кастрация тычинок) и изоляция цветков в естественных условиях произрастания дали отрицательный результат. В большинстве случаев завязи, а затем и формирующиеся плодики чернели и увядали. Лишь на одном растении в результате самоопыления образовалось 5 партенокарпических плодов (всего было опылено 106 плодолистиков).

Наблюдения показали, что в конце первой декады апреля (приводимые фенологические даты относятся к цветкам на побегах I порядка, для цветков на побегах второго порядка сроки сдвигаются в соответствии с ритмами их развития на 5–7 дней), вскоре после раскрытия цветка *A. vernalis*, в зародышевых мешках происходят процессы оплодотворения. В это время собственные пыльники в цветках еще не вскрыты, и оплодотворение осуществляется пыльцой других цветков. Иногда оплодотворение можно наблюдать перед раскрытием цветка в полураскрытых бутонах, длина которых составляет 17–18 мм, когда в них проникают насекомые и привносят пыльцу с других цветков. Для *A. vernalis* характерна порогамия (рис. 1). Пыльцевая трубка содержит ядро вегетативной клетки и два червеобразных спермия. Пройдя сквозь микропиле, она входит в зародышевый мешок через одну из синергид, в которую и изливает свое содержимое. При этом в синергиде происходит изменения ядра и цитоплазмы. Ядро синергиды сжимается, уменьшаясь в объеме, а впоследствии дегенерирует. В цитоплазме исчезает крупная вакуоль, цитоплазма становится гомогенной и хорошо окра-



**Рис. 1.** Порогамия и сингамия у *Adonis vernalis* (pt — пыльцевая трубка, sn — сингамия, sg — синергида, eg — яйцеклетка).  
**Fig. 1.** Porogamy and syngamy in *Adonis vernalis* (pt — pollen tube, sn — syngamy, sg — synergid, eg — egg-cell).



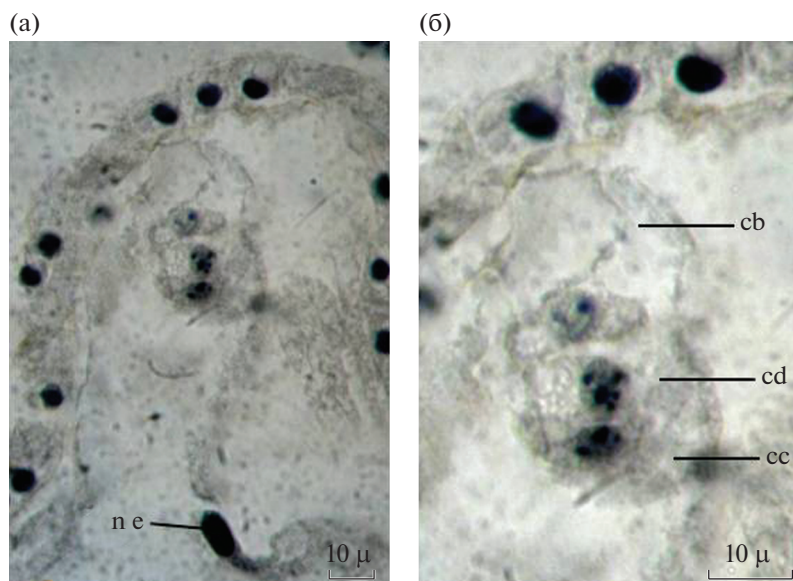
**Рис. 2.** Зародышевый мешок *Adonis vernalis* на стадии двуядерного эндосперма (два последовательных среза): d sg — де-генерирующая синергида, n e — ядро эндосперма, z — зигота.  
**Fig. 2.** Embryo sac of *Adonis vernalis* at the stage of binuclear endosperm (two consecutive sections): d sg — degenerating synergid, n e — nucleus of the endosperm, z — zygote.

шивается гематоксилином по Гейденгайну. Впоследствии один спермий направляется к яйцеклетке, другой — к центральной клетке. Слияние гамет у *A. vernalis* осуществляется по премитотическому типу.

Слияние спермия с центральной клеткой (тройное слияние) происходит раньше, чем сингамия. Деление первичного ядра эндосперма также идет намного раньше деления ядра зиготы и не сопровождается цитокинезом, а образующиеся

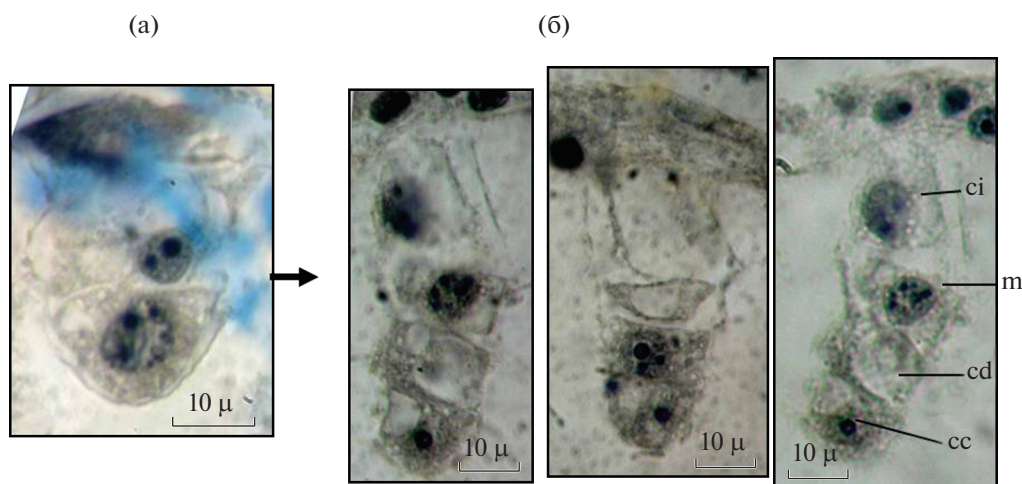
дочерние ядра расходятся к противоположным полюсам и свободно располагаются в тяже цитоплазмы, что позволяет предположить у *A. vernalis* нуклеарный тип эндоспермогенеза (рис. 2). На стадии 4-ядерного эндосперма в формирующихся семенах *A. vernalis* еще можно наблюдать антиподы.

По нашим наблюдениям, зигота приступает к делению тогда, когда эндосперм представлен множеством ядер. Е.Л. Кордюм (Kordyum, 1961) у



**Рис. 3.** Трехклеточный проэмбрио *Adonis vernalis*: а – микропиллярная часть зародышевого мешка; б – трехклеточный проэмбрио (обозначения в тексте).

**Fig. 3.** Three-celled proembryo of *Adonis vernalis*: а – micropylar part of the embryo sac; б – three-celled proembryo (see the text for notation).



**Рис. 4.** Линейная тетрада проэмбрио (обозначения в тексте).

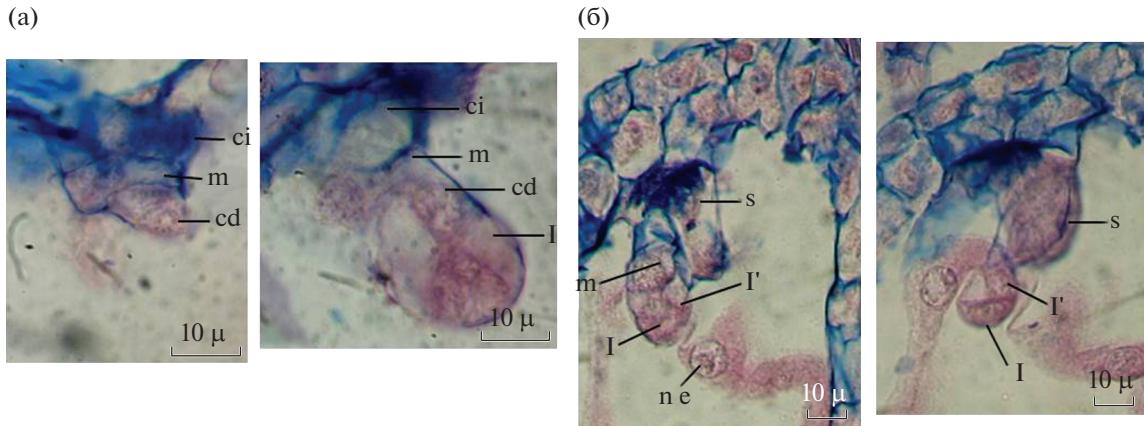
**Fig. 4.** Linear tetrad of embryo (see the text for notation).

некоторых представителей сем. Ranunculaceae, в том числе у *A. vernalis*, наблюдала деление зиготы при многоядерном эндосперме. Согласно данным N.N. Bhandari (1966), у однолетних видов рода *Adonis* деление зиготы происходит на стадии 64-ядерного эндосперма. После поперечного деления зиготы происходит поперечное деление апикальной клетки (*ca*) с образованием верхней (*cc*) и нижней (*cd*) клеток (рис. 3). Впоследствии поперечно делится базальная клетка (*cb*) с образованием нижней клетки (*ci*) и средней клетки (*m*), в результате чего формируется линейная тетрада проэмбрио (рис. 4). Стадию линейной тетра-

ды проэмбрио (рис. 4) мы наблюдали в конце апреля, когда в цветке *A. vernalis* опали чашечка и венчик.

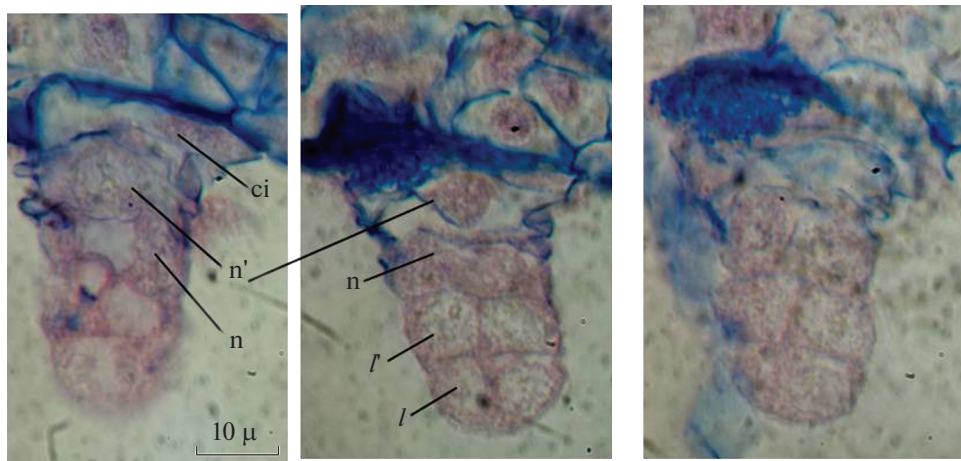
Затем происходит первое вертикальное деление клеток проэмбрио. Обычно сначала вертикально делятся верхние (*cc*), а затем нижние (*cd*) производные апикальной клетки (рис. 4, 5). На этой стадии еще видны остатки дегенерирующих синергид (рис. 5).

После заложения первых вертикальных перегородок, в производных апикальной клетки (*cc* и *cd*), происходит второе вертикальное деление в



**Рис. 5.** Закладка вертикальных перегородок в проэмбрио *Adonis vernalis*: а, б – последовательные этапы (обозначения в тексте).

**Fig. 5.** Laying vertical partitions in proembryo of *Adonis vernalis*: а, б – sequential stages (see the text for notation).



**Рис. 6.** Проэмбрио *Adonis vernalis* на стадии октантов (серия последовательных срезов).

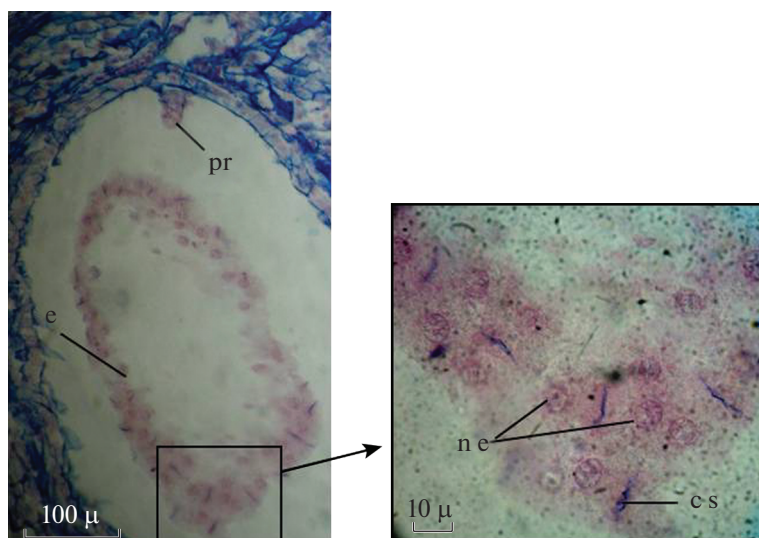
**Fig. 6.** Proembryo of *Adonis vernalis* on the octant stage (series of consecutive sections).

плоскости, расположенной под прямым углом к плоскости первого вертикального деления (рис. 6). В результате этого деления в обоих ярусах производных апикальной клетки (*cc* и *cd*) образуется по 4 клетки. Таким образом, на апикальном конце проэмбрио образуются октанты: восемь клеток, которые располагаются в два яруса (этажа) – *I* и *I'* (рис. 6). Средняя клетка (*m*), делится поперечно, а затем продольно, продуцируя клетки *n* и *n'* (рис. 6). Поперечные деления производных базальной клетки (*ci* и *m*) приводят к образованию суспензора – *s*. Характер ориентации стенок и последовательность клеточных делений проэмбрио свидетельствуют о том, что эмбриогенез *A. vernalis* проходит по Solanad-типу (Johansen, 1950), поскольку для данного вида характерно образование линейной тетрады клеток проэмбрио и образование основных органов зародыша из произ-

водных клетки *ca*, а подвеска и гипофизиса – из производных клетки *cb*. Необходимо отметить, что на стадии октантов наблюдается переход эндосперма из ценоцитной стадии развития в клеточную. В пристенной цитоплазме между ядрами появляются клеточные перегородки (рис. 7).

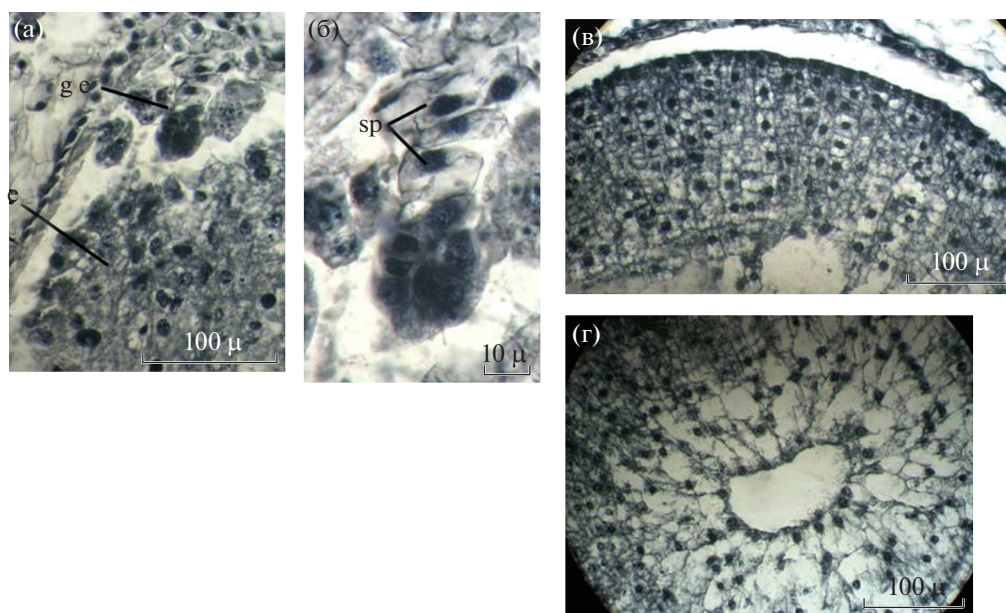
Закладка клеточных перегородок в эндосперме происходит от периферии к центру (центростремительно) и сопровождается активными, преимущественно синхронными, делениями его ядер. В связи с этим периферические клетки эндосперма имеют правильную прямоугольную форму (рис. 8). Ко времени формирования глобулярного зародыша весь эндосперм становится клеточным (рис. 8).

Во второй декаде мая, незадолго до диссеминации (в плоде длиной 18–20 мм), в семенах формируется глобулярный зародыш, который имеет



**Рис. 7.** Закладка клеточных перегородок в эндосперме *Adonis vernalis* (pr – проэмбрио, e – эндосперм, cs – клеточная перегородка, ne – ядра эндосперма).

**Fig. 7.** Laying cell septa in the *Adonis vernalis* endosperm (pr – proembryo, e – endosperm, cs – cell septa, ne – nucleus of the endosperm).



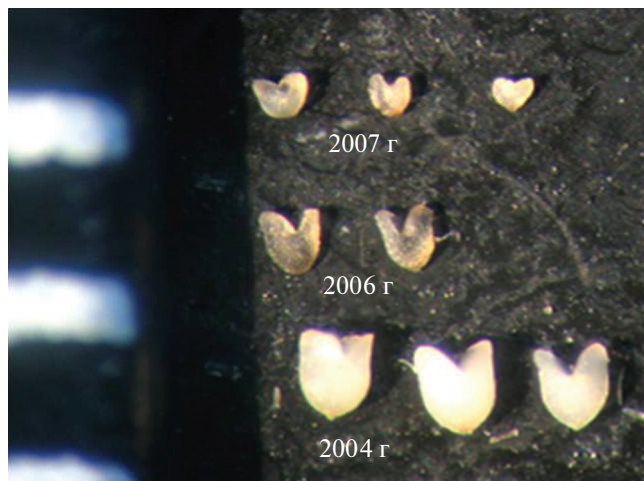
**Рис. 8.** Фрагменты семени *Adonis vernalis* на стадии глобулярного зародыша (а – микропиллярная зона; б – глобулярный зародыш; в – латеральная зона эндосперма; г – центральная зона эндосперма; ge – глобулярный зародыш, e – эндосперм, sp – суспензор).

**Fig. 8.** Fragments of *Adonis vernalis* seed at the stage of the globular embryo (a – micropilar zone; б – globular embryo; в – lateral endosperm zone; г – central endosperm zone; ge – globular embryo, e – endosperm, sp – suspensor).

эмбриодерму (протодерму), 3–4-клеточный суспензор и окружен слоем мощного эндосперма (рис. 8).

В целом, формирование семян *A. vernalis* происходит относительно быстро, в течение 24–30 дней. В сформированном семени *A. vernalis*, к моменту диссеминации, содержится обильный,

мощный эндосперм и мелкий, недифференцированный или слабо дифференцированный на органы, зародыш, достигающий к этому времени стадии сердечка. Отношение длины зародыша к длине эндосперма в семенах *A. vernalis* составляет 1 : 10 (10–15%). В лабораторных условиях свежесобранные семена *A. vernalis* не проросли. Анализ



**Рис. 9.** Зародыши *Adonis vernalis* из опавших в 2004 г., 2006 г. и в 2007 г. семян (анализ проведен в 2007 г., хранились в лабораторных условиях при  $t$  18–20°C и относительной влажности воздуха 45%).

**Fig. 9.** Embryos of *Adonis vernalis* from seeds fallen in 2004, 2006, and 2007 (seeds were analyzed in 2007, stored under laboratory conditions at  $t$  18–20°C and relative humidity 45%).

структуры семян, хранившихся в лаборатории, показал, что доразвитие зародыша у *A. vernalis* проходит во внутрисеменной период на протяжении 3 лет при температуре 18–20°C (рис. 9). Эту особенность для видов *Adonis* секции *Consolligo* также отмечала З.Е. Шлангена (Shlangena, 1979). На 3-й год доразвития зародыш *A. vernalis* становится отчетливо дифференцированным, при этом сформированы две семядоли, апексы побега и корня с корневым чехликом (рис. 9).

По литературным данным, в условиях культуры всхожесть семян *A. vernalis* низкая и варьирует от 1–3.3% до 16% (Larin et al., 1952; Axerold, 1961; Mukovkina, 1974; Shlangena, 1979; Mukovkina et al., 1985; Melnik, Parubok, 2004), хотя имеются данные, когда всхожесть семян достигала 40–50% (Poshkurlat, 1969a, 1975a; Florya, Kretsu, 1981), 64% (Zhivotenko, 1997), 72% (Yudin, 1997, 2002), 80–83% (Gawlowska, 1958; Nikolaeva et al., 1985). При изучении возрастной структуры ценопопуляций *A. vernalis* нами было отмечено довольно низкое количество проростков, в среднем составляющее от 0.3 до 4.28 экз. на 1 м<sup>2</sup> при высоком числе генеративных особей (в пределах 10 растений), что свидетельствует о довольно низкой всхожести семян (Marko, Shevchenko, 2005).

В условиях предгорной зоны Крыма плодоношение у *A. vernalis* наступает в начале мая. Плод *A. vernalis* — многоорешек. Отдельные плодики — односемянные орешки, при созревании приобретающие сероватую или желтовато-зеленую окраску. Орешки обратнойцевидные, мелкие (3 × 5 мм), ячеисто-морщинистые, волосистые, на верхушке

с крючкообразно изогнутым носиком длиной около 1 мм. Плодики сидят на выпуклом коническом плодоложе, их количество на одном побеге *A. vernalis* может варьировать в пределах от 50 до 120. В среднем, один плод образует 25–30 морфологически нормальных семян. Уже в конце мая начинают осыпаться плодики с побегов I-го порядка. Вслед за ними в течение 7–10 суток они осыпаются с побегов II-го и III-го порядков (состояние репродуктивных органов определяли по Л. Д. Ефремовой (Efremova, 1971). Согласно литературным данным, *A. vernalis* является мирмекохором (Levina, 1967). Наши наблюдения подтверждают распространение семян муравьями у *A. vernalis*. Осыпание плодиков у *A. vernalis* происходит как раз в тот период (май–июнь), когда, согласно данным А.А. Захарова (Zakharov, 1991), муравьи выкармливают личинок и особенно активны в собирании пищи. Кроме того, *A. vernalis* характеризуется наличием прочных покровов плодиков и незначительных выростов тканей в базальной части околоплодника, возможно элайосом, поедаемых муравьями. На протяжении всего вегетационного периода на растениях *A. vernalis* (ценопопуляция в с. Лозовое) нами неоднократно наблюдались муравьи: *Camponotus aethiops* Lafr. и *Formica cunicularia* Lafr. По мнению Р. Е. Левиной (Levina, 1967), благодаря мирмекохории семена *A. vernalis* могут разноситься на расстояние до 10 м.

Наши исследования особенностей диссеминации *A. vernalis* также показали, что по способу распространения семян этот вид можно отнести и к механохорам. Зрелые плодики *A. vernalis*, осыпаясь с конического цветоложа, удерживаются крючочками плодов за тонко рассеченные листья и черешки, при сотрясении генеративных побегов плодики *A. vernalis* рассеиваются в радиусе 15–20 см от материнского растения. Крючочковые рыльца также, по-видимому, впоследствии являются приспособлением к диссеминации, в частности к эпизоохории. Реальная семенная продуктивность ценопопуляций *A. vernalis* в условиях предгорного Крыма составляет 36.9–40.9%.

С целью выяснения способности вида к самовоспроизведению и самоподдержанию ценопопуляций была изучена возрастная структура ценопопуляции *A. vernalis* в окрестностях с. Лозовое. В результате установлено, что эта ценопопуляция нормальная, дефинитивная, неполночленная (отсутствуют особи сенильной группы) с абсолютным максимумом на средневозрастных генеративных особях. Максимум на средневозрастных генеративных особях при семенном самоподдержании, по мнению некоторых исследователей (Zaugolnova et al., 1992), связан с наибольшей продолжительностью этого состояния и с наименьшей элиминацией в этой группе особей. Возрастные спектры левостороннего типа в ценопопуляции



Рис. 10. Дерновина *Adonis vernalis* (r b – почка возобновления).

Fig. 10. Turf of *Adonis vernalis* (r b – recovery bud).

*A. vernalis* динамичны по соотношению возрастных групп. Так, например, среднее количество проростков увеличивается с 0.33 на 1 м<sup>2</sup> в 2004 г. до 4.28 на 1 м<sup>2</sup> в 2005 г., соответственно, и ювенильных особей – с 2 до 4.52; иматурных – с 2 до 3. Число генеративных особей довольно стабильно: 9.33 на 1 м<sup>2</sup> в 2004 г. и 9.28 на 1 м<sup>2</sup> в 2005 г. (Marko, Shevchenko, 2005). Изменения могут быть вызваны неравномерным семенным размножением и элиминацией прегенеративных и генеративных особей. Относительно вегетативного размножения *A. vernalis* вопрос дискутируется. Так, А.П. Пошкурлат (Poshkurlat, 1969a, 1975a, 1975b), которая изучала возможности распространения, онтогенез и особенности строения вегетативных органов *A. vernalis* в течение ряда лет, утверждает, что этот вид способен размножаться только семенным путем. Другие исследователи говорят о возможности вегетативного размножения (Zhivotenko, 2000; Yudin, 2002). М.А. Цибанова (Cibanova, 1960) очень подробно описывает процессы развития, старения и распада дерновины *A. vernalis*, но как таковой вегетативный способ размножения не выделяет. Анализ литературных данных (Saidova, Lyubarsky, 2009) и наших иссле-

дований подземных побегов *A. vernalis* свидетельствует о том, что во время перехода растения в генеративное состояние наблюдается процесс ветвления корневищ, наиболее активный по периферии куста, и образование дерновины, из небольших, соединенных одно с другим корневищ (рис. 10). По мере старения куста дерновина разрушается на отдельные партикулы, способные к самостоятельному существованию живые части. По мнению А.П. Пошкурлат (Poshkurlat, 1969b, 1975b), обособившиеся стареющие партикулы не имеют омоложения и не могут служить исходным вегетативным материалом для развития новых особей, поэтому партикуляцию *A. vernalis* нельзя рассматривать как приспособление к вегетативному размножению. А.П. Пошкурлат (Poshkurlat, 1969b, 1975b) интерпретирует партикуляцию *A. vernalis* как чисто возрастное явление, не имеющее существенного биологического значения, и как один из признаков старческого распада растения. В.Н. Голубев (Golubev, 1967) считает, что биологический смысл партикуляции заключается в продолжении жизни клона и сохранении за видом определенной территории.

По нашему мнению, партикуляцию у *A. vernalis* можно отнести к вегетативному размножению в широком смысле слова, как увеличение числа особей данного вида посредством естественного отделения от материнского растения жизнеспособных частей (без учета степени их омоложения), способных к самостоятельному существованию и развитию. Аналогичное мнение было высказано Смирновой О.В. (Smirnova, 1974) относительно ряда травянистых растений. Кроме того, биологический смысл партикуляции мы видим и в увеличении количества генеративных побегов на единицу площади, а соответственно, и семян, что приведет, согласно терминологии Ю.А. Злобина (Zlobin, 1993), к увеличению репродуктивного давления популяции на ценоз.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализируя полученные результаты, можно заключить, что *Adonis vernalis* свойственно наличие полового процесса и отсутствие апомиксиса. Основной тип опыления – аллогения, перенос пыльцы осуществляется посредством энтомофилии, поэтому его успешность в значительной степени зависит от достаточного количества насекомых-опылителей в период цветения (первая-вторая декада апреля). Эндоспермо- и эмбриогенез проходят, в основном, без нарушений. Эндосперм нуклеарный, основные органы зародыша формируются из производных клетки *ca*, подвесок и гипофиз – из производных клетки *cb*, что соответствует Solanad-типу эмбриогенеза. Сформированное семя содержит мощный эндосперм и мелкий, недифференцированный или слабо диф-



ференцированный на органы зародыш, для которого характерно доразвитие во внутрисеменной период. Самоподдержание ценопопуляций *A. vernalis* осуществляется за счет семенного и вегетативного размножения в форме партикуляции, что в определенной степени и обуславливает его стратегию выживания. Для растений *A. vernalis* характерна значительная продолжительность жизни, которая и позволяет виду долгое время удерживать занимаемую территорию. Невыраженный сенильный период в анализированных ценопопуляциях свидетельствует об их относительной молодости. Причинами редкости вида *A. vernalis* наряду с отрицательным антропогенным воздействием (заготовка сырья для медицинской промышленности, оформление букетов в период цветения, распашка степей), вероятно, являются: критические показатели реальной семенной продуктивности (не превышает 40%); низкая всхожесть семян, наличие в семенах на стадии диссеминации недифференцированного зародыша, обуславливающего необходимость определенного периода и условий его доразвития; небольшое количество проростков в ценопопуляциях. Основными особенностями возобновления ценопопуляций *A. vernalis* в Крыму являются довольно слабое семенное размножение и медленное вегетативное разрастание корневища с последующей боковой партикуляцией, что способствует длительному удержанию видом территории, но не обеспечивает его значительное расселение.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы приносят свою искреннюю благодарность ведущему научному сотруднику лаборатории энтомологии и фитопатологии НБС-ННЦ, доктору биологических наук Александру Александровичу Хаустову за определение систематической принадлежности опылителя *Adonis vernalis* – *Apis mellifera* L. Работа выполнена в рамках темы № 0829-2019-0039 научных исследований ФГБУН “Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Adolf] Адольф Н.А. 1930. Многолетние виды рода *Adonis* Dill. (Подрод *Consiligo* DC) в СССР. – Труды по прикладн. ботан. генетике и селекции. 23 (1): 291–356.

[Artyushenko] Артюшенко З.Т. 1986. Атлас по описательной морфологии высших растений: Плод. М. 392 с.

[Aherold] Аксерольд Д.М. 1961. Биологические особенности и приемы возделывания горичвета весеннего. – В кн.: Дикорастущие и интродуцируемые растения в Башкирии. Уфа. С. 74–86.

Bhandari N.N. 1962. Studies in the family Ranunculaceae. III. Development of the female gametophyte in *Adonis annua* L. – Phytomorphology. 12 (1): 70–74.

Bhandari N.N. 1966. Studies in the family Ranunculaceae. IX. Embryology of *Adonis* Dill ex Linn. – Phytomorphology. 16 (4): 578–587.

[Cibanova] Цибанова Н.А. 1960. К биологии горичвета (*Adonis vernalis* L.). – Труды Центр.-Черноземн. гос. заповедника им. В.В. Алехина. 4: 209–222.

[Demyanova] Демьянова Е.И. 2000. Аллогамия. – В кн.: Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. Т. 3. СПб. С. 115–119.

[Efremova] Ефремова Л.Д. 1971. Состояние репродуктивных органов у *Adonis vernalis* L. на различных этапах генеративного развития. – Растит. ресурсы. 7 (2): 200–204.

[Fedorov] Федоров А.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений: Цветок. Л. 352 с.

[Florya, Kretsju] Флоря В.Н., Крещу Л.Г. 1981. Биологическая характеристика горичветов Молдавии при интродукции. – Растит. ресурсы. 17 (5): 381–385.

Gawlowska J. 1958. Ochrona naturalnych zasobów a możliwości uprawy młka wiosennego *Adonis vernalis* L. – Ochrona Przyrody. 25: 111–140.

[Golubev] Голубев В.Н. 1962. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. – Труды Центр. Чернозем. гос. заповедника им. В.В. Алехина: Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. 7: 318–359.

[Golubev] Голубев В.Н. 1967. Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи. – Журнал общ. биологии. 28 (2): 239–243.

[Golubev] Голубев В.Н. 1996. Биологическая флора Крыма. 2-е изд. Ялта. 86 с.

Johansen D.A. 1950. Plant Embryology. – Chronica Botanica. Waltham MA. 305 p.

[Golubev, Volokitin] Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. 1986. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений: Функционально-экологические принципы организации репродуктивной структуры. Ялта. 37 с.

[Kordum] Кордюм Е.Л. 1959. Сравнительно-эмбриологическое исследование семейства Лютиковых: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. К. 15 с.

[Kordyum] Кордюм Е.Л. 1961. Сравнительно-эмбриологическое исследование семейства Лютиковых. – В кн.: Морфогенез растений. М. Ч. 2. С. 473–477.

[Kordyum] Кордюм Е.Л. 1978. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев. 220 с.

[Kryukova et al.] Крюкова И.В., Лукс Ю.А., Привалова Л.А. 1980. Заповедные растения Крыма: справочник. Симферополь. 96 с.

[Larin et al.] Ларин И.В., Агабабян Ш.М., Работнов Т.А., Любская А.Ф., Ларина В.К., Касименко М.А. 1952. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. Т. 2. М.–Л. 877 с.

[Levina] Левина Р.Е. 1967. Плоды. Морфология, экология, практическое значение. Саратов. 215 с.

[Lux, Kryukova] Лукс Ю.А., Крюкова И.В. 1973. Ценные, редкие и исчезающие растения флоры Крыма, подлежащие заповедной охране. – Бот журн. 58 (1): 97–106.

- [Marko] Марко Н.В. 2005. Женская генеративная сфера *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae). — Бюлл. Никит. бот. сада. 91: 82–86.
- [Marko] Марко Н.В. 2009. Особенности антропоэкологии *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae). — Природничий альманах. Біологічні науки. 13: 106–113.
- [Marko, Shevchenko] Марко Н.В., Шевченко С.В. 2005. О естественном возобновлении *Adonis vernalis* L. и *Paeonia tenuifolia* L. в Крыму. — Сб. науч. трудов Никит. бот. сада. 125: 88–98.
- [Mate] Мате Акош 1977. Индекс цветения и индекс репродуктивности *Adonis vernalis* L. — Растит. ресурсы. 13 (4): 686–692.
- [Melnik, Parubok] Мельник В.І., Парубок М.І. 2000. Проблеми охорони та раціонального використання горлиці весняної (*Adonis vernalis*). — Фітотерапія в Україні. 3–4: 58–60.
- [Melnik, Parubok] Мельник В.І., Парубок М.І. 2004. Горлиці весняної (*Adonis vernalis* L.) в Україні. Київ. 163 с.
- [Mukovkina] Муковкина З.П. 1974. К вопросу о всхожести семян горлицы весеннего. — В кн.: Биологические основы семеноведения и семеноводства интродуцентов. Новосибирск. С. 212–214.
- [Mukovkina et al.] Муковкина З.П., Киричев А.Н., Карташова Л.М. 1985. Ранневесенние дикорастущие декоративные растения в Воронежском ботаническом саду. — Бюлл. Глав. бот. сада. 136: 29–32.
- [Nikolaeva et al.] Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. 1985. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. 347 с.
- [Parubok] Парубок М.І. 2002. Горлиці весняної (*Adonis vernalis* L.) в Україні (еколого-ценотичні особливості та охорона): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ. 24 с.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1988. Практикум по цитологии растений. М. 271 с.
- [Ponomarev] Пономарев А.Н. 1960. Изучение цветения и опыления растений. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. С. 9–19.
- [Poshkurlat] Пошкурлат А.П. 1969а. Семенное размножение весеннего горлицы (*Adonis vernalis* L.). — Научн. докл. высш. школы. Биол. Науки. 7: 54–59.
- [Poshkurlat] Пошкурлат А.П. 1969б. Развитие подземных органов виргинильных растений горлицы весеннего. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 74 (5): 118–128.
- [Poshkurlat] Пошкурлат А.П. 1970. Распространение горлицы весеннего и задача охраны его ресурсов. — Растит. ресурсы. 4 (2): 72–80.
- [Poshkurlat] Пошкурлат А.П. 1975а. Урожайность семян *Adonis vernalis* в географическом и возрастном аспекте. — Бот. журн. 60 (4): 578–582.
- [Poshkurlat] Пошкурлат А.П. 1975б. Большой жизненный цикл горлицы весеннего. — Растит. ресурсы. 11 (4): 483–492.
- [Red Book...] Красная книга Республики Крым. Растения водоросли и грибы. 2015. Симферополь. 480 с.
- [Red Book...] Красная книга города Севастополя. 2018. Калининград; Севастополь. 432 с.
- [Romeis] Ромейс Б. 1954. Микроскопическая техника. М. 718 с.
- [Saidova, Lyubarsky] Саидова Н.В., Любарский Е.Л. 2009. Диагнозы и ключи онтогенетических состояний *Adonis vernalis* L. на территории республики Татарстан. — Учен. записки Казанского гос. ун-та. Естественные науки. 151 (2): 224–230.
- [Shevchenko et al.] Шевченко С.В., Ругузов И.А., Ефремова Л.М. 1986. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином. — Бюл. Никит. бот. сада. 66: 99–101.
- [Shevchenko, Chebotar] Шевченко С.В., Чеботарь А.А. 1992. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*). — Труды Никит. бот. сада. 113: 52–61.
- [Shevchenko et al.] Шевченко С.В., Кузьмина Т.Н., Марко Н.В., Ярославцева А.Д. 2010. Репродуктивная биология некоторых редких видов флоры Крыма. К. 392 с.
- [Shevchenko] Шевченко Т.Г. 1986. Размножение горлицы весеннего в природе и в культуре. — В кн.: Материалы научно-практич. конф. “Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, нуждающиеся в охране”. Ставрополь. С. 75–76.
- [Shlangena] Шлангена З.Е. 1979. Хромосомные числа некоторых видов рода *Adonis* L. СССР (Ranunculaceae). — Бот. журн. 61 (11): 1603–1608.
- [Smirnova] Смирнова О.В. 1974. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяции. — В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М. С. 168–195.
- [Starshova] Старшова Н.П. 2000. Популяционные аспекты детерминации пола. — Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. Т. 3. СПб. С. 88–93.
- Vijayaraghavan M.R. 1970. Ranunculaceae. — Bulletin of the Indian National Science Academy. 41: 45–52.
- [Yudin] Юдин С.И. 1997. Особенности семенного размножения *Adonis vernalis* L. в культуре. — В кн.: Тези IV Міжнар. конф. з медичної ботаніки. Київ. С. 268–270.
- [Yudin] Юдин С.И. 2002. Біологічні особливості насінневого розмноження *Adonis vernalis* L. — Інтродукція рослин. 3–4: 63–67.
- [Zaitsev] Зайцев Г.Н. 1978. Фенология травянистых многолетников. М. 150 с.
- [Zakharov] Захаров А.А. 1991. Организация сообществ у муравьев. М. 272 с.
- [Zaugolnova et al.] Заугольнова Л.Б., Никитина С.В., Денисова Л.В. 1992. Типы функционирования популяций редких видов растений. — Бюлл. МОИП: отд. биол. 97 (3): 80–91.

- [Zhinkina, Voronova] Жинкина Н.А., Воронова О.Н. 2000. К методике окраски эмбриологических препаратов. — Бот. журн. 85 (6): 168–170.
- [Zhivotenko] Животенко Л.Ф. 1997. Состояние ресурсов адониса весеннего в предгорном Крыму. — В кн.: Тезисы докл. IV Міжнародна конференція з медичної ботаніки. Київ. С. 90–91.
- [Zhivotenko] Животенко Л.Ф. 2000. Распространение *Adonis vernalis* L. в условиях антропогенных нагрузок в предгорном Крыму. — В кн.: Тез. докл. Міжнар. конф. Проблеми сучасної екології. Запоріжжя. С. 64.
- [Ziman] Зиман С.М. 1985. Морфология и филогения семейства Лютиковых. Киев. 248 с.
- [Zlobin] Злобин Ю.А. 1993. Популяционное и ценотическое регулирование репродукции у цветковых растений. — Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова РАН: Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. 8: 8–15.

## EARLY STAGES OF ONTOGENESIS AND REPRODUCTION OF *ADONIS VERNALIS* (RANUNCULACEAE) IN THE CONDITIONS OF CRIMEA

S. V. Shevchenko<sup>a,#</sup> and N. V. Marko<sup>a,##</sup>

<sup>a</sup> Nikita Botanical Garden – National Scientific Center RAS  
Nikita, Yalta, Crimea, 298648, Russia

<sup>#</sup>e-mail: shevchenko\_nbs@mail.ru

<sup>##</sup>e-mail: nataly-marko@mail.ru

The work presents the results of a study of pollination, fertilization, endosperm formation and embryogenesis in a rare species of the Crimean flora *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae). The features of the processes of seed formation and dissemination are also described. It is shown that the main strategy for the survival of *A. vernalis* in Crimea is seed propagation and vegetative particulation. This species is characterized by the presence of the sexual process and the absence of apomixis. The main type of pollination is allogeny. The causes of the rarity of *A. vernalis* include negative anthropogenic impact, critical values of real seed productivity (up to 40%) and seed germination, as well as a small number of seedlings in cenopopulations, which, along with longevity of individuals, contributes to long-term retention of the territory, but does not provide it significant resettlement.

**Keywords:** *Adonis vernalis*, pollination, fertilization, endospermogenesis, embryogenesis, seed production

### ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are sincerely grateful to the leading researcher at the Laboratory of Entomology and Phytopathology of the NBG-NSC, Doctor of Biological Sciences Alexander Alexandrovich Haustov for determining the pollinator of *Adonis vernalis* – *Apis mellifera* L.

### REFERENCES

- Adolf N.A. 1930. Perennial species of the genus *Adonis* Dill. (Subgenus *Consiligo* DS) in the USSR. — Transactions in Applied Botany Genetics and Breeding. 23 (1): 291–356 (In Russ.).
- Artyushenko Z.T., Fedorov A.A. 1986. Atlas on the descriptive morphology of higher plants: Fruit. Moscow. 392 p. (In Russ.).
- Axerold D.M. 1961. Biological features and methods of cultivation of spring *Adonis*. — Wild-growing and introduced plants in Bashkiria: collection scientific works. Ufa. P. 74–86 (In Russ.).
- Bhandari N.N. 1962. Studies in the family Ranunculaceae. III. Development of the female gametophyte in *Adonis annua* L. — Phytomorphology. 12 (1): 70–74.
- Bhandari N.N. 1966. Studies in the family Ranunculaceae. IX. Embryology of *Adonis* Dill ex Linn. — Phytomorphology. 16 (4): 578–587.
- Demyanova E.I. 2000. Allogamy. — In: Embryology of Flowering Plants: Terminology and Concepts. Vol. 3. St. Petersburg. P. 115–119 (In Russ.).
- Efremova L.D. 1971. The state of reproductive organs in *Adonis vernalis* L. at various stages of generative development. — Rastit. Resursy. 7 (2): 200–204 (In Russ.).
- Fedorov A.A., Artyushenko Z.T. 1975. Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy: Tsvetok [Atlas on Descriptive Morphology of Higher Plants: Flower]. Leningrad. 352 p. (In Russ.).
- Florya V.N., Kretsu L.G. 1981. Biological characteristic of *Adonis* during introduction in Moldova. — Rastit. resursy. 17 (5): 381–385 (In Russ.).
- Gawlowska J. 1958. Ochrona naturalnych zasobów a mozliwosci uprawy mlka wiosennego *Adonis vernalis* L. — Ochrona Przyrody. 25: 111–140 (In Polish).
- Golubev V.N. 1962. Basis of biomorphology of herbaceous plants of the central forest-steppe. — Trudy Tsent. Chernozom. gos. zapovednika im. V.V. Alokhhina: Osnovy biomorfologii travyanistykh rasteniy tsentral'noy lesostepi. Transactions Center. 7: 318–359 (In Russ.).
- Golubev V.N. 1967. Foundation of biomorphology of herbaceous plants of the Central forest-steppe. — Zhurnal obshchey Biologii. 28 (2): 239–243 (In Russ.).
- Golubev V.N. 1996. Biological flora of the Crimea. 2nd ed. Yalta. 86 p. (In Russ.).

- Golubev V.N., Volokitin Y.S. 1986. Metodicheskiye rekomendatsii po izucheniyu antekologicheskikh osobennostey tsvetkovykh rasteniy: Funktsional'no-ekologicheskoye printsipy organizatsii reproductivnoy struktury. [Methodic recommendation for the study of antecological features of flowering plants: Functional and environmental principles of the organization of the reproductive structure]. Yalta. 37 p. (In Russ.).
- Johansen D.A. 1950. Plant Embryology. — *Chronica Botanica*. Waltham MA. 305 p.
- Kordyum E.L. 1959. Sravnitel'no-embriologicheskoye issledovaniye semeystva Lyutikovykh [Comparative-embryological study of the Lyutikov family]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Kiev. 15 p. (In Russ.).
- Kordyum E.L. 1961. Sravnitel'no-embriologicheskoye issledovaniye semeystva Lyutikovykh [Comparative-embryological study of the Lyutikov family]. — In: Morphogenesis of plants. Moscow. Part 2. P. 473–477 (In Russ.).
- Kordyum E.L. 1978. Evolutionary cytoembryology of angiosperms. Kiev. 220 p. (In Russ.).
- Kryukova I.V., Lux Yu.A., Privalova L.A. 1980. Zapovednyye rasteniya Kryma: spravochnik [Preserved plants of the Crimea: reference book]. Simferopol. 96 p. (In Russ.).
- Larin I.V., Agababyan Sh.M., Rabotnov T.A., Lyubskaya A.F., Larina V.K., Kasimenko M.A. 1952. Fodder plants for hayfields and pastures of the USSR. Vol. 2. Moscow–Leningrad. 877 p. (In Russ.).
- Levina R.Ye. 1967. Plody. Morfologiya, ekologiya, prakticheskoye znachenie [The fruits. Morphology, ecology, practical significance]. Saratov. 215 p. (In Russ.).
- Lux Yu.A., Kryukova I.V. 1973. Valuable, rare and endangered plants of the Crimean flora subject to protected conservation. — *Botanicheskii zhurnal*. 58 (1): 97–106 (In Russ.).
- Marko N.V. 2005. Female generative sphere *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae). — *Bull. Nikita. bot. Gardens*. 91: 82–86 (In Russ.).
- Marko N.V. 2009. Antecological peculiarities of *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae) — *Pryrodnychyy al'manakh. Biolohichni nauky*. 13: 106–113 (In Russ.).
- Marko N.V., Shevchenko S.V. 2005. About natural renewal of *Adonis vernalis* L. and *Paeonia tenuifolia* L. in the Crimea. — *Works Nikita. bot. Garden*. 125: 88–98 (In Russ.).
- Mate A. 1977. Flowering index and reproductive index *Adonis vernalis* L. — *Rastit. resursy*. 13 (4): 686–692 (In Russ.).
- Melnik V.I., Parubok M.I. 2000. Problemy okhorony ta ratsional'noho vykorystannya horytsvitu vesnyanoho [Problems of protecting and racial utilization Goritsvet springing (*Adonis vernalis*)]. — *Phototherapy in Ukraine*. 3–4: 58–60. (In Ukr.).
- Melnik V.I., Parubok M.I. 2004. Horytsvit vesnyanyy (*Adonis vernalis* L.) v Ukraini [Goritsvet springing (*Adonis vernalis* L.) in Ukraine]. Kiev. 163 p. (In Ukr.).
- Mukovkina Z.P. 1974. K voprosu o vskhozhesti semyan goritsveta vesennego. [To the question of the germination of seeds of *Adonis vernalis*]. — In: Biological foundations of seed science and seed production of introducers. Novosibirsk. P. 212–214 (In Russ.).
- Mukovkina Z.P., Kirichev A.N., Kartashova L.M. 1985. Rannevesenniye dikorastushchiye dekorativnyye rasteniya v Voronezhskom botanicheskom sadu. [Early spring wild-growing ornamental plants in the Voronezh Botanical Garden]. — *Byull. Glav. botan. sada*. 136: 29–32 (In Russ.).
- Nikolaeva M.G., Razumova M.V., Gladkova V.N. 1985. Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyashchikhsya semyan. [Handbook on germination of dormant seeds]. Leningrad. 347 p. (In Russ.).
- Parubok M.I. 2002. Horytsvit vesnyanyy (*Adonis vernalis* L.) v Ukraini (ekoloho-tsenotychni osoblyvosti ta okhorona) [Spring adonis (*Adonis vernalis* L.) in Ukraine (environmental and price characteristics and protection)]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Kiev. 24 p. (In Ukr.).
- Pausheva Z.P. 1988. Praktikum po tsitologii rastenii. [Practical work on Plant Cytology]. Moscow. 271 p. (In Russ.).
- Ponomarev A.N. 1960. Izucheniye tsveteniya i opyleniya rasteniy [The study of flowering and pollination of plants]. — In: *Polevaya geobotanika*. Vol. 2. P. 9–19 (In Russ.).
- Poshkurlat A.P. 1969a. Semennoye razmnozheniye vesennego goritsveta (*Adonis vernalis* L.) [Seed propagation of spring adonis (*Adonis vernalis* L.)]. — *Nauchn. dokl. vyssh. shkoly. Biol. Nauki*. 7: 54–59 (In Russ.).
- Poshkurlat A.P. 1969b. Razvitiye podzemnykh organov virginil'nykh rastenii goritsveta vesennego [The development of the underground organs of virginial plants of spring adonis]. — *Byul. MOIP. Otd. biol.* 74 (5): 118–128 (In Russ.).
- Poshkurlat A.P. 1970. Distribution of spring adonis and the task of protecting its resources. — *Rastit. resursy*. 4 (2): 72–80 (In Russ.).
- Poshkurlat A.P. 1975a. The yield of seeds of *Adonis vernalis* in a geographical and age aspect. — *Botanicheskii zhurnal*. 60 (4): 578–582 (In Russ.).
- Poshkurlat A.P. 1975b. The large life cycle of spring adonis. — *Rastit. resursy*. 11 (4): 483–492 (In Russ.).
- Red Book of the Republic of Crimea. Plants, algae and fungi. 2015. Simferopol. 480 p. (In Russ.).
- Red Book of the city of Sevastopol. 2018. Kaliningrad; Sevastopol. 432 p. (In Russ.).
- Romeis B. 1954. Microscopic technique. Moscow. 718 p. (In Russ.).
- Saidova N.V., Lyubarsky E.L. 2009. Diagnoses and keys of ontogenetic states of *Adonis vernalis* L. in the Republic of Tatarstan. — *Uchen. Zapiski Kazanskogo gos. un-ta. Yestestvennyye nauki*. 151 (2): 224–230 (In Russ.).
- Shevchenko S.V., Chebotaru A.A. 1992. Features of the olive european (*Olea europaea*). — *Trudy Nikit. botan. sada*. 113: 52–61 (In Russ.).
- Shevchenko S.V., Rugusov I.A., Efremova L.M. 1986. Method of painting of permanent preparations with methyl green and pyronin. — *Byul. Nikit. botan. sada*. 66: 99–101 (In Russ.).
- Shevchenko T.G. 1986. Razmnozheniye goritsveta vesennego v prirode i v kul'ture [Reproduction of spring adonis in nature and in culture]. — In: Materialy nauchno-praktich. konf. "Redkiye i ischezayushchiye vidy rastenii i zhivotnykh, floristicheskiye i faunisticheskiye

- kompleksy Severnogo Kavkaza nuzhdayushchiesya v okhrane". Stavropol'. P. 75–76 (In Russ.).
- Shlangena Z.E. 1979. Chromosomal numbers of some species of the genus *Adonis* L. USSR (Ranunculaceae). – *Botanicheskiy zhurnal*. 61 (11): 1603–1608 (In Russ.).
- Smirnova O.V. 1974. Osobennosti vegetativnogo razmnozheniya travyanistykh rastenii dubrav v svyazi s voprosom samopodderzhaniya populyatsii [Features of vegetative propagation of herbaceous plants of oak forests in connection with the issue of self-maintenance of the population]. – In: *Vozrastnoy sostav populyatsiy tsvetkovykh rasteniy v svyazi s ikh ontogenezom*. Moscow. P. 168–195 (In Russ.).
- Starshova N.P. 2000. Population aspects of sex determination – In: *Embryology of Flowering Plants: Terminology and Concepts*. Vol. 3. St. Petersburg. P. 88–93 (In Russ.).
- The Red Book of the city of Sevastopol. 2018. Kaliningrad; Sevastopol. 432 p. (In Russ.).
- Tsibanova N.A. 1960. To the biology of *Adonis* (*Adonis vernalis* L.). – *Trudy Tsentr.-Chernozomn. gos. Zapovednika im. V.V. Alyokhina*. 4: 209–222 (In Russ.).
- Vijayaraghavan M.R. 1970. Ranunculaceae. – *Bulletin of the Indian National Science Academy*. 41: 45–52.
- Yudin S.I. 1997. Osobennosti semennogo razmnozheniya *Adonis vernalis* L. v kul'ture. [Features of seed propagation of *Adonis vernalis* L. in culture]. – In: *Tezy IV Mizhnar. konf. Z medychnoyibotaniky*. Kyiv. P. 268–270 (In Russ.).
- Yudin S.I. 2002. Biologichni osoblyvosti nasinnyevoho rozmnozheniya *Adonis vernalis* L. [Biological features of seed reproduction *Adonis vernalis* L.]. – *Introduktsiya roslyn*. 3–4: 63–67 (In Ukr.).
- Zaitsev G.N. 1978. Phenology of herbaceous perennials. Moscow. 150 p. (In Russ.).
- Zakharov A.A. 1991. Organizatsiya soobshchestv u murav'yev. [Organization of communities in ants]. Moscow. 272 p. (In Russ.).
- Zaugolnova L.B. 1992. Types of functioning of populations of rare plant species. – *Byull. MOIP: otd. biol.* 97 (3): 80–91 (In Russ.).
- Zhinkina N.A., Voronova O.N. 2000. To the technique of staining embryological preparations. – *Botanicheskiy zhurnal*. 85 (6): 168–170 (In Russ.).
- Zhivotenko L.F. 1997. The state of spring *Adonis* resources in the foothill Crimea. – In: *Tezysy dokl. IV Mizhnarodna konferentsiya z medychnoyi botaniky*. Kyiv. P. 90–91 (In Ukr.).
- Zhivotenko L.F. 2000. Distribution of *Adonis vernalis* L. under anthropogenic pressures in the foothill Crimea. – In: *Tezydokl. Mizhnar. konf. Problemy suchasnoyi ekolohiyi. Zaporizhzhya*. P. 64 (In Russ.).
- Ziman S.M. 1985. Morfologiya i filogeniya semeystva Lyutikovykh [Morphology and phylogeny of the Lyutikov family]. Kiev. 248 p. (In Russ.).
- Zlobin Yu.A. 1993. Population and cenotic regulation of reproduction in flowering plants. – *Trudy Bot. Inst. im. V.L. Komarova Ros. Acad. nauk: Problemy reproductivnoy biologii semennykh rasteniy*. 8: 8–15 (In Russ.).

## НОВЫЕ НАХОДКИ *ASTEROSIPHON DICHOTOMUS* (ХАНТНОРФУСЕАЕ) В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2021 г. В. С. Вишняков

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН  
пос. Борок, Ярославская обл., 152742, Россия

e-mail: aeonium25@mail.ru

Поступила в редакцию 25.02.2020 г.

После доработки 02.11.2020 г.

Принята к публикации 10.11.2020 г.

*Asterosiphon dichotomus*, редкий вид наземных макроводорослей, обнаружен в европейской части России в Вологодской, Воронежской и Ярославской областях. Новые находки расширяют представления о распространении вида в Европе и уточняют диапазон известных значений размеров фотосинтезирующих нитей.

**Ключевые слова:** *Asterosiphon*, почвенные водоросли, морфология, флористические находки, Европейская Россия

**DOI:** 10.31857/S000681362103008X

*Asterosiphon* Dang. — морфологически своеобразный представитель класса желто-зеленых водорослей (Xanthophyceae), который включает один вид, *Asterosiphon dichotomus* (Kütz.) Vishnyakov. Его сифональный таллом подразделен на центральный подземный ризоид и систему наземных дихотомически ветвящихся фотосинтезирующих нитей. Размножение происходит акинетами и апланоспорами. По вопросу о систематическом положении рода сохраняется неопределенность: одни авторы включают его в семейство Vaucheriaceae вместе с родом *Vaucheria* DC. (Starmach, 1972; Maistro et al., 2016), другие — в семейство Botrydiaceae с родом *Botrydium* Wallr. (Ettl, Gärtner, 2014).

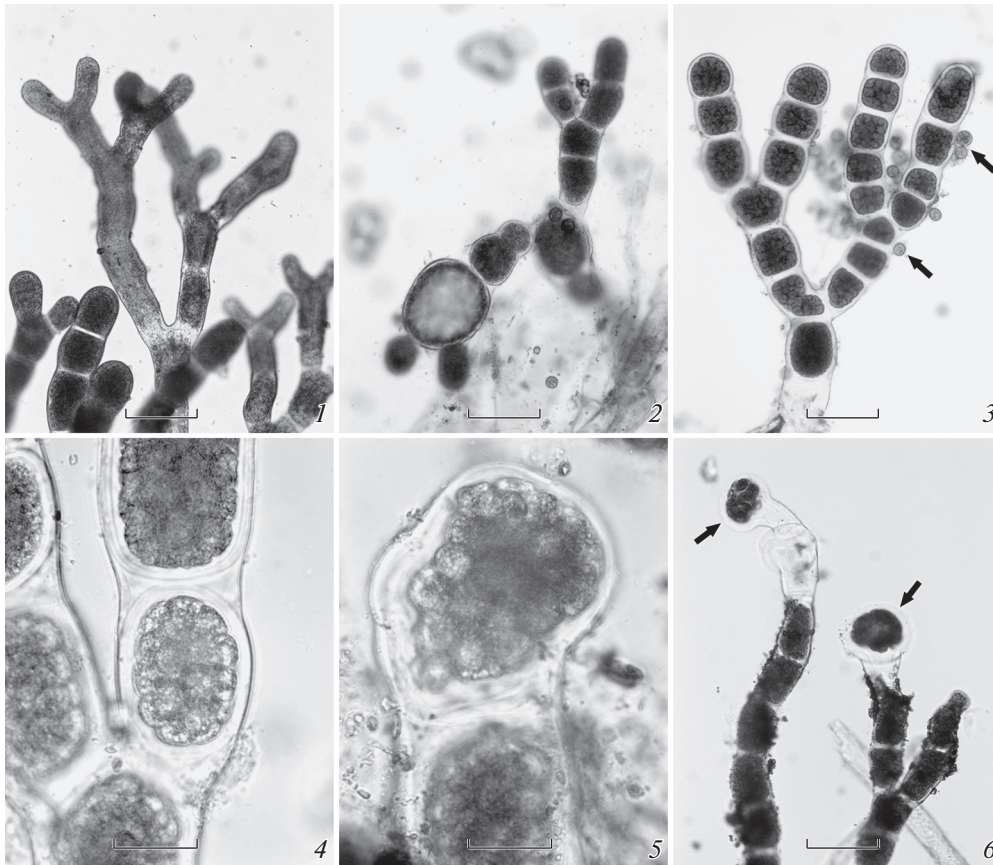
*A. dichotomus* — это полизональный вид, который встречали в Европе, Восточной Азии, Северной Африке и Южной Америке, везде в единичных или очень немногочисленных местонахождениях (Dangeard, 1942; Gauthier-Lièvre, 1954; Rieth, 1962; Lacoste de Díaz, 1981; Christensen, 1986; Langanen, 1994; Liu et al., 1994; Kusel-Fetzmann, 1999; Cambra-Sánchez, 2010; Carter, John, 2012; Gupta, 2012). Первая находка *A. dichotomus* в России относится к 2017 г., когда вид был обнаружен на северо-западе Ярославской обл. в количестве одного экземпляра, на котором можно было видеть только акинеты (Vishnyakov, 2019). В 2019 г. вид найден снова в относительной близости к месту

ранней находки в большом количестве экземпляров, у которых можно было проследить различные способы размножения. Кроме того, новые местонахождения были открыты в Вологодской и Воронежской областях.

В настоящей работе представлены данные о новых находках *A. dichotomus*, которые позволили уточнить морфологическую характеристику вида в части диапазона варьирования ширины таллома. Также рассмотрены вопросы распространения и целесообразности охраны вида.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В Ярославской обл. *A. dichotomus* обнаружен в начале июня 2019 г. в ходе маршрутных сборов представителей рода *Vaucheria*. В одном из гидроморфных биотопов по берегу ручья в Некоузском районе в большом количестве были обнаружены группы плоских розетковидных талломов *A. dichotomus*, легко различимые на поверхности еще не заросшей нарушенной почвы. Впоследствии вид удалось обнаружить и в образцах с видами рода *Vaucheria*, в большом количестве отобранных в том же месте и поблизости в дренажных канавах. Только эти образцы были изучены в живом состоянии. В Вологодской и Воронежской областях *A. dichotomus* был собран в июне и августе вместе с наземными видами рода *Vaucheria* по обочинам



**Рис. 1.** Морфология *Asterosiphon dichotomus* из новых местонахождений в Ярославской обл. 1, 2 – дихотомически ветвящиеся сифональные талломы, подразделенные на серии акинет; 3 – таллом, подразделенный на акинеты, которые превратились в апланоспорангии, стрелками показаны свободные апланоспоры; 4 – апланоспорангии с утолщенными слоистыми стенками; 5 – апланоспорангий с истончающейся оболочкой перед выходом группы апланоспор; 6 – выход апланоспор группами в слизистых пузырях (стрелки). Масштабные линейки: 1–3, 6 – 100 мкм, 4, 5 – 30 мкм.

**Fig. 1.** Morphology of *Asterosiphon dichotomus* from new localities in Yaroslavl Region. 1, 2 – dichotomously branching siphons, subdivided into series of akinetes; 3 – siphon subdivided into akinetes, which transformed to aplanosporangia, the released aplanospores are indicated with arrows; 4 – aplanosporangia with thickened laminated walls; 5 – aplanosporangium with thinned wall before releasing of aplanospores; 6 – groups of aplanospores released in mucous bladders (arrows). Scale bars: 1–3, 6 – 100  $\mu\text{m}$ , 4, 5 – 30  $\mu\text{m}$ .

затененных грунтовых дорог, при этом в обоих случаях обнаружить вид удалось только после предварительного изучения образцов в лабораторных условиях с использованием стереомикроскопа. Эти образцы были высушены или зафиксированы 80%-ным спиртом вместе с верхним слоем почвы, пронизанным ризоидами.

Для более детальных исследований талломы *A. dichotomus* были изолированы из почвы и разделены на части. Серия водных препаратов изучена в световой микроскоп SM2000 фирмы Opto-Edu Col Ltd. (Китай) при увеличении до 400 раз, при этом измерения нитей, акинет и апланоспор проведены с точностью до 0.5 мкм, а морфология задокументирована микрофотографиями. После изучения живые образцы были высушены рас-

правленными на покровных стеклах 24 × 50 мм или зафиксированы 80% этанолом. Оставшиеся целые образцы были высушены с частицами почвы. Образцы размещены в Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН в коллекции автора.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Asterosiphon dichotomus* (Kütz.) Vishnyakov – рис. 1.

**Новые местонахождения.** Вологодская обл., Верховажский р-н. 1.2 км западнее д. Дресвянка, вблизи болота Лишкино, 60°23'15"N, 41°38'09"E, лесная дорога, вдоль колеи, заполненных водой, глинистый грунт, 30 VI 2019, Филиппов, Комарова, V-293 (здесь и далее – номер образца в коллек-

ции). Воронежская обл., Лискинский р-н. Окр. хутора Дивногорье, притененная грунтовая дорога в пойме р. Тихая Сосна, проложенная вдоль ж/д, 50.969477°N, 39.289938°E, на влажной почве по краям луж, в старых колеях, по обочинам, 16 VIII 2019, Вишняков, Прокина, Еремеев, V-583. Ярославская обл., Некоузский р-н. Свежевырытая дренажная канава дороги на д. Кузьма-Демьян (местность “Кресты”), 58.001964°N, 38.233048°E, поблизости ручья, на влажной глинистой почве, редко, + *Vaucheria* spp., 4 VI 2019, Вишняков, V-55, V-56; там же, местность “Кресты”, берег первого ручья в месте пересечения с дорогой на д. Кузьма-Демьян, 58.002109°N, 38.234131°E, на влажной оголенной почве, 4 VI 2019, Вишняков, V-55, V-56; там же, 9 VI 2019, Вишняков, Кузнецова, V-57, V-58; там же, урочище Нескучное, высохшая придорожная канава со стороны полей, 58.000490°N, 38.242204°E, на почве, заросшей протонемами мха, + *Vaucheria* spp., *Botrydium granulatum* (L.) Grev., 9 VI 2019, Вишняков, Кузнецова, V-57, V-58. Примечание: образцы V-55, V-56, V-57, V-58 представляют собой усредненные пробы, поскольку происходят из очень близко расположенных местонахождений и отобраны в один день.

В Вологодской и Воронежской областях вид обнаружен впервые. Находки в Ярославской обл. относятся к местности в 6 км южнее ранее установленного местонахождения, в котором *A. dichotomus* был найден в высохшей и заросшей вошериями луже на лесной грунтовой дороге (Вишняков, 2019). Все находки в России значительно удалены от ранее известных в Европе, ближайшие из которых относятся к Норвегии (Langangen, 1994), Австрии (Kusel-Fetzmann, 1999) и Греции (Christensen, 1986).

**Морфология и размножение.** Таллом нитчатый сифональный с центральным бесцветным ризоидом до 20 мм дл., до 200 мкм толщ. и наземной фотосинтезирующей частью 2–10 мм в диам., состоящей из радиально распластанных по почве приподымающихся нитей, которые формируют тонкие аксессуарные ризоиды. Нити обычно равно дихотомически ветвятся (до 16 и более точек ветвления), 27.5–50 мкм в диам., постепенно расширяются к концам и по мере роста, обычно в базипетальном направлении, подразделяются на акинеты (“стадия гонгрозирь”) (рис. 1, 1, 2). Акинеты со временем приобретают бочонковидную, овальную или округлую форму, 45–77 мкм шир., изредка до 112.5 мкм шир., их оболочки утолщаются до 5 мкм, содержимое становится более темным. Акинеты высвобождаются путем разрыва оболочки таллома или становятся апланоспоран-

гиями (рис. 1, 3–5). Апланоспоры многочисленные, шаровидные, 15–22.5 мкм в диам., высвобождаются либо непосредственно через разрыв истончающейся стенки апланоспорангия, либо окружаются прозрачной слизью и выталкиваются через широкое округлое отверстие (рис. 1, 6). Ювенильные тонкостенные апланоспоры способны к амебоидным движениям, поэтому их форма может уклоняться от правильно округлой. Свободные апланоспоры можно наблюдать в большом количестве среди нитчатых талломов (рис. 1, 3, стрелки).

Изучение новых образцов позволило расширить морфологическую характеристику вида в части ширины таллома: обнаружены более узкие нити, еще сохраняющие апикальный рост и только подразделяющиеся на акинеты, а также более широкие нити на стадии акинет. Ранее известные значения диаметра нитей – 40–50 мкм, акинет (и апланоспорангиев) – не более 70 мкм (Rieth, 1962; Lacoste de Díaz, 1981; Langangen, 1994). Обнаружение образцов с апланоспорами весьма интересно, поскольку не все авторы, писавшие о находках вида, могли наблюдать их формирование (например, Gauthier-Lièvre, 1954; Cambra-Sánchez, 2010).

**Распространение и экология.** Новые находки в Ярославской и Вологодской областях относятся к лесной зоне, подзоне южной тайги, находка в Воронежской обл. относится к границе между лесостепной и степной зонами, что позволяет предполагать очень широкое распространение вида в Европейской России и возможность встретить его в регионах с различной ландшафтно-климатической обстановкой. В Европе вид встречается в странах с морским, влажным умеренно-континентальным и сухим субтропическим климатом. Его находили в Испании (Cambra-Sánchez, 2010), Великобритании (Carter, John, 2012), Дании (Langangen, 1994), Франции (Dangeard, 1942), Швейцарии (Langangen, 1994), Германии (Rieth, 1962), Австрии (Kusel-Fetzmann, 1999), Греции (Christensen, 1986) и Норвегии (Langangen, 1994). Вид также известен из Алжира (Gauthier-Lièvre, 1954), Индии – Джамму и Кашмира (Gupta, 2012), Китая – Шаньси (Liu et al., 1994), Аргентины – Буэнос-Айреса (Lacoste de Díaz, 1981).

*A. dichotomus* обитает в биотопах воздушно-наземной среды, возникающих в связи с нарушениями почвенного покрова и динамикой водоемов или водотоков. Вид находили на влажной почве в садах, на скотных дворах, газонах, тропах, грунтовых дорогах и на высыхающих илах по отмелям водоемов и рек. *A. dichotomus* обилен на почвах, которые испытали более или менее продолжи-



тельное затопление, но к моменту появления водоросли по меньшей мере несколько недель находились в контакте с воздухом. Появлению вида в Ярославской обл. определенно способствовала установившаяся с конца мая жаркая и сухая погода (Parshina, 2019), в результате чего уровень воды многих мелких водоемов и водотоков понизился, обычно залитые водой грунты оказались в контакте с воздухом, и на них можно было наблюдать массовое развитие вошериевых водорослей. Все биотопы, в которых обнаружен вид, характеризовались сильным нарушением почвенно-растительного покрова в результате антропогенного воздействия. Они связаны с обочинами грунтовых дорог, недавно вырытыми дренажными канавами, берегом ручья, измененным в ходе реконструкции дороги.

**Целесообразность охраны.** Редкость *A. dichotomus*, очевидно, больше обусловленная недостатком данных, а также малочисленность популяций стали причинами его включения в национальные списки охраняемых видов. Вид считался “исчезающим” в Германии (Mollenhauer, Christensen, 1996), но в последнем издании Красного списка страны он оценивается уже как “не угрожаемый” (Linne von Berg, 2018). “Уязвимым” вид признается в Норвегии (Fredriksen et al., 2015), однако лимитирующие факторы остаются неизвестными.

По нашему мнению, *A. dichotomus*, как и любой другой редкий вид, не следует относить к охраняемым до выявления факторов, несомненно влекущих угрозу выживанию и в первую очередь антропогенных. Пока такие не обнаружены, само по себе включение вида в красные списки не может рассматриваться достаточным основанием для аналогичных действий в тех регионах России, где были открыты его новые местонахождения. В ситуации, когда охрана видов все чаще понимается как сохранение среды их обитания (Juráň, Kaštovský, 2019), индивидуальная охрана *A. dichotomus* может осложняться вплоть до невозможности тем, что этот вид явно реализует рудеральную ценотическую стратегию, часто заселяя биотопы, нарушенные деятельностью человека.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690096-1.

Автор благодарит своих коллег за помощь в сборе материала и особенно Д.А. Филиппова и А.С. Комарову, предоставивших образец из Вологодской обл. Особая благодарность рецензентам за ценные замечания по рукописи.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Cambra-Sánchez J. 2010. *Asterosiphon dichotomus* (Kützing) Rieth (Vaucheriales, Ochrophyta, Xanthophyceae) in sub-arid agricultural soils of Catalonia (Spain). — *Gayana Botánica*. 67 (1): 140–144. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432010000100015>
- Carter C.F., John D.M. 2012. *Asterosiphon dichotomus* (Kützing) Rieth: a new record of an edaphic xanthophyte for the British Isles. — *The Phycologist*. A newsletter of the British Phycological Society. 83: 37.
- Christensen T.A. 1986. Observations on *Vaucheria* sect. *Heeringia* (Tribophyceae), including *V. incurva* sp. nov. — *Arch. Protistenk.* 132 (4): 277–285. [https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(86\)80023-9](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(86)80023-9)
- Dangeard P.J.L. 1942. Le nouveau genre *Asterosiphon* et sa place systématique. — *Botaniste*. 31: 271–293.
- Ettl H., Gärtner G. 2014. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. Berlin, Heidelberg. 773 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-39462-1>
- Fredriksen S., Husa V., Schneider S., Sjøtun K. 2015. Alger (Cyanophyta, Rhodophyta, Chlorophyta og Ochrophyta). Norsk rødliste for arter 2015. Artsdatabanken <http://www.artsdatabanken.no/Rodliste/Artsgruppene/Alger>
- Gauthier-Lièvre L. 1954. Algues Africaines nouvelles, rares ou imparfaitement connues. — *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord*. 45 (3–4): 98–111.
- Gupta R.K. 2012. Algae of India. Volume 2. A checklist of Chlorophyceae, Xanthophyceae, Chrysophyceae and Euglenophyceae. Salt Lake, Kolkata. 428 p.
- Juráň J., Kaštovský J. 2019. The procedure of compiling the Red List of microscopic algae of the Czech Republic. — *Biodivers Conserv.* 28: 2499–2529. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01792-x>
- Kusel-Fetzmann E.-L. 1999. Zur Gefährdung der österreichischen Süßwasseralgen. — In: *Rote Listen gefährdeter Pflanzen Österreichs*. 2. Auflage. Grüne Reihe des Bundesministeriums für Umwelt, Jugend und Familie. Graz. P. 267–275.
- Lacoste de Díaz E.N. 1981. Notas algológicas. *Asterosiphon terrestre* (Xanthophyceae). — *Lilloa*. 35 (3): 85–87.
- Langangen A. 1994. Gulgrønnalgen, *Asterosiphon dichotomus*, funnet i Norge. — *Blyttia*. 52 (2): 61–66.
- Linne von Berg K.-H. 2018. Rote Liste und Gesamtartenliste der Schlauchalgen (Xanthophyceae: Vaucheriaceae) Deutschlands. — In: *Rote Liste der gefährdeten Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands*. Band 7: Pflanzen. Bonn (Bundesamt für Naturschutz). — *Naturschutz und Biologische Vielfalt*. 70 (7): 567–598.
- Liu G., Lu D., Bi L. 1994. The first report on Heterosiphonales from Hubei, China. — *J. Hubei Univ. (Nat. Sci.)*. 16 (1): 12–16.
- Maistro S., Broady P., Andreoli C., Negrisola E. 2016. Xanthophyceae. — In: *Handbook of the Protists*. P. 1–28. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-32669-6\\_30-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-32669-6_30-1)
- Mollenhauer D., Christensen T.A. 1996. Rote Liste der Schlauchalgen (Vaucheriaceae) Deutschlands. — In: *Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands* /

- Schriftenreihe für Vegetationskunde. H. 28. Bonn, pp. 625–632.
- [Parshina] Паршина Л.Н. 2019. Погода на территории Российской Федерации в мае 2019 г. – Метеорология и гидрология. 8: 128–133.
- Rieth A. 1962. Über *Gongrosira dichotoma* Kütz. und *Asterosiphon* Dang. I. Gibt es ein “Gongrosira-Stadium” bei *Vaucheria*? – *Limnologica*. 1 (3): 197–210.
- Starmach K. 1972. Flora Slodkowodna Polski. Tom 10: Chlorophyta III. Zielenice nitkowate. Warszawa–Kraków. 750 p.
- Vishnyakov V.S. 2019. Validation of the name *Asterosiphon dichotomus* (Xanthophyceae). – *Phytotaxa*. 404 (7): 297–300.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.404.7.5>

## NEW RECORDS OF *ASTEROSIPHON DICHOTOMUS* (XANTHOPHYCEAE) IN EUROPEAN RUSSIA

V. S. Vishnyakov

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS  
Borok, Yaroslavl Region, 152742, Russia  
e-mail: aeonium25@mail.ru*

*Asterosiphon dichotomus*, a rare species of terrestrial macroalgae, was found in the European Russia in the Vologda, Voronezh and Yaroslavl regions. The new records of the species allowed to clarify its distributional range in Europe and amend morphological description in terms of the width of photosynthetic filaments.

*Keywords:* *Asterosiphon*, soil algae, morphology, floristic records, European Russia

### ACKNOWLEDGEMENTS

The results were obtained in the framework of the state assignment no. AAAA-A18-118012690096-1 “Diversity, structure and productivity of algal communities of freshwater ecosystems”. The author acknowledges his colleagues for help during sampling, especially D.A. Philippov and A.S. Komarova, who provided the sample from the Vologda Region. Special thanks to reviewers for valuable comments on the manuscript.

The author acknowledges his colleagues for help during sampling, especially D.A. Philippov and A.S. Komarova, who provided sample from the Vologda Region. Special thanks to reviewers for valuable comments on the manuscript.

### REFERENCES

- Cambra-Sánchez J. 2010. *Asterosiphon dichotomus* (Kützling) Rieth (Vaucheriales, Ochrophyta, Xanthophyceae) in sub-arid agricultural soils of Catalonia (Spain). – *Gayana Botánica*. 67 (1): 140–144.  
<https://doi.org/10.4067/S0717-66432010000100015>
- Carter C.F., John D.M. 2012. *Asterosiphon dichotomus* (Kützling) Rieth: a new record of an edaphic xanthophyte for the British Isles. – *The Phycologist*. A newsletter of the British Phycological Society. 83: 37.
- Christensen T.A. 1986. Observations on *Vaucheria* sect. *Heeringia* (Tribophyceae), including *V. incurva* sp. nov. – *Arch. Protistenk.* 132 (4): 277–285.  
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(86\)80023-9](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(86)80023-9)
- Dangeard P.J.L. 1942. Le nouveau genre *Asterosiphon* et sa place systématique. – *Botaniste*. 31: 271–293.
- Ettl H., Gärtner G. 2014. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. Berlin, Heidelberg. 773 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-3-642-39462-1>
- Fredriksen S., Husa V., Schneider S., Sjøtun K. 2015. Alger (Cyanophyta, Rhodophyta, Chlorophyta og Ochrophyta). Norsk rødliste for arter 2015. Artsdatabanken <http://www.artsdatabanken.no/Rodliste/Artsgruppene/Alger>
- Gauthier-Lièvre L. 1954. Algues Africaines nouvelles, rares ou imparfaitement connues. – *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord*. 45 (3–4): 98–111.
- Gupta R.K. 2012. Algae of India. Volume 2. A checklist of Chlorophyceae, Xanthophyceae, Chrysochyceae and Euglenophyceae. Salt Lake, Kolkata. 428 p.
- Juráň J., Kaštovský J. 2019. The procedure of compiling the Red List of microscopic algae of the Czech Republic. – *Biodivers Conserv.* 28: 2499–2529.  
<https://doi.org/10.1007/s10531-019-01792-x>
- Kusel-Fetzmann E.-L. 1999. Zur Gefährdung der österreichischen Süßwasseralgen. – In: Rote Listen gefährdeter Pflanzen Österreichs. 2. Auflage. Grüne Reihe des Bundesministeriums für Umwelt, Jugend und Familie. Graz. P. 267–275.
- Lacoste de Díaz E.N. 1981. Notas algológicas. *Asterosiphon terrestre* (Xanthophyceae). – *Lilloa*. 35 (3): 85–87.
- Langangen A. 1994. Gulgrønnalgen, *Asterosiphon dichotomus*, funnet i Norge. – *Blyttia*. 52 (2): 61–66.
- Linne von Berg K.-H. 2018. Rote Liste und Gesamtartenliste der Schlauchalgen (Xanthophyceae: Vaucheriaceae) Deutschlands. – In: Rote Liste der gefährdeten Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands. Band 7: Pflanzen. Bonn (Bundesamt für Naturschutz). – *Naturschutz und Biologische Vielfalt*. 70 (7): 567–598.

- Liu G., Lu D., Bi L. 1994. The first report on Heterosiphonales from Hubei, China. – J. Hubei Univ. (Nat. Sci.). 16 (1): 12–16.
- Maistro S., Broady P., Andreoli C., Negrisola E. 2016. Xanthophyceae. – In: Handbook of the Protists. P. 1–28. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-32669-6\\_30-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-32669-6_30-1)
- Mollenhauer D., Christensen T.A. 1996. Rote Liste der Schlauchalgen (Vaucheriaceae) Deutschlands. – In: Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands / Schriftenreihe für Vegetationskunde. H. 28. Bonn. P. 625–632.
- Parshina L.N. 2019. Weather on the Russian Federation territory in May 2019. – Meteorologia i Hydrologia. 8: 128–133 (In Russ.)
- Rieth A. 1962. Über *Gongrosira dichotoma* Kütz. und *Asterosiphon* Dang. I. Gibt es ein “Gongrosira-Stadium” bei *Vaucheria*? – Limnologica. 1 (3): 197–210.
- Starmach K. 1972. Flora Slodkowodna Polski. Tom 10: Chlorophyta III. Zielenice nitkowate. Warszawa–Kraków. 750 p.
- Vishnyakov V.S. 2019. Validation of the name *Asterosiphon dichotomus* (Xanthophyceae). – Phytotaxa. 404 (7): 297–300. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.404.7.5>

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

### НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ МХОВ ДЛЯ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2021 г. Е. Ф. Вильк<sup>1,\*</sup>, О. М. Афонина<sup>2,\*\*</sup>

<sup>1</sup> Институт биологических проблем Севера ДВО РАН  
ул. Портовая, 18, Магадан, 685000, Россия

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

\*e-mail: kelizavetaova@mail.ru

\*\*e-mail: stereodon@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.11.2020 г.

После доработки 12.12.2020 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

В результате определения коллекции мхов, собранной Е.Ф. Вильк в 2020 году, выявлено 9 новых видов для территории Магаданской области, а также новые местонахождения для 15 редких видов. Особый интерес представляют находки редких видов *Schistidium frahmianum* и *Hygrohypnella bestii*. Для всех видов приводятся местонахождения и для некоторых кратко характеризуется их распространение. По имеющимся литературным данным и с учетом вновь полученных для флоры мхов Магаданской области на данный момент известно 412 видов.

**Ключевые слова:** мхи, новые и редкие виды, Магаданская область, Россия

**DOI:** 10.31857/S0006813621050070

Материалом для данной статьи послужили результаты, полученные, главным образом, в ходе обработки коллекции мхов, собранной Е.Ф. Вильк в 2020 г. на территории Магаданской области, а также частично при пересмотре неопределенных образцов, собранных Л.С. Благодатских и хранящихся в гербарии Института биологических проблем Севера (далее ИБПС) ДВО РАН (MAG). Сборы мхов осуществлялись на Сеймчанском и Ямском участках государственного природного заповедника “Магаданский” и в окрестностях озера Малык (Сусуманский район). Камеральная обработка образцов проводилась в лаборатории ботаники ИБПС ДВО РАН и в лаборатории лишенологии и бриологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.

В ходе исследования для флоры мхов Магаданской обл. было выявлено 9 новых видов, а также для 15 редких обнаружены новые местонахождения.

Среди новых видов особый интерес представляет находка такого редкого вида как *Schistidium frahmianum*, описанного с Чукотки (Очуга, Афонина, 2010) и позднее найденного в Якутии и на Аляске (Moss flora ..., 2017), а также восточноазиатского вида *Brachythecium dahuricum*. В фитогеографическом отношении интересными являются повторные находки редкого вида *Hygrohypnella bestii*, имеющего преимущественное распространение в Северной Америке, а на территории России известного на Камчатке, Курильских и Ко-

мандорских островах (Czernyadjeva, 2012), а также восточноазиатского вида *Dicranum pacificum*. Впервые были собраны некоторые нередкие виды, но со спорадической встречаемостью, такие как *Dicranodontium denudatum*, *Nyholmia obtusifolia*, *Timmia bavarica* и *T. megapolitana*, что, в какой-то степени, свидетельствует о недостаточной изученности территории Магаданской области в бриофлористическом отношении.

Названия видов даются в соответствии с “Check-list of Mosses of East Europe and North Asia” (Ignatov et al., 2006) и “An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus” (Hodgetts et al., 2020), а также с учетом отдельных таксономических обработок. Для некоторых видов указываются названия, под которыми они недавно приводились в литературе для Магаданской области. Для всех видов даются полные этикеточные данные, отмечается наличие спорофитов (S+) и кратко обсуждается их распространение. Образцы хранятся в гербарии ИБПС ДВО РАН (MAG), отдельные дублиеты – в гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

#### НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ОБЛАСТИ

*Andreaea rupestris* var. *sparsifolia* (J.E. Zetterst.) Sharp (*A. sparsifolia* J.E. Zetterst.) – Сусуманский р-н, окр. оз. Малык, устье р. Охандя, ледниковый

цирк по правому берегу реки, 63°34.074' с.ш., 147°52.439' в.д., 1364 м над ур. м., кустарничково-разнотравная тундра, на камнях у ручья, 28 VII 2020 (LE, MAG), S+. На территории России этот таксон указывается для Чукотки (Afonina, 2004) и Камчатки (Czernyadjeva, 2012), но его таксономическое положение пока не совсем ясное, некоторые авторы рассматривают его как самостоятельный вид (Frisvoll, Elvebakk, 1996), другие считают его экологической формой (Murray, 1987). На наш взгляд var. *sparsifolia* морфологически хорошо отличается от близкой var. *papillosa* (Lindb.) Podp. более крупными размерами и серповидно согнутыми листьями, но для решения вопроса о его таксономическом статусе необходимо проведение молекулярно-генетических исследований.

*Brachythecium dahuricum* Ignatov – Ольский р-н, Ямский континентальный участок заповедника, долина р. Ямы, 59°48.410' с.ш., 153°27.952' в.д., 78 м над ур. м., лишайничник лишайниково-моховый, на камне, 29 VIII 2020 (MAG). Вид описан по сборам из национального парка Алханай (Забайкальский край) (Ignatov, Milyutina, 2010), в настоящее время известно довольно широкое его распространение в Южной Сибири, в Амурской обл. и Хабаровском крае, а также он встречается в Монголии и Китае (Moss flora ..., 2020).

*Dicranodontium denudatum* (Brid.) E. Britton – Ольский р-н, Ямский континентальный участок заповедника “Магаданский”, окр. кордона “Халанчига”, 59°40.145' с.ш., 153°49.600' в.д., 33 м над ур. м., каменистый склон северо-восточной экспозиции, сообщество кедрового стланика с шиповником, на камнях, 30 VIII 2020 (MAG). Широко распространенный голарктический вид (Ignatov, Ignatova, 2003), но встречается спорадически.

*Nyholmia obtusifolia* (Brid.) Holmen et E. Warncke – Среднеканский р-н, Сеймчанский участок заповедника, окр. Среднего кордона, 63°41.954' с.ш., 153°19.945' в.д., 166 м над ур. м., тополево-чозениевый смородиново-шиповниковый хвощовый лес, на стволе тополя, 12 VII 2020 (MAG). Широко распространенный вид, на территории России встречается почти во всех регионах за исключением Арктики (Moss flora ..., 2018); на Дальнем Востоке распространен от Чукотки до Приморского края (Cherdantseva et al., 2018).

*Oncophorus integerrimus* Hedenäs – Ольский р-н, южное побережье полуострова Пьягина, 59°13' с.ш., 155°06' в.д., 68 м над ур. м., в осоково-разнотравно-моховом болоте, 19 VIII 1978, Л.С. Благодатских (LE, MAG), S+. Недавно описанный вид, в настоящее время, кроме Скандинавии (Hedenäs, 2017), известен в Великобритании (Rothero, 2020), на Аляске и в Канаде (Ellis et al., 2020); в России встречается в Мурманской обл., Ненецком АО (Ivanov et al., 2017), в Ханты-Мансийском НО (Sofronova et al., 2020) и в Бурятии (Ellis et al., 2019).

*Rhabdoweisia fugax* (Hedw.) Bruch et Schimp. – Ольский р-н, Ямский континентальный участок заповедника, окр. кордона “Халанчига”, 59°40.145' с.ш., 153°49.600' в.д., 33 м над ур. м., склон северо-восточной экспозиции, у водопада, 30 VIII 2020 (MAG), S+. В России известны многочисленные находки вида в европейской части – Мурманская обл., Кавказ, Урал, о. Кунашир (Ivanov et al., 2017); за ее пределами согласно E. Nyholm (1986) он довольно обычен в Европе и Макаронезии, встречается в Южной Африке, на Кавказе, в Мексике, Центральной и Южной Америке. Однако, следует отметить, что в связи с неоднозначным пониманием таксономического положения вида, ареал его нуждается в уточнении.

*Schistidium frahmianum* Ochrya et Afonina – Сусуманский р-н, берег оз. Малый в 100 м к юго-востоку от устья р. Малый-Сиен, 63°29.081' с.ш., 147°51.656' в.д., 950 м над ур. м., у ручейка, вытекающего из маленького озера, 23 VII 2020 (MAG), S+. Вид описан с Чукотки (Ochrya, Afonina, 2010), известны единичные находки в Якутии (Верхоянский хребет) и на Аляске (Moss flora ..., 2017).

*Timmia bavarica* Hessel. – Среднеканский р-н, Сеймчанский участок заповедника, окр. Верхнего кордона, 63°35.846' с.ш., 152°58.746' в.д., 214 м над ур. м., замшелый скалистый берег старого русла ручья Восходный, на камнях, 14 VII 2020 (MAG), S+. Широко распространенный вид, в России обычен в горных районах; на Дальнем Востоке приводится для Чукотки, Амурской обл., Сахалина и Командорских островов (Moss flora ..., 2017).

*T. megapolitana* Hedw. – Среднеканский р-н, Сеймчанский участок заповедника, окр. Нижнего кордона, правый берег р. Орлупча, 63°52.769' с.ш., 153°29.957' в.д., 161 м над ур. м., пойменный тополево-чозениевый кустарниковый лес, на гнилом выступающем корне чозении, заливаемой водой, 9 VII 2020 (MAG). Довольно распространенный, но нечастый вид в лесных районах Голарктики (Moss flora ..., 2017).

Новые местонахождения редких видов:

*Amphidium asiaticum* Sim-Sim, Afonina et M. Stech – Ольский р-н, Ямский континентальный участок заповедника, долина р. Ямы, 59°48.410' с.ш., 153°27.952' в.д., 78 м над ур. м., лишайничник березовый лишайниково-моховый, на камне, 29 VIII 2020 (MAG), S+. Ранее этот вид, распространенный преимущественно в Южной Сибири, в Магаданской обл. указывался для полуострова Кони (Vilk, Afonina, 2020).

*Brachythecium erythrorrhizon* Schimp. – Среднеканский р-н, Сеймчанский участок заповедника, окр. Верхнего кордона, 63°35.568' с.ш., 153°02.971' в.д., 197 м над ур. м., березовый лес с лишайницей, кустарниковый, разнотравно-хвощовый, на гнилом стволе упавшей лишайницы, 15 VII 2020 (MAG). Второе местонахождение

вида в Магаданской обл., впервые приводился из Ольского р-на (Blagodatskikh et al., 2019).

*Dicranum pacificum* Ignatova et Fedosov – Среднеканский р-н, правый берег р. Колыма, на границе с Сеймчанским участком заповедника, устье ручья Леяного, 63°43.893' с.ш., 153°23.595' в.д., 172 м над ур. м., ручей в распадке, на гнилом стволе ольховника, 10 VII 2020 (MAG). Восточноазиатский вид, ранее приводился по сборам Е.Ф. Вильк с Кава-Челомджинского участка заповедника (Ольский р-н) (Vilk, Afonina, 2020).

*Didymodon ferrugineus* (Schimp. ex Besch.) M.O. Hill – Среднеканский р-н, Сеймчанский участок заповедника, окр. Верхнего кордона, ручей Восходный, 63°35.846' с.ш., 152°58.746' в.д., 214 м над ур. м., замшелый скалистый берег старого русла ручья, на камнях, 14 VII 2020 (MAG). Первое указание о находке этого вида в области на горе Замковой опубликовано О.Ю. Писаренко и В.А. Бакалиным (Pisarenko, Bakalin, 2018).

*D. validus* Limpr. – Среднеканский р-н, Сеймчанский участок заповедника, окр. Верхнего кордона, ручей Восходный, 63°35.846' с.ш., 152°58.746' в.д., 214 м над ур. м., замшелый скалистый берег старого русла ручья, на камнях, 14 VII 2020 (MAG). В базе данных Флоры мхов России указан один образец, собранный Е.А. Игнатовой и М.С. Игнатовым в Сусуманском р-не в долине р. Худжах в 2015 г. (Ivanov et al., 2017). В России встречается довольно часто на Алтае, в Сибири, Якутии, Амурской обл. и Приморском крае.

*Drepanium fastigiatum* (Hampe) C.E.O. Jensen (*Drepanium recurvatum* (Lindb. et Arnell) G. Roth) – Среднеканский р-н, Сеймчанский участок заповедника, окр. Верхнего кордона, ручей Восходный, 63°35.846' с.ш., 152°58.746' в.д., 214 м над ур. м., замшелый скалистый берег старого русла ручья, на камнях, 14 VII 2020 (MAG). Один образец, собранный в Среднеканском р-не на горе Замковой О.А. Мочаловой в 2008 г., приводится в базе данных Флоры мхов России (Ivanov et al., 2017).

*Drepanocladus polygamus* (Schimp.) Hedenäs – Среднеканский р-н, Сеймчанский участок заповедника, окр. Нижнего кордона, 63°51.315' с.ш., 153°31.003' в.д., 147 м над ур. м., пойменный тополево-чозениевый лес с редкими кустами кедрового стланика, на вывороте корня, 8 VIII 2020 (MAG). Ранее вид указывался из окр. пос. Нелькоба в Тенькинском р-не (Blagodatskikh, 1984).

*Grimmia elatior* Bruch ex Bals.-Criv. et De Not. – Сусуманский р-н, окр. оз. Малык, ручей Оерчан, 63°29.233' с.ш., 147°55.030' в.д., 1033 м над ур. м., наледная поляна, на камнях у ручья, 28 VII 2020 (MAG). В Магаданской обл. была известна одна находка вида в верховьях р. Верина (Ягоднинский р-н) (Pisarenko, Bakalin, 2018).

*Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenäs – Среднеканский р-н, Сеймчанский участок заповедника, окр. Верхнего кордона, берег Колымы, 63°34.778' с.ш., 152°59.734' в.д., 168 м над ур. м., старый листовничник кустарниково-кустарничковый разнотравно-хвощовый, на почве в понижении, 14 VII 2020 (MAG). Ранее для Магаданской обл. указывался из окр. пос. Адыгалах (Сусуманский р-н) (Pisarenko, Bakalin, 2018).

*Hygrohypnella bestii* (Renauld et Bryhn) Ignatov et Ignatova – Ольский р-н, Ямский континентальный участок заповедника, окр. кордона “Халанчига”, 59°40.126' с.ш., 153°49.834' в.д., 42 м над ур. м., склон северо-восточной экспозиции у небольшого водопада, 30 VIII 2020 (MAG). В базе данных Флоры мхов России зарегистрирован образец, собранный Е.В. Малашкиной в окр. Магадана в 2011 г. (Ivanov et al., 2017). Вид с амфицифическим распространением, на территории России кроме Магаданской обл. известен на Камчатке, Курильских и Командорских островах (Czernyadjeva, 2012), за пределами России довольно широко распространен в Северной Америке.

*Mnium blyttii* Bruch & Schimp. – Среднеканский р-н, Сеймчанский участок заповедника, окр. Верхнего кордона, правый берег ручья Восходный, 63°35.835' с.ш., 152°58.923' в.д., 243 м над ур. м., на почве у ручья, 14 VII 2020 (MAG). Для области впервые указывается для хр. Большой Анначаг (Ягоднинский р-н) (Pisarenko, 2015).

*Myurella sibirica* (Müll. Hal.) Reimers – Среднеканский р-н, Сеймчанский участок заповедника, окр. Верхнего кордона, ручей Восходный, 63°35.846' с.ш., 152°58.746' в.д., 214 м над ур. м., замшелый скалистый берег старого русла ручья, на камнях, 14 VII 2020 (MAG). Ранее вид приводился из этого же района, собранный на горе Замковой (Pisarenko, Bakalin, 2018).

*Pseudohygrohypnum subeugyrium* (Renauld et Cardot) Ignatov et Ignatova – Среднеканский р-н, Сеймчанский участок заповедника, окр. Верхнего кордона, каменистый берег по правому борту ручья Восходный, 63°35.835' с.ш., 152°58.923' в.д., 244 м над ур. м., на влажной почве между корней кустарников, 14 VII 2020 (MAG). Ранее в Магаданской обл. была известна единственная находка из окр. пос. Сибит-Тыэллах, научный стационар “Абориген” (Blagodatskikh, 1984). Вид включен в региональную Красную Книгу (Krasnaya..., 2019). В России встречается на Южном Урале, Таймыре, в Якутии, на Алтае и Дальнем Востоке (Czernyadjeva, 2003).

*Pterigynandrum filiforme* Hedw. – Ольский р-н, Ямский континентальный участок заповедника, правый берег р. Халанчига, 59°39.938' с.ш., 153°47.102' в.д., 48 м над ур. м., склон северо-западной экспозиции, на скалистом прижиме, 30 VIII

2020 (MAG). Впервые вид был собран на хр. Большой Анначаг (Ягоднинский р-н) (Pisarenko, 2015).

*Warnstorfia trichophylla* (Warnst.) Tuom. et T.J. Кор. — Сусуманский р-н, окр. оз. Малык, 63°29.233' с.ш., 147°55.030' в.д., 949 м над ур. м., на дне озера (глубина 6 м), 28 VII 2020, собр. Е.В. Хаменкова, В.В. Поспехов (MAG). Ранее была известна единственная находка вида из окр. оз. Джека Лондона (Pisarenko, 2015).

Специальные бриофлористические исследования на территории Магаданской области были начаты Л.С. Благодатских, в опубликованном ею конспекте флоры мхов приводится 234 вида (Blagodatskikh, 1984). Значительный вклад в изучение флоры мхов внесли исследования О.Ю. Писаренко и В.А. Бакалина, составленный ими список включал 365 видов (Pisarenko, Bakalin, 2018). Дальнейшее изучение мхов этого региона было продолжено Е.Ф. Вильк (Е.Ф. Кузнецова). На основании проведенных ею сборов, а также при обработке неопределенных коллекций, собранных ранее Л.С. Благодатских, опубликован ряд статей совместно с О.М. Афоной, в которых приводятся сведения о находках новых и редких видов для области (Blagodatskikh et al., 2019; Kuznetsova, Afonina, 2019; Vilk, Afonina, 2020). В результате на данный момент для флоры Магаданской области известно 412 видов.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем искреннюю благодарность дирекции заповедника “Магаданский”, в особенности заместителю директора по научно-исследовательской работе И.Г. Утехиной, а также инспекторам В.С. Аммосову, А.И. Паршину и Ю.И. Паршину, Г.М. Бута (Сеймчанский участок) и С.В. Мондо (Ямский участок) за помощь в проведении полевых исследований. Также хотелось бы выразить признательность группе туристов под руководством В.В. Зарудного и туристической компании “Каюр Трэвел” и ее директору А.Н. Федорову за возможность провести сборы мхов на р. Яма.

Работа Е. Ф. Вильк выполнена за счет внутреннего конкурса ИБПС ДВО РАН для молодых ученых и при частичной поддержке гранта №19-05-00477А “Разработка климатохроностиграфической шкалы позднего плиоцена и плейстоцена субарктических районов Дальнего Востока”; исследования О.М. Афоной были выполнены при поддержке РФФИ (грант № 18-05-60093).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Afonina] Афоной О.М. 2004. Конспект флоры мхов Чукотки. СПб. 260 с.  
 [Blagodatskikh] Благодатских Л.С. 1984. Листостебельные мхи Колымского нагорья. Магадан. 47 с.  
 [Blagodatskikh et al.] Благодатских Л.С., Кузнецова Е.Ф., Афоной О.М. 2019. Дополнения к флоре мхов

Магаданской области. — Бот. журн. 104 (6): 979–986. <https://doi.org/10.1134/S0006813619060036>  
 Cherdantseva V.Ya., Pisarenko O.Yu., Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Dudov S.V., Bakalin V.A. 2018. Mosses of the southern Russian Far East, an annotated check-list. — *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*. 7 (2): 53–81. <https://doi.org/10.17581/bp.2018.07206>  
 [Czernyadjeva] Чернядьева И.В. 2003. Род *Hygrohypnum* (Amblystegiaceae, Musci) в России. — *Arctoa*. 12: 25–58.  
 [Czernyadjeva] Чернядьева И.В. 2012. Мхи полуострова Камчатка. СПб. 459 с.  
 Ellis L.T., Afonina O.M., Doroshina G.Ya., Agudelo C., Andriamiarisoa R.L., Asthana A.K., Gupta D., Gupta R., Rawat K.K., Sahu V., Aymerich P., Bednarek-Ochyra H., Brugués M., Ruiz E., Sáez L., Callaghan D.A., Caspari S., Drapela P., Dugarova O.D., Tubanova D.Ya., Erzberger P., Flores J.R., Suárez G.M., Fedosov V.E., Gospodinov G., Gradstein S.R., Reeb C., Jukonienė I., Subkaitė M., Kučera J., Lee G.E., Lombo Y.J., Suarez K.Y., Lebouvier M., Majumdar S., Müller F., Nagy J., Norhazrina N., Papp B., Plášek V., Pócs T., Puglisi M., Schäfer-Verwimp A., Shirzadian S., Singh D.K., Ștefănuț S., Torzewski K., van Melick H., Wolski G.J., Zander R.H. 2019. New national and regional bryophyte records. 58. — *Journal of Bryology*. 41 (1): 63–84. <https://doi.org/10.1080/03736687.2018.1559636>  
 Ellis L.T., Afonina O.M., Atwood J.J., Bednarek-Ochyra H., Burghardt M., Dragičević S., Vuksanović S., Espinoza-Prieto B., Opisso J., Goga M., Bačkor M., Graulich A., Hugonnot V., Koroleva N.E., Chandini V.K., Manju C.N., Mufeed B., Natcheva R., Norhazrina N., Syazwana N., Peralta D.F., Plášek V., Popov S.Yu., Porley R.D., Rimac A., Alegro A., Vuković N., Koletić N., Šegota V., Sabovljević M.S., Schäfer-Verwimp A., Sérgio C., Ștefănuț S., Taha M.A., Abou-Salama A.Y., Wolski G.J. 2020. New national and regional bryophyte records, 62. — *Journal of Bryology*. 42 (1): 195–208. <https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1706311>  
 Frisvoll A.A., Elvebakk A. 1996. Bryophytes. — In: A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria. Norsk Polarinstitutt Skrifter. 198: 57–172.  
 Hedenäs L. 2017. Scandinavian *Oncophorus* (Bryopsida, Oncophoraceae): species, cryptic species, and intra-specific variation. — *European Journal of Taxonomy*. 315: 1–34. <https://doi.org/10.5852/ejt.2017.315>  
 Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L., Caspari S., Ignatov M.S., Konstantinova N.A., Lockhart N., Papp B., Schröck C., Sim-Sim M., Bell D., Bell N.E., Blom H.H., Bruggeman-Nannenga M.A., Brugués M., Enroth J., Flatberg K.I., Garilleti R., Hedenäs L., Holyoak D.T., Hugonnot V., Kariyawasam I., Köckinger H., Kučera J., Lara F., Porley R.D. 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. — *Journal of Bryology*. 42 (1): 1–116. <https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329>  
 Ivanov O.V., Kolesnikova M.A., Afonina O.M., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Czernyadjeva I.V., Dudov S.V., Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ivanova E.I., Kozhin M.N., Lapshina E.D., Notov A.A., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Savchenko A.N., Teleganova V.V., Ukrainskaya G.Yu., Ignatov M.S. 2017. The

- database of the Moss flora of Russia. — *Arctoa*. 26 (1): 1–10. <https://doi.org/10.15298/arctoa.26.01>
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. 2006. Checklist of mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130. <https://doi.org/10.1015298/arctoa.15.01>
- [Ignatov, Ignatova] Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2003. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1. М. С. 1–608.
- Ignatov M.S., Milyutina I.A. 2010. The genus *Brachythecium* (Brachytheciaceae, Musci) in Russia: comments on species and key for identification. — *Arctoa*. 19: 1–30.
- [Krasnaya...] Красная книга Магаданской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. 2019. Магадан: 356 с.
- Kuznetsova E.F., Afonina O.M. 2019. New moss records for the Magadan Region. — In: New cryptogamic records. 3. — *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*. 53 (1): 189–190. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.1>
- [Moss flora ...] Флора мхов России. Т. 2. Oedipodiales — Grimmiales. 2017. М. 560 с.
- [Moss flora ...] Флора мхов России. Т. 4. Bartramiales — Aulacomniales. 2018. М. 543 с.
- [Moss flora ...] Флора мхов России. Т. 5. Hypopterygiales — Hurnales (Plagiotheciaceae — Brachytheciaceae). 2020. М. 599 с.
- Murray B.M. 1987. Andreaeaceae. — In: Illustrated moss flora of Arctic North America and Greenland. 3. Andreaeobryaceae — Tetrarhizaceae. *Medd. Grønland, Biosci.* 23: 6–24.
- Nyholm E. 1986. Illustrated Flora of Nordic Mosses. Fasc. 1. Copenhagen; Lund. P. 1–72.
- Ochyra R., Afonina O.M. 2010. *Schistidium frahmianum* (Bryopsida, Grimmiaceae), a new arctic species from Beringia. — *Trop. Bryol.* 31: 139–143.
- Pisarenko O.Yu. 2015. Mosses of the Bolshoi Annachag Range (Magadan Province, Russian Far East). — *Arctoa*. 24 (1): 187–193. <https://doi.org/10.15298/arctoa.24.18>
- Pisarenko O.Yu., Bakalin V.A. 2018. Bryophyte flora of the Magadan Province (Russia) I. Introduction and the checklist of mosses. — *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*. 7 (2): 105–125. <https://doi.org/10.17581/bp.2018.07212>
- Rothero G. 2020. The genus *Oncophorus* in Britain and the addition of *O. integerrimus* Hedenäs to the British flora. — *Journal of Bryology*. 42 (3): 268–271. <https://doi.org/10.1080/03736687.2020.1771517>
- [Sofronova et al.] Софронова Е.В. (ред.), Афонина О.М., Бойчук М.А., Дорошина Г.Я., Федосов В.Э., Ганасевич Г.Н., Казакова М.В., Кузьмина Е.Ю., Лапшина Е.Д., Ликсакова Н.С., Попова Н.Н., Шильников Д.С., Смагин В.А., Вильк Е.Ф. 2020. Новые бриологические находки. 15. Арктоа. 29 (2): 219–239. <https://doi.org/10.15298/arctoa.29.16>
- [Vilk, Afonina] Вильк Е.Ф., Афонина О.М. 2020. Новые находки мхов в Магаданской области. — *Turczaninowia* 23 (2): 33–38. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.2.5>

## NEW AND RARE MOSS SPECIES FOR MAGADAN REGION

E. F. Vilk<sup>a, #</sup> and O. M. Afonina<sup>b, ##</sup>

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

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

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

<sup>##</sup>e-mail: stereodon@yandex.ru

As a result of examining the moss collection gathered by E.F. Vilk in summer of 2020 in Magadan Region, 9 species new to the flora of region were revealed, and new localities of 15 rare species were discovered. The findings of such rare species as *Schistidium frahmianum* and *Hygrohypnella bestii* are of special interest. Locations for all species are given, and the distribution of some species is briefly outlined. The moss flora of the Magadan Region comprises 412 species according to the literature and our newly obtained data.

**Keywords:** mosses, new and rare species, Magadan region, Russia

### ACKNOWLEDGEMENTS

We are very grateful to the directorate of the Magadan Nature Reserve, especially to I.G. Utekhina, the Deputy Director for Science, and to rangers V. S. Ammosov, A. I. Parshin and Y.I. Parshin, G.M. Buta (Seimchan cluster) and S.V. Mondo (Yama cluster) for their comprehensive assistance with organization of the field works. Besides, we would like to thank the group of tourists led by V.V. Zarudny and the

Kayur Travel Company and A.N. Fedorov, its director, for the opportunity to collect mosses on the Yama River.

The study of E.F. Vilk was carried out with financial support of an internal competition of the IBPN FEB RAS for young researchers and with a partial support of grant 19-05-00477A “Development of the Late Pliocene and Pleistocene climatochronostigraphic scale of the subarctic regions of the Far East”; the work of O.M. Afonina was par-



tially supported by the Russian Foundation for Basic Research (grant 18-05-60093).

## REFERENCES

- Afonina O.M. 2004. Moss flora of Chukotka. St.-Petersburg. 260 p. (In Russ.).
- Blagodatskikh L.S. 1984. Mkhi Kolym'skogo Nagoriya. [Mosses of Kolyma Upland]. Magadan. 47 p. (In Russ.).
- Blagodatskikh L.S., Kuznetsova E.F., Afonina O.M. 2019. Additions to the moss flora of Magadan region. — Bot. Zhurn. 104 (6): 979–986. <https://doi.org/10.1134/S0006813619060036>.
- Cherdantseva V.Ya., Pisarenko O.Yu., Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Dudov S.V., Bakalin V.A. 2018. Mosses of the southern Russian Far East, an annotated check-list. — *Botanica Pacifica*. A journal of plant science and conservation. 7 (2): 53–81. <https://doi.org/10.17581/bp.2018.07206>
- Czernyadjeva I.V. 2003. The genus *Hygrohypnum* (Amblystegiaceae, Musci) in Russia. — *Arctoa*. 12: 25–58.
- Czernyadjeva I.V. 2012. Mosses of Kamchatka Peninsula. St. Petersburg. 459 p. (In Russ.).
- Ellis L.T., Afonina O.M., Doroshina G.Ya., Agudelo C., Andriamiarisoa R.L., Asthana A.K., Gupta D., Gupta R., Rawat K.K., Sahu V., Aymerich P., Bednarek-Ochyra H., Brugués M., Ruiz E., Sáez L., Callaghan D.A., Caspari S., Drapela P., Dugarova O.D., Tubanova D.Ya., Erzberger P., Flores J.R., Suárez G.M., Fedosov V.E., Gospodinov G., Gradstein S.R., Reeb C., Jukoniën I., Subkaiť M., Kučera J., Lee G.E., Lombo Y.J., Suarez K.Y., Lebouvier M., Majumdar S., Müller F., Nagy J., Norhazrina N., Papp B., Plášek V., Pócs T., Puglisi M., Schäfer-Verwimp A., Shirzadian S., Singh D.K., Ștefănuț S., Torzewski K., van Melick H., Wolski G.J., Zander R.H. 2019. New national and regional bryophyte records, 58. — *Journal of Bryology*. 41 (1): 63–84. <https://doi.org/10.1080/03736687.2018.1559636>
- Ellis L.T., Afonina O.M., Atwood J.J., Bednarek-Ochyra H., Burghardt M., Dragičević S., Vuksanović S., Espinoza-Prieto B., Opisso J., Goga M., Bačkor M., Graulich A., Hugonnot V., Koroleva N.E., Chandini V.K., Manju C.N., Mufeed B., Natcheva R., Norhazrina N., Syazwana N., Peralta D.F., Plášek V., Popov S.Yu., Porley R.D., Rimac A., Alegro A., Vuković N., Koletić N., Šegota V., Sabovljević M.S., Schäfer-Verwimp A., Sérgio C., Ștefănuț S., Taha M.A., Abou-Salama U.Y., Wolski G.J. 2020. New national and regional bryophyte records, 62. — *Journal of Bryology*. 42 (1): 195–208. <https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1706311>
- Frisvoll A.A., Elvebakk A. 1996. Bryophytes. — In: A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria. Norsk Polarinstitutt Skrifter. 198: 57–172.
- Hedenäs L. 2017. Scandinavian *Oncophorus* (Bryopsida, Oncophoraceae): species, cryptic species, and intra-specific variation. — *European Journal of Taxonomy*. 315: 1–34. <https://doi.org/10.5852/ejt.2017.315>
- Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L., Caspari S., Ignatov M.S., Konstantinova N.A., Lockhart N., Papp B., Schröck C., Sim-Sim M., Bell D., Bell N.E., Blom H.H., Bruggeman-Nannenga M.A., Brugués M., Enroth J., Flatberg K.I., Garilleti R., Hedenäs L., Holyoak D.T., Hugonnot V., Kariyawasam I., Köckinger H., Kučera J., Lara F., Porley R.D. 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. — *Journal of Bryology*. 42 (1): 1–116. <https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329>
- Ivanov O.V., Kolesnikova M.A., Afonina O.M., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Czernyadjeva I.V., Dudov S.V., Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ivanova E.I., Kozhin M.N., Lapshina E.D., Notov A.A., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Savchenko A.N., Teganova V.V., Ukrainskaya G.Yu., Ignatov M.S. 2017. The database of the Moss flora of Russia. — *Arctoa*. 26 (1): 1–10. <https://doi.org/10.15298/arctoa.26.01>
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. 2006. Checklist of mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130. <https://doi.org/10.1015298/arctoa.15.01>
- Ignatov M.S., Ignatova E.A. 2003. Moss flora of the Middle European Russia. Vol. 1. Moscow. P. 1–608.
- Ignatov M.S., Milyutina I.A. 2010. The genus *Brachythecium* (Brachytheciaceae, Musci) in Russia: comments on species and key for identification. — *Arctoa*. 19: 1–30.
- Krasnaya kniga Magadanskoy oblasti. Redkiye i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnykh, rasteniy i gribov [Red Book of the Magadan Region. Rare and endangered species of animals, plants and fungi]. 2019. Magadan: 356 p. (In Russ.)
- Kuznetsova E.F., Afonina O.M. 2019. New moss records for the Magadan Region. — In: New cryptogamic records. 3. — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 53 (1): 189–190. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.1>
- Moss flora of Russia. Vol. 2. Oedipodiales – Grimmiaceae. 2017. Moscow. 560 p. (In Russ and Engl.).
- Moss flora of Russia. Vol. 4. Bartramiales – Aulacomniales. 2018. Moscow. 543 p. (In Russ. and Engl.).
- Moss flora of Russia. Vol. 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). 2020. Moscow. 599 p. (In Russ and Engl.).
- Murray B.M. 1987. *Andreaeaceae*. — In: Illustrated moss flora of Arctic North America and Greenland. 3. *Andreaeobryaceae – Tetraphidaceae*. *Medd. Grönland, Biosci.* 23: 6–24.
- Nyholm E. 1986. *Illustrated Flora of Nordic Mosses*. Fasc. 1. Copenhagen; Lund. P. 1–72.
- Ochyra R., Afonina O.M. 2010. *Schistidium frahmianum* (Bryopsida, Grimmiaceae), a new arctic species from Beringia. — *Trop. Bryol.* 31: 139–143.
- Pisarenko O.Yu. 2015. Mosses of the Bolshoi Annachag Range (Magadan Province, Russian Far East). — *Arctoa*. 24 (1): 187–193. <https://doi.org/10.15298/arctoa.24.18>
- Pisarenko O.Yu., Bakalin V.A. 2018. Bryophyte flora of the Magadan Province (Russia) I. Introduction and the checklist of mosses. — *Botanica Pacifica*. A journal of plant science and conservation. 7 (2): 105–125. <https://doi.org/10.17581/bp.2018.07212>
- Rothero G. 2020. The genus *Oncophorus* in Britain and the addition of *O. integerrimus* Hedenäs to the British flo-

- ra. — *Journal of Bryology*. 42 (3): 268–271.  
<https://doi.org/10.1080/03736687.2020.1771517>
- Sofronova E.V. (ed.), Afonina O.M., Boychuk M.A., Doroshina G.Ya., Fedosov V.E., Ganasevich G.N., Kazakova M.V., Kuzmina E.Yu., Lapshina E.D., Liksakova N.S., Popova N.N., Shilnikov D.S., Smagin V.A., Vilk E.F. 2020. New bryophyte records. 15. — *Arctoa* 29: 219–239 (In Russ.)  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.29.16>
- Vilk E.F., Afonina O.M. 2020. New records of mosses from Magadan Region. — *Turczaninowia*. 23 (2): 33–38 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.2.5>