

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 108

6

И Ю Н Ъ



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 108

№ 6

MOSCOW
2023

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

L. V. Averyanov, 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),
A. K. Sytin (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),
R. E. Romanov (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, 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),
M. J. Tikhodeeva (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. C. Timonin (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
V. S. Shneyer (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
G. P. Yakovlev (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia)

Managing editor M. O. Gongalskaya
Executive editor of the issue I. I. Shamrov

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

Moscow

2023

СОДЕРЖАНИЕ

Том 108, номер 6, 2023

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

- Строение бикарпеллятного гинецея *Symphytum asperum* (Boraginaceae)
в связи с формированием эремов
И. И. Шамров, Г. М. Анисимова 513
-

СООБЩЕНИЯ

- Диатомовые водоросли в альгоценозах озера Пизанец (республика Карелия)
С. И. Генкал, С. Ф. Комулайнен 534
- Эколого-географическая характеристика флоры диатомовых водорослей
бассейна реки Зeya (Амурская область)
Л. А. Медведева 547
- Макрофиты зоны литорали озер особо охраняемых природных территорий
Архангельской области
Д. С. Мосеев, Т. А. Паринова, А. Г. Волков, А. В. Брагин, Л. А. Сергиенко 566
- Ископаемые древесины *Xenoxylon* (Coniferales) из нижнемеловых отложений
архипелага Земля Франца-Иосифа
М. А. Афонин, Д. В. Громыко 588
-

Флористические находки

- Дополнение к лишенофлоре Керженского заповедника (Нижегородская область). II
И. Н. Урбанавичене, Г. П. Урбанавичюс 597
-

Методика ботанических исследований

- Специфические проблемы при выделении геномной ДНК из растений: пути решения
У. А. Галактионова, В. Н. Большаков, М. Ю. Тиходеева, О. Н. Тиходеев 603
-

Contents

Vol. 108, No. 6, 2023

ORIGINAL ARTICLES

- Structure of bicarpellate gynoecium in *Symphytum asperum* (Boraginaceae)
in relation to erem formation
I. I. Shamrov, G. M. Anisimova 513
-

COMMUNICATIONS

- Diatoms in algocenoses of Pisanets Lake (Republic of Karelia)
S. I. Genkal, S. F. Komulaynen 534
- Ecological and geographical characteristics of the diatom algal flora
in the Zeya River basin (Amur Region)
L. A. Medvedeva 547
- Macrophytes of the littoral zone in lakes of specially protected natural areas of the Arkhangelsk Region
D. S. Moseev, T. A. Parinova, A. G. Volkov, A. V. Bragin, L. A. Sergienko 566
- Xenoxylon* (Coniferales) fossil woods from the Lower Cretaceous deposits
of the Franz Josef Land Archipelago
M. A. Afonin, D. V. Gromyko 588
-

FLORISTIC RECORDS

- Addition to the lichen flora of the Kerzhenskiy Reserve (Nizhny Novgorod Region). II
I. N. Urbanavichene, G. P. Urbanavichus 597
-

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH

- Specific problems of genomic DNA extraction from plants: ways for solution
U. A. Galaktionova, V. N. Bolshakov, M. Yu. Tikhodeeva, O. N. Tikhodeyev 603
-
-

СТРОЕНИЕ БИКАРПЕЛЛЯТНОГО ГИНЕЦЕЯ *SYMPHYTUM ASPERUM* (BORAGINACEAE) В СВЯЗИ С ФОРМИРОВАНИЕМ ЭРЕМОВ

© 2023 г. И. И. Шамров^{1,2,*}, Г. М. Анисимова^{2,**}

¹Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена (РГПУ им. А.И. Герцена) набережная р. Мойки, 48, С.-Петербург, 191186, Россия

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (БИИ РАН) ул. Проф. Попова, 2, С.-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: shamrov52@mail.ru;

**e-mail: galina0353@mail.ru

Поступила в редакцию 25.04.2023 г.

После доработки 20.05.2023 г.

Принята к публикации 06.06.2023 г.

Прослежен генезис бикарпеллятного синкарпного гинецея в связи с формированием в нем септ, определяющих структуру эремов и ценобия в целом у *Symphytum asperum*. В гинецее на ранних стадиях развития возникает короткая фертильная синасцидиатная зона за счет базальной септы (септы 1-го типа) при слиянии завернутых краев плодолистиков. Выше формируется симпликатная зона. В основании гинецея возникает двойная U-образная синплацента. Строение базальной септы характеризуется некоторыми особенностями. Сутуры, формирующие ее, являются обратно-стреловидными, при этом своей широкой частью они направлены к центру, а узкой – наружу. Септа 1-го типа характеризуется 4-лучевой структурой, напоминая собой растянутый ромб или обращенные друг к другу 2 четырехгранные пирамиды: короткие лучи располагаются между стенками формирующихся эремов одного плодолистика, а длинные – между стенками эремов смежных плодолистиков. Центральная часть септы в дальнейшем останавливается в развитии, а лучи преобразуются в ветви синкарпных сутур (по 2 в каждом плодолистике), образуя 4 септы 2-го типа. В ходе развития протяженность этих септ возрастает в продольном направлении. В стенке завязи с дорзальной стороны в области проводящего пучка образуются 4 тяжа небольших тонкостенных клеток. Затем происходит расщепление этих тяжей и дорзального проводящего пучка пополам.

У *S. asperum* септы 2-го типа не объединяются в единые перегородки и не разделяют гнезда плодолистиков на отсеки. Они остаются автономными и подобно вставкам соединяют раскрытые вентральные края с дорзальными половинками стенки завязи в каждом плодолистике. Образующиеся диаспоры (эремы) оказываются окруженными плодовой оболочкой со всех сторон. Подобный рост септ 2-го типа является уникальным и скоррелирован с ростом гинобазического столбика, при этом форма растущих септ идеально совпадает с формой его граней.

Ключевые слова: гинецей, плод, формирование перегородок в завязи, эремы, Boraginaceae, *Symphytum asperum*

DOI: 10.31857/S0006813623060091, **EDN:** ZOTYOA

Плод – репродуктивный орган покрытосеменных растений, в который преобразуется цветок после оплодотворения. Он обеспечивает формирование семян и служит для их защиты и распространения. Его определяющим морфологическим признаком является гинецей, на основании строения которого созданы морфогенетические классификации плодов (Gobi, 1921; Kaden, 1947, 1961; Takhtajan, 1948, 1964; Levina, 1961, 1987). Эти классификации учитывают особенности структуры зрелого плода, однако в них не всегда рассматриваются ранние стадии развития. Некоторые характеристики гинецея при изучении плода ана-

лизируются в классификации А.В. Боброва с соавторами (Bobrov et al., 2009). Авторами предложена реконструкция морфогенетического развития плодов Magnoliophyta. В более поздней работе (Bobrov, Romanov, 2019), в отличие от традиционных систем, выделены морфогенетические типы плодов на основе анатомии перикарпия. Принципиальные различия между основными типами касаются главным образом локализации в различных его зонах (экзокарпии, мезокарпии и/или эндокарпии) непрерывной склеренхимной зоны, обеспечивающей защиту семян, вскрывание и распространение плодов.

Различают многосемянные и односемянные плоды. В многосемянных плодах возникли различные механизмы, обеспечивающие их вскрытие. Существует большое число таких механизмов. Наиболее аргументированными являются представления Н.Н. Кадена (Kaden, 1962), которые были адаптированы в различных анатомических и морфологических исследованиях по изучению плодов. По нашему мнению, способы продольного вскрывания плодов можно свести к следующим. В апокарпиях различают вентрицидное (по брюшному шву – листовка, многолистовка), дорсицидное (по главной жилке напротив дорсального проводящего пучка) и дорсицидно-вентрицидное (по брюшному шву и главной жилке – боб) вскрывание. В ценокарпиях, главным образом в плодах-коробочках, вскрывание осуществляется створками и может быть септицидным (по септам), локулицидным (по главной жилке каждого плодолистика) и септицидно-локулицидным (по септам и главным жилкам плодолистиков одновременно) (Shamrov, 2015). Это не исключает существования и других специфических типов вскрывания.

У ряда растений появились особые приспособления, связанные с диссеминацией, когда диаспорами являются не семена, плоды или плодики в полимерных апокарпиях, а части плодов. В членистых плодах (некоторые Brassicaceae, Fabaceae) диаспоры представляют собой членики плодов, в каждом из которых содержится одно семя. Распад на членики происходит в поперечной плоскости относительно оси плода (Trzeciak-Limeira et al., 2013; Karnaukhova et al., 2021). Перегородки, разделяющие членики, формируются за счет меристемы с вентральной стороны плода и простираются до дорсальной стороны. Склеренимный слой, участвующий в процессе разделения члеников, возникает из клеток внутренней эпидермы стенки завязи (Roth, 1977; Trzeciak-Limeira et al., 2013). В дробных плодах образование самостоятельных диаспор происходит не в поперечной, а продольной плоскости. Единицами таких плодов являются либо мерикарпии, соответствующие отдельным плодолистикам (двукрылатка, Aceraceae – Shamrov, 2019; вислоплодник, Apiaceae – Menglan et al., 2005; De Castro et al., 2015), либо эремы, которые не гомологичны плодолистикам (Winkler, 1941; Stopp, 1950; Kaden, 1964a, b; Kaden, Zakalukina, 1965). Чаще всего считают, что в плодах-ценобиях (Boraginaceae, Ehretiaceae, Heliotropiaceae, Hydrophyllaceae, Lamiaceae) эремы в числе двух соответствуют одному плодолисту (Bonzani et al., 2011; Gottschling et al., 2014; Badamtsetseg, 2016; Jeiter et al., 2018; Elisafenko et al., 2021; Vasile et al., 2021).

Вопросы о том, как возникают септы в ценобиях, дискутируются в литературе. Более того, единицы диссеминации, возникающие в них и

называемые многими отечественными исследователями как эремы (Kaden, Zakalukina, 1965; Melikyan, Devyatov, 2001; Savinov, 2010), в литературе описывают как мерикарпии, или мерикарпиды (Shabes, Morozova, 2010; Jeiter et al., 2018; Molinelli et al., 2020), орешковидные мерикарпиды (Gottschling et al., 2014), мерикарпиоподобные орешки (Bonzani et al., 2011), орешки (Badamtsetseg, 2016), орешки и костянки (Kong, Hong, 2016) и даже пирены (Miller, 2003; Plisco, 2010e). Следует отметить, что в упомянутой классификации морфогенетических типов плодов (Bobrov, Romanov, 2019) все схизокарпные варианты отнесены к различным видам коробочек и пиренариев в зависимости от их анатомического строения и особенностей вскрывания мерикарпиев.

Все эти факты явились основой проведения исследования по строению гинецея и формированию эремов у одного из видов *Symphytum* (Boraginaceae). Для решения вопросов типизации гинецея нами были проведены подробные исследования по особенностям его морфогенеза в динамике, строению отдельных зон и механизмам возникновения перегородок в завязи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования был выбран вид *Symphytum asperum* Lerech. (Boraginaceae) – окопник шершавый, или жесткий. Материалом для изучения послужили растения коллекции Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Изученный вид произрастает на территории участка пищевых, кормовых и лекарственных растений.

Были изучены завязи на разных стадиях развития. Материал фиксировали в смеси FAA (70% этиловый спирт, ледяная уксусная кислота и формалин в пропорции 100 : 7 : 7) и обрабатывали по общепринятой методике (Pausheva, 1974). Срезы толщиной 10–12 мкм окрашивали сафранином по Картису, фуксин-сернистой кислотой по Фельгену с подкраской алциановым синим и светлым зеленым. Рисунки выполняли с применением рисовального аппарата на микроскопе Leica DM 1000. Микрофотографии также получены с помощью этого же микроскопа с использованием цифровой фотокамеры Leica EC3.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Соцветие и цветок. У *Symphytum asperum* цветки собраны в сложные цимозные соцветия. Они представлены дихазиями. Структурной единицей соцветия является извилина, которая в дихазиях оказывается двойной (рис. 1, 1, 2). Цветки – 5-членные, актиноморфные, чашечка и венчик – сростнолистные. Венчик воронковидный, с 5 лопа-

стями в верхней части. Свободные лопасти чашечки треугольные, заостренные, покрыты кроющими волосками (рис. 1, 3). Чашечка долго сохраняется (рис. 1, 4) и остается при плодах (см. рис. 5, 1). Окраска венчика различается в ходе морфогенеза цветка — красноватая или карминно-розовая у бутонов и синяя или голубая у цветков (рис. 1, 1–3). В цветке 5 тычинок, которые чередуются с лопастями венчика и прикреплены к его трубке в средней части. Синкарпный гинецей образован 2 плодолистиками. Имеется длинный гинобазический столбик и головчатое рыльце, которое в дистальной части является раздвоенным (рис. 1, 4, 5). В основании завязи формируется кольцевидный 5-лопастной нектарный диск. Завязь почти верхняя, поскольку в основании срастается с элементами венчика, чашечки, андроеца и нектарного диска, при этом сросшиеся части венчика располагаются между элементами чашечки напротив элементов диска, а объединенные чашечки — напротив тычинок.

В развитии гинецея выделены несколько стадий: 1) гинецей во время формирования плацент и примордиев семязачатков, 2) гинецей во время формирования семязачатков, 3) гинецей перед опылением, 4) гинецей, трансформирующийся в плод.

Гинецей во время формирования плацент и примордиев семязачатков. В плацентах происходит заложение примордиев семязачатков, в субэпидермальном слое которых возникает одноклеточный археспорий (рис. 2, 2). Гинецей является синкарпным с присущим ему зональным строением. В акропетальной последовательности в нем конгенитально формируются зоны: короткая фертильная синасцидиатная за счет образования базальной септы (септы 1-го типа) при слиянии завернутых краев плодолистиков (нижняя часть завязи) и симпликатная (средняя и почти вся верхняя части завязи) зоны. Дистальную часть гинецея занимает асимпликатная зона (рис. 2, 1, 3). На этапе формирования плацент столбик и рыльце, входящие в состав этой зоны, еще не различимы (рис. 2, 1). В период роста и дифференциации примордиев семязачатков оформляются столбик и рыльце. Происходит увеличение размеров завязи в ширину и, особенно, в высоту. Это приводит к направленному локальному разрастанию в верхней части, в результате чего возникающий гинобазический столбик погружается в завязь до границы синасцидиатной и симпликатной зон (рис. 2, 3).

В основании гинецея возникает двойная U-образная синплацента. В отличие от синкарпных сатур, которые обычно образуют септы в основании завязи, сатуры между двумя плодолистиками у *S. asperum* имеют другую форму. Сатуры, формирующие базальную септу, являются обратно-

стреловидными, при этом своей широкой частью они направлены к центру, а узкой — наружу. Септа характеризуется 4-лучевой структурой, напоминающей собой растянутый ромб или, обращенные друг к другу, 2 четырехгранные пирамиды (рис. 2, 5).

Уже на этой стадии начинают выделяться выемки как между обоими плодолистиками, так и в центре каждого плодолистика в области дорзального пучка (рис. 2, 4–8). На границе симпликатной и асимпликатной зон нижняя часть столбика срастается с окружающими тканями плодолистиков (рис. 2, 6). На уровне асимпликатной зоны столбик становится отграниченным от завязи и принимает ромбовидную форму (рис. 2, 7, 8). Выше при переходе от средней части к верхней в столбике происходит изменение формы от ромбовидной до овальной (рис. 2, 9, 10). Дистальная часть гинецея представлена двумя лопастями рыльца (рис. 2, 11).

Гинецей во время формирования семязачатков. На этой стадии происходит мегаспорогенез (рис. 3, 5) и начинается формирование зародышевого мешка.

Как мы уже отмечали, во время формирования плацент, возникновения и роста примордиев семязачатков в гинецее образуется лишь септа 1-го типа. Особенности ее строения (4-лучевая структура) определяют форму столбика и играют основную роль при формировании эремов. Короткие лучи септы располагаются между стенками формирующихся эремов одного плодолистика, а длинные — между стенками эремов смежных плодолистиков. По мере дифференциации семязачатков центральная часть септы 1-го типа останавливается в развитии, но от нее начинают отходить ветви синкарпных сатур (по 2 в каждом плодолистике), образуя 4 септы 2-го типа (рис. 3, 3, 4). С дорзальной стороны плодолистиков продолжается увеличение размеров выемки, напротив которой располагаются септы 2-го типа. Однако эти септы не объединяются в единые перегородки и не разделяют гнездо каждого плодолистика на 2 отсека. Септы 2-го типа остаются автономными, начинают расти вверх, соединяясь с клетками стенки завязи с дорзальной стороны.

В литературе описана центрально-осевая и транссептальная иннервация семязачатков в синкарпном гинецее. Согласно существующим представлениям (Eyde, 1967), при центрально-осевой иннервации пучки, снабжающие семязачатки, происходят из центральных пучков стелы плодоножки. Для транссептальной иннервации характерно продольное прохождение пучков в стенке завязи, которые входят в семязачатки напротив септ. Второй вариант иннервации был обнаружен, например, у некоторых однодольных (Shamrov, 2010, 2014). У *S. asperum* в эустеле цветоножки

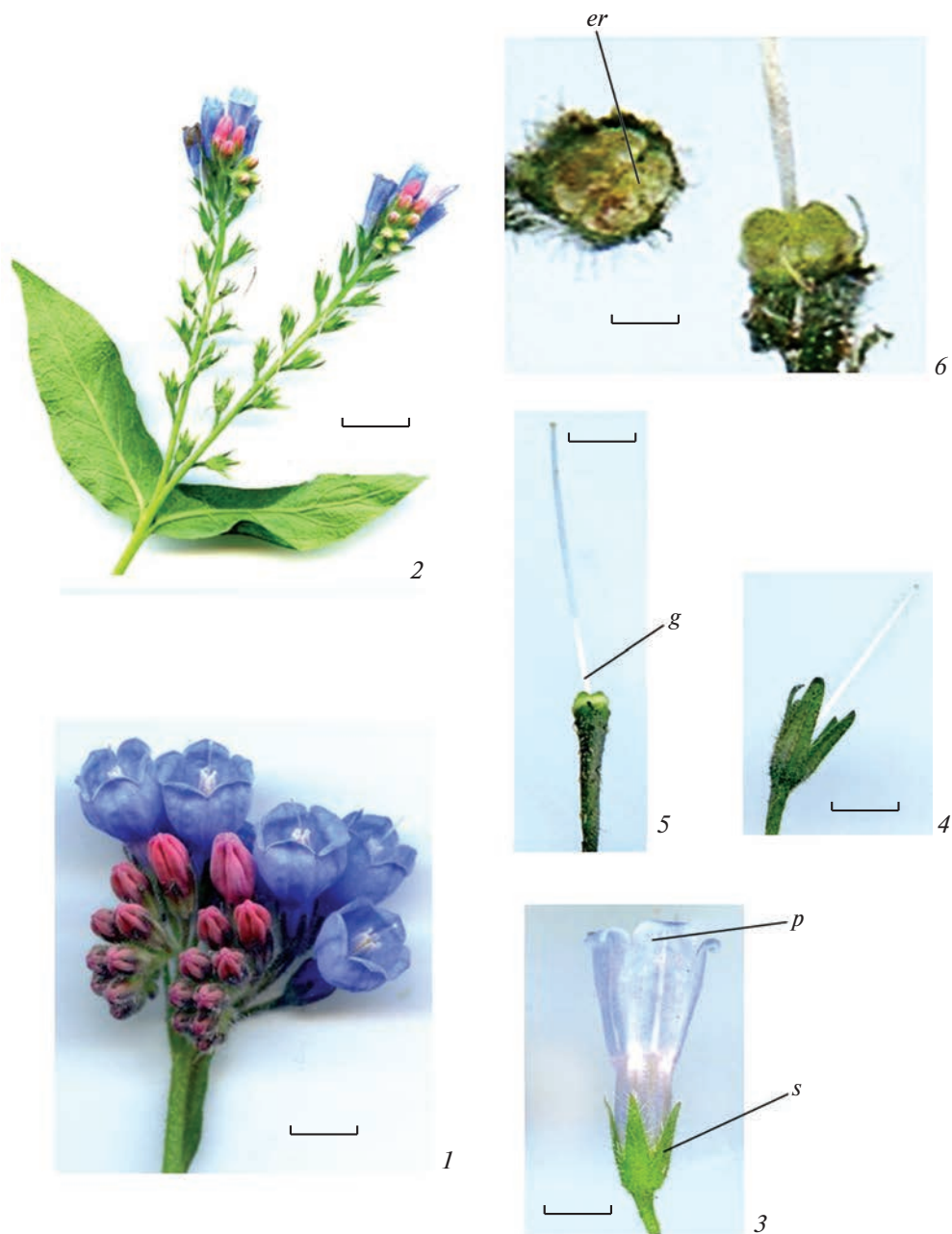


Рис. 1. Строение соцветия и цветка у *Symphytum asperum*

Строение соцветий: дихазий, представленный двойной извилиной, в которой видны бутоны и раскрывающиеся цветки (1), либо в нижней части развивающиеся плоды, а вверху еще бутоны (2). Строение цветка: во время цветения (3), после опыления (4, 5). 6 – плоды на ранней стадии развития, в которых видны 4 формирующихся эрема одинаковых размеров. *er* – эрем, *g* – гинецей, *p* – лепесток, *s* – чашелистик. Масштабная линейка, мм: 1.

Fig. 1. Structure of inflorescence and flower in *Symphytum asperum*.

The structure of inflorescences: dichasium represented by a double bostryx, which contains buds and opening flowers (1), or developing fruits in the lower part and still buds at the top (2). Flower structure: during flowering (3), after pollination (4, 5). 6 – fruits at an early stage of development, with 4 forming eremi of the same size are visible. *er* – eremus (“nutlet”), *g* – gynoecium, *p* – petal, *s* – sepal. Scale bar, mm: 1.

формируются 10 коллатеральных проводящих пучков, от которых отходят пучки в элементы цветка (рис. 3, 1). Как мы уже отмечали, завязь в основании сростается с элементами венчика, ча-

шечки, андроея и нектарного диска. На уровне синасцидиатной зоны сростание завязи с окружающими элементами цветка происходит только наполовину, при этом с завязью полностью объ-

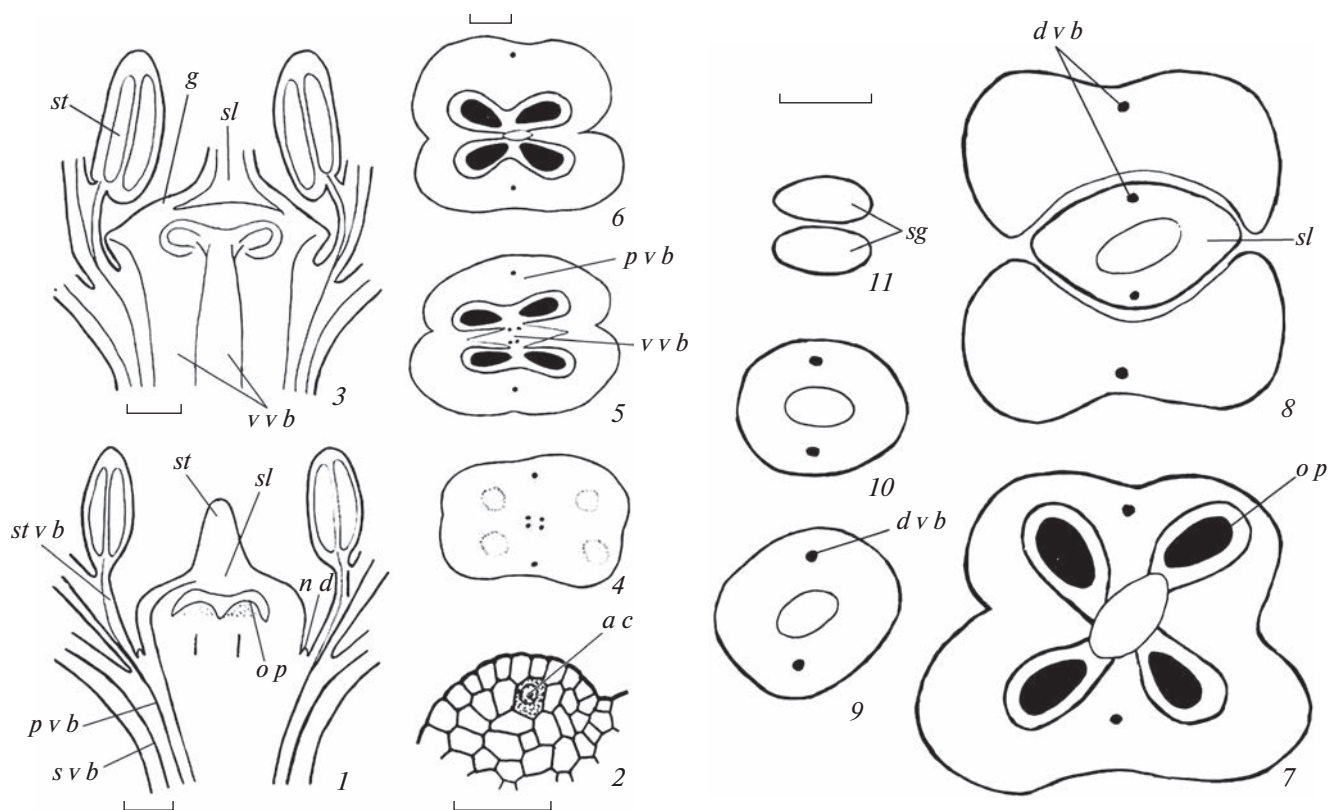


Рис. 2. Строение гинецея во время формирования плацент и примордиев семязачатков у *Symphytum asperum* (1, 3 – продольные срезы, 2, 4–6 – поперечные срезы).

1 – строение гинецея во время формирования плацент (сагиттальный срез в плоскости одного плодолистика); 2 – заложение примордия семязачатка на плаценте, дифференциация археспория; 3 – строение гинецея во время формирования примордиев семязачатков (фронтальный срез в плоскости двух плодолистиков); 4 – основание гинецея, видны контуры гнезд; 5 – нижняя часть завязи на уровне синасцидиатной зоны, видна септа 1-го типа, с дорзальной стороны плодолистиков начинается образование выемки; 6 – нижняя часть завязи на уровне симпликатной зоны и основания столбика. *ac* – археспориальная клетка, *dvb* – дорзальный проводящий пучок; *g* – гинецей, *nd* – нектарный диск, *op* – примордий семязачатка, *pvb* – проводящий пучок лепестка, *sg* – рыльце, *sl* – столбик, *st* – тычинка, *stvb* – проводящий пучок тычинки, *svb* – проводящий пучок чашелистика, *vvb* – вентральный проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: 1, 3–6 – 10, 2 – 30.

Строение гинецея во время формирования плацент и примордиев семязачатков у *Symphytum asperum* (7–11 – поперечные срезы) (продолжение).

7 – средняя часть завязи, контуры столбика повторяют форму септы 1-го типа; 8 – верхняя часть завязи, столбик принимает ромбовидную форму (начинают выделяться выемки как между обоими плодолистиками, так и в центре каждого плодолистика в области дорзального пучка); 9, 10 – изменение формы столбика от ромбовидной до овальной при переходе от средней части к верхней; 11 – дистальная часть гинецея, представленная двумя лопастями рыльца. *dvb* – дорзальный проводящий пучок; *op* – примордий семязачатка, *sg* – рыльце, *sl* – столбик. Масштабные линейки, мкм: 10.

Fig. 2. Gynoecium structure during formation of placentae and ovular primordia in *Symphytum asperum* (1, 3 – longitudinal sections, 2, 4–6 – transverse sections).

1 – gynoecium structure during formation of placentae (sagittal section in the plane of one carpel); 2 – initiation of an ovular primordium on the placenta, differentiation of archesporium; 3 – gynoecium structure during formation of ovular primordia (frontal section in the plane of two carpels); 4 – gynoecium base, contours of locules are visible; 5 – lower part of ovary at the level of the synasciadiate zone, the septum of the 1st type is visible, formation of a notch begins from the dorsal side of the carpels; 6 – lower part of ovary at the level of the symplicate zone and the style base. *ac* – archesporial cell, *dvb* – dorsal vascular bundle; *g* – gynoecium, *nd* – nectary disc, *op* – ovular primordium, *pvb* – petal vascular bundle, *sg* – stigma, *sl* – style, *st* – stamen, *stvb* – stamen vascular bundle, *svb* – sepal vascular bundle, *vvb* – ventral vascular bundle. Scale bars, μm : 1, 3–6 – 10, 2 – 30. Gynoecium structure during formation of placentae and ovular primordia in *Symphytum asperum* (7–11 – transverse sections) (continued).

7 – middle part of the ovary, the style contours repeat the shape of the septum of the 1st type; 8 – upper part of the ovary, the style takes a diamond shape (notches begin to separate between both carpels and in the center of each carpel in the area of the dorsal bundle); 9, 10 – changing the style shape from diamond-shaped to oval in the transition from the middle part of the style to the top; 11 – distal part of gynoecium represented by two lobes of stigma. *dvb* – dorsal vascular bundle, *op* – ovular primordium, *sg* – stigma, *sl* – style. Scale bars, μm : 10.

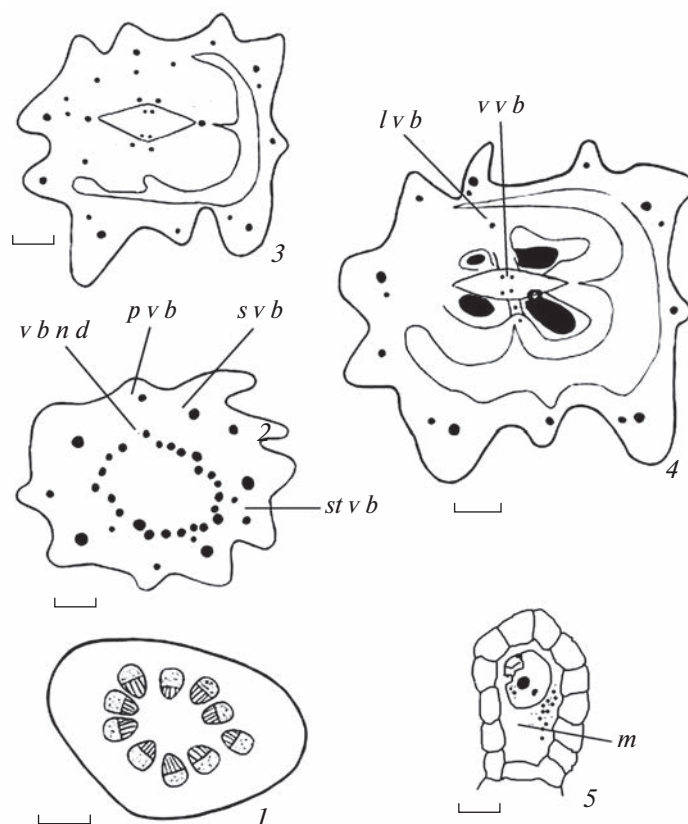


Рис. 3. Строение гинецея во время формирования семязачатков у *Symphytum asperum* (поперечные срезы).

1 – строение эустелы цветоножки, формируются 10 коллатеральных проводящих пучков, от которых отходят пучки в элементы цветка; 2 – срастание завязи в основании с элементами венчика, чашечки, андроецея и нектарного диска, число пучков под завязью увеличивается почти вдвое; 3, 4 – нижняя часть завязи на уровне синасцидиатной зоны: видны контуры гнезд и септы 1-го типа, срастание завязи с окружающими элементами цветка происходит только наполовину, при этом с завязью полностью объединяется только нектарный диск (3); видны семязачатки, срастание завязи с окружающими элементами цветка частичное, с дорзальной стороны плодолистиков продолжается увеличение размеров выемки, а напротив ее от септы 1-го типа начинают отходить септы 2-го типа (4); 5 – мегаспороцит в окружении нуцеллуса tenuinucellate семязачатка. *d v b* – дорзальный проводящий пучок; *m* – мегаспороцит, *p v b* – проводящий пучок лепестка, *st v b* – проводящий пучок тычинки, *s v b* – проводящий пучок чашелистика, *v b n d* – проводящий пучок нектарного диска, *v v b* – ventральный проводящий пучок. Масштабная линейка, мкм: 10.

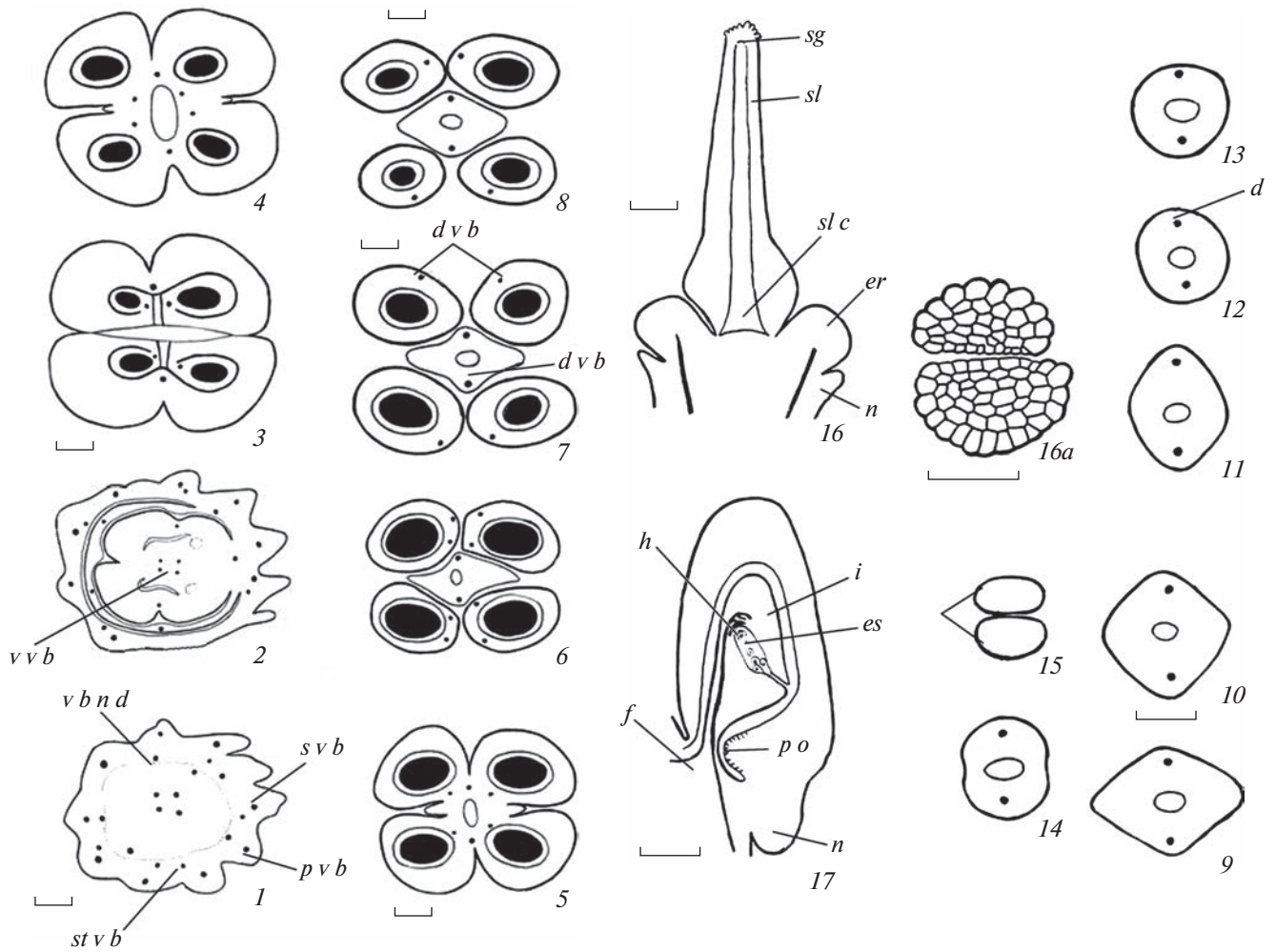
Fig. 3. Gynoecium structure during formation of ovules in *Symphytum asperum* (transverse sections).

1 – structure of the pedicel eustele, 10 collateral vascular bundles are forming, from which bundles extend into the flower elements; 2 – the ovary fuses at the base with the elements of corolla, calyx, androecium and nectary disc, the number of bundles under the ovary almost doubles; 3, 4 – lower part of the ovary at the level of the synasciadiate zone: the contours of the locules and the septum of the 1st type are visible, the ovary fuses with surrounding elements of the flower only halfway, while only the nectary disc is fully merged with the ovary (3); ovules are visible, the fusion of the ovary with surrounding elements of the flower is partial; on the dorsal side of the carpels, the notch continues to increase, and opposite it, the septa of the 2nd type begin departing from the septum of the 1st type (4); 5 – megasporocyte surrounded by nucellus of tenuinucellate ovule. *d v b* – dorsal vascular bundle; *m* – megasporocyte, *p v b* – petal vascular bundle, *st v b* – stamen vascular bundle, *s v b* – sepal vascular bundle, *v b n d* – vascular bundle of nectary disc, *v v b* – ventral vascular bundle. Scale bar, μm : 10.

единяется только нектарный диск (рис. 3, 3). Чуть выше срастание завязи с окружающими элементами цветка частичное (рис. 3, 4). Число пучков под завязью увеличивается почти вдвое (рис. 3, 1). Хотя тычиночные нити на большем протяжении срастаются с лепестками, из цветоножа в тычинки идут самостоятельные пучки. Вascularное снабжение гинецея обеспечивается двумя группами пучков: периферическими и центральными. Медианные крупные периферические пучки ста-

новятся дорзальными, а центральные – вентральными (рис. 2, 1, 3; 3, 2).

Гинецей перед опылением. В период окончательного формирования семязачатков и возникновения в них зрелых зародышевых мешков (строение типичное – яйцеклетка, 2 синергиды, центральная клетка с двумя полярными ядрами, 3 антиподы; последние находятся на стадии разрушения) (рис. 4, 17) структурные характеристики гинецея в целом сохраняются. Идентифици-



руется срастание завязи в основании с элементами венчика, чашечки, андроеца и нектарного диска, при этом на уровне синасцидиатной зоны это срастание частичное, хотя элементы чашечки, венчика и андроеца остаются слитыми (рис. 4, 1, 2).

Перед опылением в нижней части завязи септы 2-ого типа, отошедшие от септы 1-го типа, продолжают срастаться со стенкой завязи с дорзальной стороны. Это сопровождается увеличением размеров выемки с постепенным смещением дорзального проводящего пучка внутрь (рис. 4, 3). В стенке завязи в области проводящего пучка образуются 4 тяжа небольших тонкостенных клеток. Затем происходит расщепление этих тяжей и дорзального проводящего пучка пополам, начиная с верхней части завязи, подобно локублицидному вскрыванию синкарпных коробочек. Септы 2-го типа постепенно заканчивают расти вверх и, подобно шторкам или вставкам, соединяют раскрытые вентральные края с дорзальными половинками стенки завязи в каждом плодолистике, входя в дальнейшем в состав пло-

довой оболочки одногнездных эремов. Симпликатная зона при этом разбивается на 4 компартмента. Пары геми-кампилотропных (унитегмальных, tenuinucellатных, с фуникулусом и гипостазой) семязачатков располагаются в центре, как на центрально-угловых плацентах, и между ними формируется будущий цикатрикс.

Асимпликатная зона представлена верхней частью завязи и столбиком. Столбик погружен до границы синасцидиатной и симпликатной зон (рис. 4, 16). На поперечном срезе столбик повторяет форму базальной септы с 4-лучевой структурой и, вероятно, организует рост септ 2-го типа в границах завязи. На уровне симпликатной зоны основание столбика полностью срастается с тканями завязи (рис. 4, 4), выше его сегменты с вентральной стороны становятся свободными (рис. 4, 5). На уровне верхней части завязи столбик становится свободным и принимает ромбовидную форму (рис. 4, 6–8). При переходе от средней части столбика к верхней происходит изменение его формы от ромбовидной до овальной (рис. 4, 9–14). Дистальную часть гинецея занима-

Рис. 4. Строение гинецея перед опылением у *Symphytum asperum* (поперечные срезы).

1 — срастание завязи в основании с элементами венчика, чашечки, андроцея и нектарного диска, в завязи видны только дорзальные и вентральные пучки; 2 — нижняя часть завязи на уровне синасцидиатной зоны: видны контуры гнезд, срастание завязи с окружающими элементами цветка частичное, при этом элементы чашечки, венчика и андроцея остаются слитыми, с дорзальной стороны плодолистиков продолжается увеличение размеров выемки с постепенным смещением дорзального проводящего пучка внутрь стенки завязи; 3 — нижняя часть завязи, видна септа 1-го типа, отошедшие от которой септы 2-го типа срastaются со стенкой завязи с дорзальной стороны; 4, 5 — нижняя часть завязи на уровне симпликатной зоны: основание столбика полностью срastaется с тканями завязи (4), грани столбика с вентральной стороны становятся свободными (5); 6–8 — верхняя часть завязи, столбик становится свободным от завязи и принимает ромбовидную форму. *d v b* — дорзальный проводящий пучок, *p v b* — проводящий пучок лепестка, *st v b* — проводящий пучок тычинки, *s v b* — проводящий пучок чашелистика, *v b n d* — проводящий пучок нектарного диска, *v v b* — вентральный проводящий пучок. Масштабная линейка, мкм: 10.

Строение гинецея перед опылением у *Symphytum asperum* (поперечные срезы) (продолжение).

9–14 — изменение формы столбика от ромбовидной до овальной при переходе от средней части к верхней; 15, 15a — лопасти рыльца, клетки наружной эпидермы папилловидной формы; 16 — гинецей перед опылением (фронтальный срез в плоскости двух плодолистиков), виден канал и рыльце; 17 — строение формирующихся эремов (сагиттальный срез в плоскости одного плодолистика), виден семязачаток с фуникулусом, плацентарный obturator, нектарник и полость в верхней части завязи, которая располагается под столбиком и соединяется с гнездами формирующихся эремов. *d v b* — дорзальный проводящий пучок; *e s* — зародышевый мешок, *er* — эрем, *f* — фуникулус, *h* — гипостаза, *i* — интегумент, *n* — нектарник, *p o* — плацентарный obturator, *sg* — рыльце, *sl* — столбик, *sl c* — канал столбика. Масштабная линейка, мкм: 10.

Fig. 4. Gynoecium structure before fertilization in *Symphytum asperum* (transverse sections).

1 — fusion of the ovary at the base with the elements of corolla, calyx, androecium and nectary disc, only dorsal and ventral bundles are visible in the ovary; 2 — lower part of the ovary at the level of the synascidiate zone: the contours of the locules are visible, the fusion of the ovary with surrounding flower elements is partial, while the elements of the calyx, corolla and androecium remain fused; on the dorsal side of the carpels, the notch continues increasing with a gradual displacement of the dorsal vascular bundle into the ovary wall; 3 — lower part of the ovary, the septum of the 1st type is visible, the septa of the 2nd type have departed from it and fuse with the ovary wall on the dorsal side; 4, 5 — lower part of the ovary at the level of the symplicate zone: the style base is completely fused with the ovary tissues (4), the edges of the style on the ventral side become free (5); 6–8 — upper part of the ovary, the style becomes free from the ovary and takes a diamond shape. *d v b* — dorsal vascular bundle, *p v b* — petal vascular bundle, *st v b* — stamen vascular bundle, *s v b* — sepal vascular bundle, *v b n d* — vascular bundle of nectary disc, *v v b* — ventral vascular bundle. Scale bar, μm : 10.

Gynoecium structure before fertilization in *Symphytum asperum* (transverse sections) (continued).

9–14 — change in the style shape from diamond-shaped to oval in the transition from the middle part to the top; 15, 15a — stigma lobes, papilloid cells of outer epiderm; 16 — gynoecium before pollination (frontal section in the plane of two carpels), canal and stigma are visible; 17 — the structure of emerging eremus (sagittal section in the plane of one carpel), the ovule with funiculus, the placental obturator, nectary and cavity in the ovary upper part located under the style and connected to the locules of the emerging eremi, are visible. *d v b* — dorsal vascular bundle; *e s* — embryo sac, *er* — eremus, *f* — funiculus, *h* — hypostase, *i* — integument, *n* — nectary, *p o* — placental obturator, *sg* — stigma, *sl* — style, *sl c* — style channel. Scale bar, μm : 10.

ет головчатое рыльце, которое является раздвоенным. Подобное строение рыльца с вильчато раздвоенными лопастями при наличии длинного гинобазического столбика было описано у *Prunella vulgaris* из сем. Lamiaceae (Godin et al., 2020). Проведенное нами исследование показало, что у *S. asperum* обе лопасти покрыты папилловидными клетками наружной эпидермы (рис. 4, 15, 15a).

Границей между симпликатной и асимпликатной зонами является наличие единой полости в верхней части завязи, которая располагается под столбиком и соединяется с гнездами формирующихся эремов. В эту полость выходит канал столбика, по которому растут пыльцевые трубки в направлении плацентарного obturatorа и далее микропиле семязачатков (рис. 4, 17). Вascularное снабжение гинецея продолжает обеспечиваться дорзальными и вентральными проводящими пучками (рис. 4, 1–7), при этом дорзальные пучки выявляются на всем протяжении столбика до границы его канала с лопастями рыльца (рис. 4, 1–13).

Гинецей, трансформирующийся в плод. После опыления и оплодотворения происходит оформ-

ление эремов. Плоды на ранних стадиях мало различаются в зависимости от положения в соцветии. В них, как правило, видны 4 формирующихся эрема одинаковых размеров (рис. 1, б). Однако, в дальнейшем не все эремы развиваются. Уже на ранних стадиях эндоспермо- и эмбриогенеза происходят различные нарушения и большая часть эремов (наблюдались случаи разрушения всех эремов ценобия) дегенерирует.

Проведенное нами исследование показало, что число цветков в одном соцветии может достигать 55–60, т.е. должно было бы сформироваться 220–240 эремов. Но зрелых эремов развивается только 5–10. Созревают эремы, в которых, вероятно, нормально прошли процессы опыления и оплодотворения в период массового цветения, преимущественно в средней части соцветия (рис. 5, 1). На начальных, так же как и на последних, стадиях цветения завязывание плодов, вероятно, ограничено отсутствием оптимальных условий. Обычно в ценобии формируются не 4, а 1–2 крупных эрема, которые занимают либо все гнездо каждого плодолистика (2 эрема — рис. 5, 2; 6, 2), либо пространство обоих плодолистиков

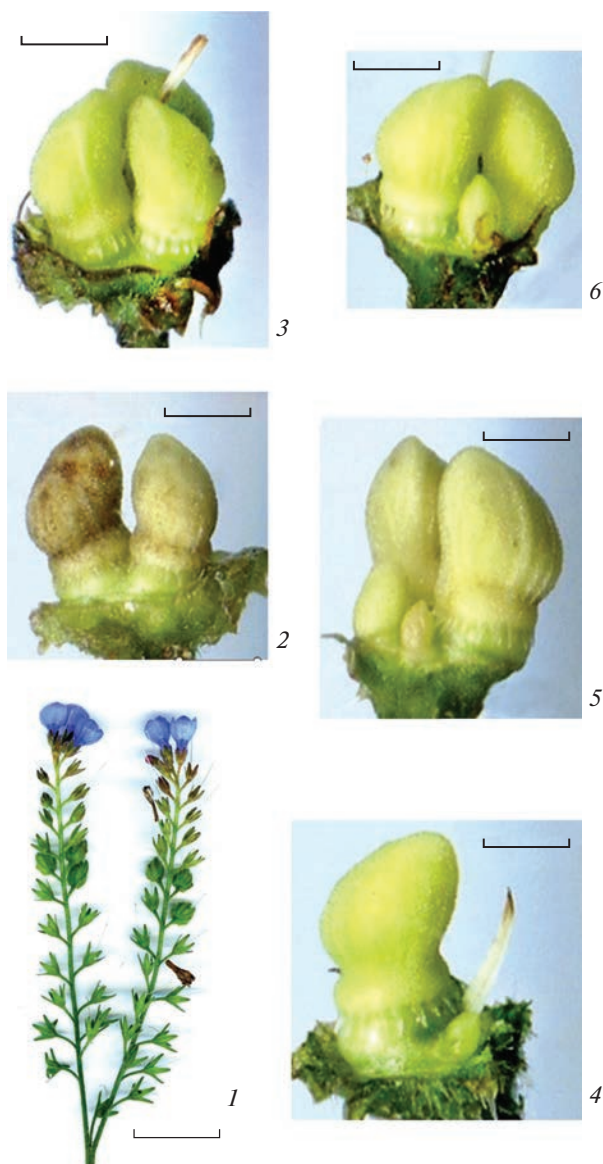


Рис. 5. Строение созревающих плодов и формирующихся эремов у *Symphytum asperum*.

1 – созревающие плоды и сохраняющиеся бутоны в верхней части соцветия; 2–6 – строение и число эремов в ценобии: два (2) или три (3) эрема одинаковых размеров, один крупный и один, остановившийся в развитии (4) эремы, два крупных и два небольших размеров эрема (5), два крупных и один маленький эремы (6). Масштабная линейка, мм: 1.

Fig. 5. Structure of ripening fruits and remaining buds in the upper part of inflorescence; 2–6 – structure and number of eremi in the coenobia: two (2) or three (3) eremi of the same size, one large and one stopped in development (4) eremi, two large and two small eremi (5), two large and one small eremi (6). Scale bar, mm: 1.

(один эрем – рис. 6, 3). В ценобии могут сохраниться три эрема одинаковых размеров (рис. 5, 3), один крупный эрем и один маленький, еще не по-

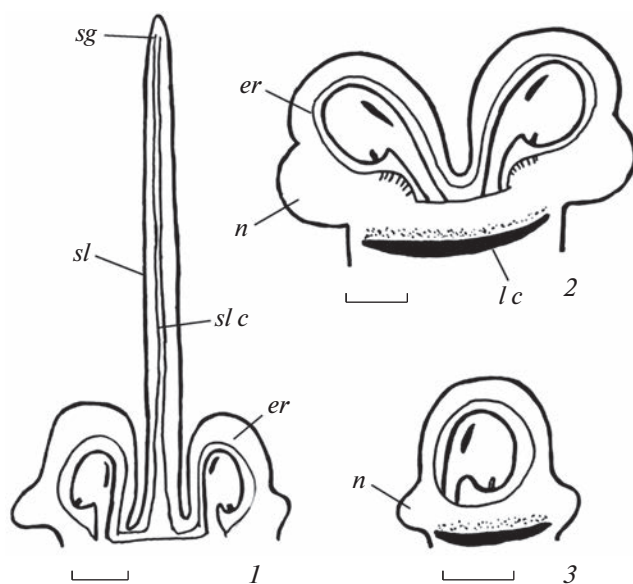


Рис. 6. Строение формирующихся эремов у *Symphytum asperum*.

1 – два формирующихся эрема, под столбиком располагается полость, которая соединяется с гнездами; 2, 3 – строение и число развивающихся эремов: два, одинаковых размеров (2) и один крупный, занимающий пространство обоих плодолистиков (3), показана зона отрыва эремов от карпобазиса из лигнифицированных клеток. *er* – эрем, *lc* – лигнифицированные клетки, *n* – нектарник, *sg* – рыльце, *sl* – столбик, *slc* – канал столбика. Масштабная линейка, мкм: 20.

Fig. 6. The structure of emerging eremi in *Symphytum asperum*.

1 – two emerging eremi, a cavity under the style, connected to the locules; 2, 3 – structure and number of developing eremi: two of the same size (2) and one large, occupying the space of both carpels (3), the zone of the eremi detachment from carpobasis, presented by lignified cells is shown. *er* – eremus, *lc* – lignified cells, *n* – nectary, *sg* – stigma, *sl* – style, *slc* – style channel. Scale bar, μm : 20.

терявший связь со столбиком (рис. 5, 4), два крупных и два небольших размеров эрема (рис. 5, 5), два крупных эрема и один маленький (рис. 5, 6). В течение длительного времени вблизи формирующихся эремов наблюдаются остановившиеся в развитии эремы. Поэтому можно легко установить число эремов в ценобии, которые стали развиваться после опыления. В зависимости от того, сколько эремов сохраняется в ценобии, нектарный диск может целиком окружать эрем (остается только один крупный) либо его кольцо может быть сегментировано на части и не полностью окружать эремы (2–3).

Столбик, как правило, существует во время ранних стадий эмбриогенеза, после чего эремы в большей части становятся раздельными. Ранее мы указывали, что до оплодотворения между симпликатной и асимпликатной зонами формируется полость, которая располагается под столбиком и соединяется с гнездами формирующихся

эремов. В эту полость выходит канал столбика, по которому растут пыльцевые трубки в направлении семязачатков. Эта полость хорошо выражена и после оплодотворения до тех пор, пока функционирует столбик (рис. 6, 1). Механизмы разделения эремов и столбика в нижней части не изучены. Можно предположить, что именно длительное существование столбика после опыления позволяет создать защитные слои, которые закрывают полость, соединяющую столбик с каждым эремом. Исследование показало, что в области разделения формируется ткань из крупных клеток, заполненных крахмалом. Под ними находятся 4–5 тяжёлых брахисклерейд (рис. 6, 2). Подобный механизм образования защитных слоев клеток характерен для листьев, в которых происходят различные повреждения. В область надреза начинает поступать фитогормон ауксин, под действием которого происходит дедифференциация окружающих клеток постоянных тканей и образуется раневая меристема. В дальнейшем на ее основе формируется механическая ткань, представленная склереидами. Последние закрывают пораженную часть, защищая растение от проникновения различных микроорганизмов (Medvedev, Sharova, 2011).

Изучаются вопросы отрыва эремов от карпобазиса. Существует точка зрения, что они отрываются по кольцевидному отделительному слою (Kaden, Zakalukina, 1965; Plisco, 2010a). Наше исследование показало, что в основании эремов формируется многослойная ткань, представленная мелкими тонкостенными клетками. Под ней в виде кольца возникает особая склеренхимная ткань из 2–3 слоев, образованная крупными клетками с лигнифицированными стенками (рис. 6, 2, 3). По мере созревания эремов происходит обезвоживание и уменьшение размеров этих клеток. Сжатие лигнифицированных клеток приводит к разрушению вышележащих мелких клеток, а затем к отрыву эремов, что напоминает особый случай неспециализированного вскрывания.

ОБСУЖДЕНИЕ

Строение и тип гинецея у представителей семейств, относящихся к порядкам Boraginales (Boraginaceae, Cordiaceae, Ehretiaceae, Nopalestigmataceae, Hydrophyllaceae, Wellstediaceae) и Lamiales (Callitrichaceae, Lamiaceae, Verbenaceae) и характеризующихся плодами-ценобиями, дискутируются в литературе. Тип гинецея идентифицируют как синкарпный (Kaden, Zakalukina, 1965; Plisco, 2010a, b, d; Godin et al., 2023) или паракарпный (Takhtajan, 1997; Plisco, 2010c). В ряде случаев он не определен. Для представителей сем. Hydrophyllaceae указывают на наличие 2 плодолистиков, преимущественно одногнездную завязь с 2 париетальными плацентами (Hutchinson, 1973; Vasile et al.,

2021). По данным Gottschling et al. (2014) и Vasile et al. (2021), 2 плодолистика гинецея возникают как автономные. Затем они объединяются вдоль краев, и в основании возникает синасцидиатная зона за счет образования септы при срастании завернутых краев плодолистиков. Наше исследование показало, что гинецей *Symphytum asperum* из сем. Boraginaceae является с самого начала синкарпным. Для него характерно наличие базальной септы в синасцидиатной зоне и расположение семязачатков на центрально-угловых плацентах.

Прежде чем обсудить природу септ в плодах-ценобиях, рассмотрим более подробно особенности формирования сутур, септ и их разнообразие. Применительно к гинецею септы (лат. *septum* — перегородка) — это, прежде всего, перегородки разного происхождения, которые разделяют завязь на определенное число изолированных полостей, или гнезд, соответствующих, как правило, числу объединяющихся плодолистиков. Сутуры (лат. *sutura* — шов), или комиссуры (лат. *commissura* — спайка) — это швы, вдоль которых располагаются семязачатки. В апокарпном гинецею они образуются конгенитально в асцидиатной зоне пельтатного плодолистика либо в пликатной зоне в результате постгенитального срастания вентральных краев отдельного плодолистика. В синкарпном гинецею сутуры, образующиеся при объединении смежных плодолистиков адаксиальными сторонами, обычно дорастают до центра завязи и там срастаются либо конгенитально (синасцидиатная зона) либо постгенитально в ходе сближения и последующего совершенного или несовершенного срастания (симпликатная зона), образуя перегородки. Синкарпные сутуры, как правило, хорошо дифференцированы на 3 части: базальную (входящую в состав стенки завязи при полном срастании краев), среднюю (вытянутую в виде ножки, именно за счет этой части создается разная протяженность сутур, в результате чего возникает полная или частичная септированность) и апикальную (имеющую форму стрелы, на боковых сторонах кончика которой дифференцируются плаценты), направленную к центру. Сутуры в большей части паракарпного гинецея нельзя называть септами. В них обычно выделяется базальная часть (на ее боковых сторонах дифференцируются плаценты), слабо выражена средняя часть, а апикальная часть обычно не развита, при этом в области шва выявляется выемка в направлении стенки завязи (Shamrov, 2013, 2020b).

В ходе морфогенеза в ценокарпном и даже апокарпном (полимерно-апокарпном) типах при наличии столбика формируются 2 модификации септ: базальные и апикальные (последний термин предложил Hartl, 1962). Базальные (септы 1-го типа) возникают конгенитально в нижней части

завязи, главным образом в синасцидиатной области. На этом уровне пространство завязи подразделяется на гнезда, что соответствует числу плодолистиков. Апикальные септы (септы 3-го типа) образуются постгенитально в верхней части завязи за счет сближения сатур и сокращения протяженности краев плодолистиков до размеров канала столбика; плаценты в этой части завязи отсутствуют или они стерильные.

В синкарпном и паракарпном типах гинцея над синасцидиатной зоной могут формироваться септы третьей модификации — медианные (септы 2-го типа). Они различаются по происхождению, строению и предназначению. В симпликатной зоне синкарпного типа в ходе постгенитального развития сатуры сближаются в центростремительном направлении, не достигая центра (открытая симпликатная зона). Это приводит к возникновению в этой области неполных септ, но при этом в сатурах хорошо выявляются апикальная и средняя части, а семязачатки на угловых плацентах удалены от стенки завязи. В других случаях в ходе сближения сатуры дорастают до центра завязи и там объединяются постгенитально (закрытая симпликатная зона), формируя полные септы. Образование септ осуществляется, прежде всего, за счет интеркалярного роста средних частей сатур, что позволяет “выносить” плаценты с семязачатками в центр завязи. Важную роль в этом процессе играют локальные периклиналильные деления клеток эпидермы кончика апикальной стреловидной части сатуры (*Juncus filiformis* L. из сем. Juncaceae — Shamrov et al., 2012).

У некоторых растений описано постгенитальное формирование перегородок в паракарпном гинцее (фрагмокарпный тип — Bobrov et al., 2009). Их образование объясняют разрастанием плацент к центру гинцея и последующим объединением (Puri, 1954; Hue et al., 2007). Однако в этом случае наблюдается пролиферация клеток (как эпидермальных, так и глубже лежащих) в области сатур, как например у *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. из сем. Brassicaceae (Shamrov, Tsarev, 2016). Возникает особая перегородка, или реплум, без участия плацент. Очень подробно процесс образования перегородки (также за счет периклиналильных делений эпидермальных клеток в месте срастания сатур) был описан в гинцее у *Gratiola officinalis* L. и *Verbascum thapsiforme* Schrad. из сем. Scrophulariaceae (Hartl, 1956).

Особые варианты формирования септ были обнаружены в гинцее представителей сем. Cucurbitaceae. У *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray паракарпный гинцей состоит из 2 плодолистиков. Его строение имеет зональность (рис. 7, 3–5). В основании формируется синасцидиатная зона (рис. 7, 3). Чуть выше видна гемисинасцидиатная зона, в центре которой формирует-

ся щель в результате неполного конгенитального срастания плодолистиков (рис. 7, 4). Обе эти зоны составляют примерно 1/4 часть высоты завязи. Большая часть завязи демонстрирует гемисимпликатное состояние (рис. 7, 5). В гинцее создаются перегородки трех типов. В синасцидиатной области конгенитально возникает базальная септа (септа 1-го типа) и пространство завязи подразделяется на 2 гнезда, что соответствует числу плодолистиков (рис. 7, 3). Септы 2-го типа возникают в каждом гнезде. Они, как выросты базальной септы, отходят от центра завязи и срастаются со стенкой завязи с дорсальной стороны (рис. 7, 4). Септа 3-го типа образуется в гемисимпликатной зоне (рис. 7, 5) в результате активизации делений клеток средних частей паракарпных сатур и последующего их смыкания в центре. Таким образом, в основании гинцея *E. lobata* создается 4-гнездность за счет септ 1-го и 2-го типов (рис. 7, 3; 8, 4). В средней и верхней частях завязи гинцея является 2-гнездным (септы 3-го типа). Семязачатки закладываются в основании и располагаются в каждом гнезде вдоль завязи. Формируются 4 анатропных семязачатка (семени) по одному в гнезде. Семязачатки оказываются базальными, но их место прикрепления находится сбоку, в месте смыкания смежных плодолистиков и образования сатур. В ряде случаев наблюдалось формирование плода из 3 плодолистиков, что характерно для многих представителей семейства тыквенных. Однако даже при участии 3 плодолистиков в основании плода создается 4-гнездность, а не 6-гнездность и образуются всего 4 семени (рис. 8, 5, 6). При этом только в одном из плодолистиков возникает септа 2-го типа (рис. 8, 6). Что касается плацентации, то у *E. lobata* она является париетальной (Shamrov, original data). Эта точка зрения согласуется с результатами исследований ряда авторов (Puri, 1954; Matienko, 1969). Перегородку в завязи тыквенных рассматривают обычно как ткань плацентарного происхождения (Matienko, 1969), возможно, образованную дериватами плацентарных проводящих пучков (Devyatov, 2012).

Мы уже отмечали, что в синасцидиатной области *E. lobata* конгенитально возникает септа 1-го типа и пространство завязи подразделяется на 2 гнезда. Септы 2-го типа возникают в каждом гнезде как выросты базальной септы, которые отходят от центра и срастаются со стенкой завязи с дорсальной стороны. Семязачатки закладываются в основании и располагаются на париетальных плацентах. В заключение отметим, что у *E. lobata* внутренняя эпидерма стенки завязи образует волнокарпную сетчатую ткань (эндокарпий). Мезокарпий также волокнистый, но с более крупными ячейками. На экзокарпии имеются шипы (рис. 7, 1, 2). На поверхности плода формируются продольные бороздки, обычно их 10. Образуются сегменты: 8 узких и 2 широких на месте прохождения пере-

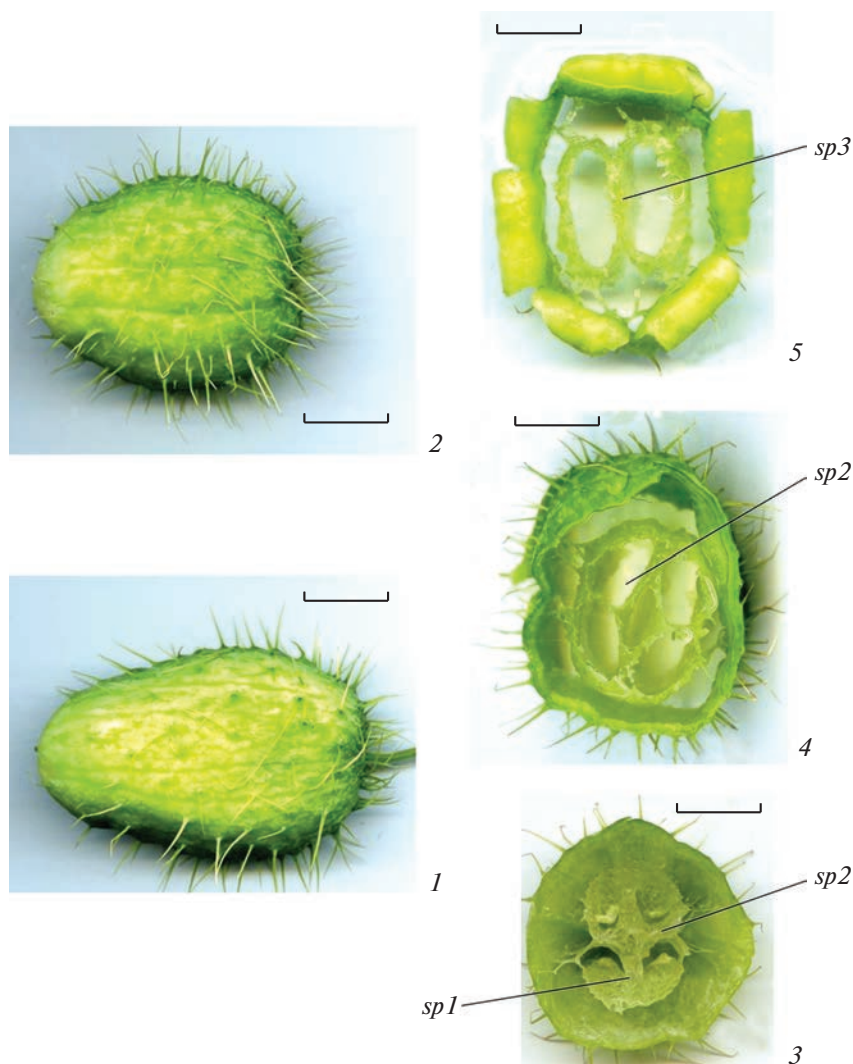


Рис. 7. Строение гинецея и созревающих плодов у *Echinocystis lobata*.

1, 2 – созревающие плоды; 3–5 – зональное строение гинецея: в основании формируется синасцидиатная зона, (3), чуть выше гемисинасцидиатная зона, в центре которой формируется щель в результате неполного конгенитального сращения плодолистиков (4), большая часть гинецея образована гемисимплекатной зоной (5), видна септа 3-го типа. *sp1* – септа 1-го типа, *sp2* – септа 2-го типа, *sp3* – септа 3-го типа. Масштабная линейка, мм: 1.

Fig. 7. Structure of gynoecium and ripening fruits in *Echinocystis lobata*.

1, 2 – ripening fruits; 3–5 – zonate structure of gynoecium: the synascidiate zone arising at the base, septa of the 1st and 2nd types are visible (3), a hemisyncidiate zone with a gap in the center is formed slightly higher as a result of incomplete congenital fusion of carpels (4), most of the gynoecium is formed by the hemisyncidiate zone (5), septum of the 3rd type is visible. *sp1* – septum of the 1st type, *sp2* – septum of the 2nd type, *sp3* – septum of the 3rd type Scale bar, mm: 1.

городец 2-го типа в каждом гнезде. Плод вскрывается сверху 6–10 отгибами (рис. 8, 1, 2). Еще внутри плода семена отрываются от фуникулуса и располагаются свободно в каждом гнезде. К моменту высвобождения из плода семян эндокарпий всех гнезд отрывается от крупных клеток мезокарпия, образуя подобие мешка. Однако при этом границы прохождения перегородок 1-го и 2-го типа остаются хорошо различимыми (рис. 8, 3).

У *Delosperma tradescantioides* (P. J. Bergius) L. Bolus (Aizoaceae) в строении гинецея проявляются признаки двух типов (синкарпного и пара-

карпного), особенно в характере плацентации. На сутурах в местах объединения вентральных краев двух смежных плодолистиков образуются 2 типа плацент: центрально-угловые в центре гинецея (как в синкарпном гинецее) и парietальные по периферии (как в паракарпном гинецее). Признаки синкарпного гинецея (наличие 5 истинных гнезд) выявляются на всем протяжении завязи, в то время как признаки паракарпного гинецея обнаруживаются только в средней расширенной части завязи (рис. 9, 1). В нижней части завязи обнаруживаются 10 гнезд, при этом 5 перегородок

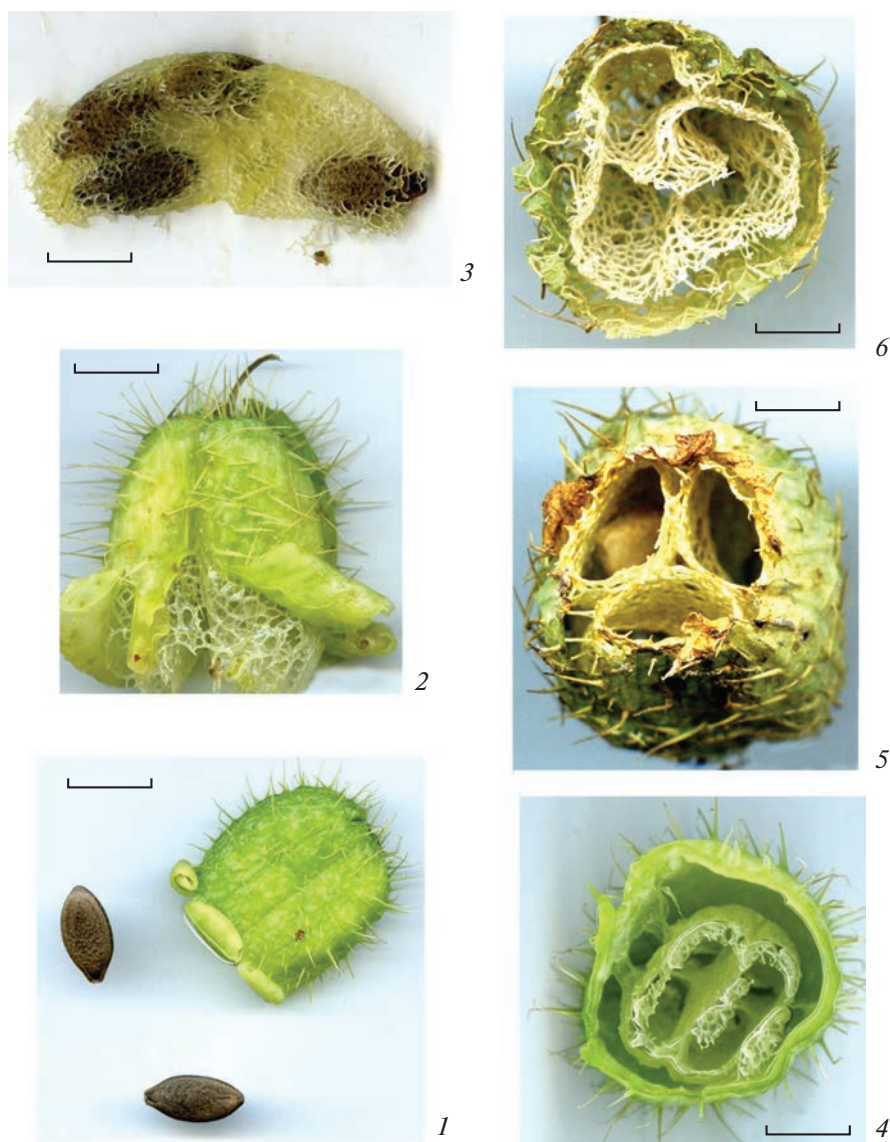


Рис. 8. Строение вскрывающегося плода у *Echinocystis lobata*.

1, 2 – вскрывающиеся плоды; 3 – перед высвобождением семян из плода эндокarpий всех гнезд отрывается от крупных клеток мезокарпия, образуя подобие мешка; 4–6 – в основании плодов создается 4-гнездность (4) или 3-гнездность (5, 6). Масштабная линейка, мм: 1.

Fig. 8. Structure of dehiscent fruits in *Echinocystis lobata*.

1, 2 – dehiscent fruits; 3 – before releasing the seeds from the fruit, the endocarp of all locules breaks away from large mesocarp cells, to form a kind of a bag; 4–6 – a 4-loculate (4) or a 3-loculate (5, 6) structure is formed at the fruit base. Scale bar, mm: 1.

являются истинными (синкарпными септами – септами 1-го типа), а другие 5 – дополнительными перегородками (септами 2-го типа), возникшими при постгенитальном срастании стерильных участков сур: коротких синкарпных сур от центра и более протяженных паракарпных сур от периферии (рис. 9, 2–4). В проксимальной области этой части завязи все плаценты являются стерильными, а семязчатки располагаются на границе со средней частью на фертильных центрально-угловых и парietальных плацентах. Функулусы семязчатков очень длинные, что поз-

воляет им располагаться не в поперечной, а в продольной плоскости, занимая стерильные зоны: семязчатки на центрально-угловых плацентах – нижнюю часть, а семязчатки на парietальных плацентах – верхнюю часть завязи. В средней (расширенной) части завязи сохраняются синкарпные септы, тогда как дополнительные перегородки исчезают, центрально-угловые плаценты становятся стерильными, а семязчатки располагаются на парietальных плацентах (рис. 9, 5, 6). При переходе от средней к верхней части завязи происходит исчезновение фертильных парие-

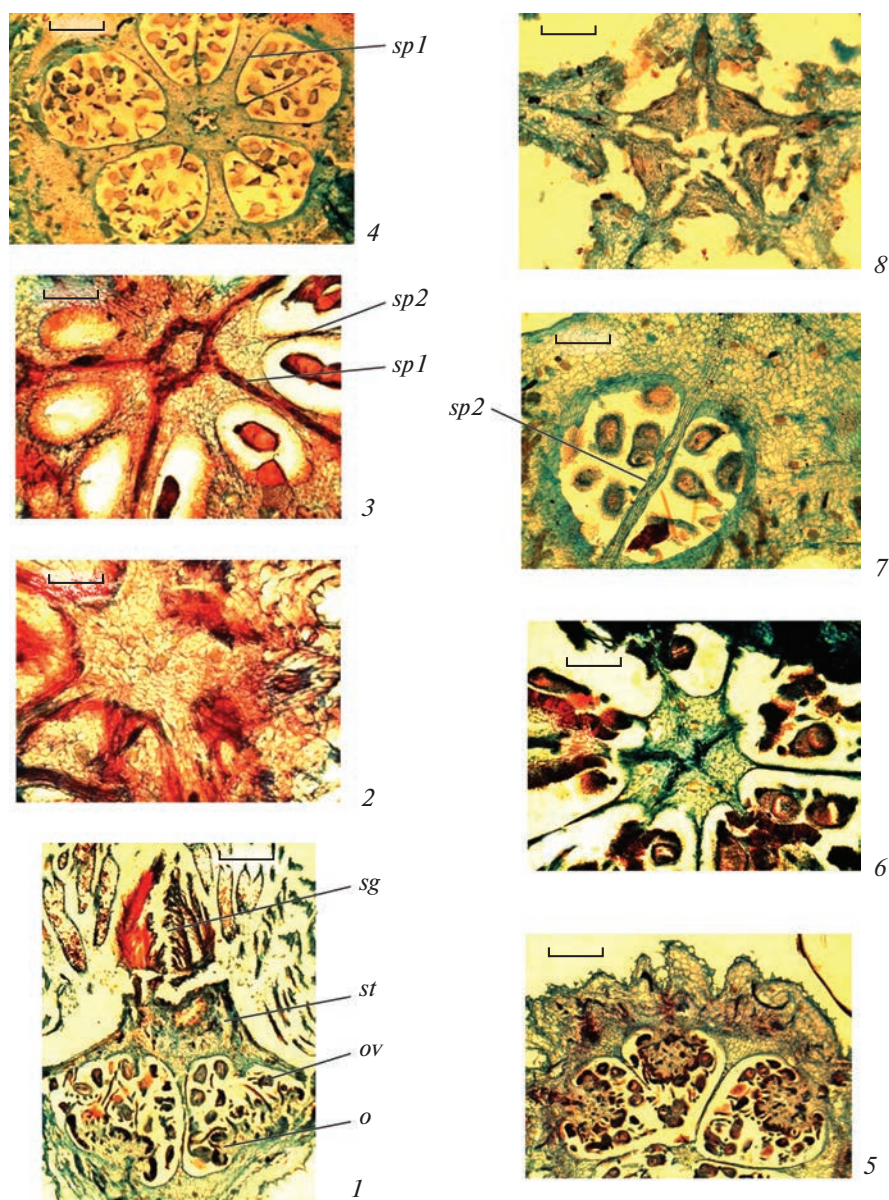


Рис. 9. Строение гинецея перед опылением у *Delosperma tradescantioides*.

1 – строение гинецея: завязь, столбик, рыльце, расположение семязачатков на плацентах; 2–4 – нижняя часть завязи, выявляются 10 гнезд, при этом 5 перегородок являются истинными (септами 1-го типа), а другие 5 – дополнительными перегородками (септами 2-го типа), возникшими при постгенитальном срастании стерильных участков коротких синкарпных суртур от центра и более протяженных паракарпных суртур от периферии, плаценты являются стерильными; 5, 6 – средняя часть завязи, семязачатки располагаются на центрально-угловых и, преимущественно, париетальных плацентах (5), видно формирование септ 2-го типа; 7 – переход от средней к верхней части завязи, происходит исчезновение фертильных париетальных плацент, вновь появляются дополнительные перегородки, а плаценты, как париетальные, так и центрально-угловые, становятся стерильными; 8 – верхняя часть завязи, видны стреловидные выросты наружных стенок гнезд, в центре формируется канал. *o* – семязачаток, *ov* – завязь, *sg* – рыльце, *sp1* – септа 1-го типа, *sp2* – септа 2-го типа, *st* – столбик. Масштабная линейка, мкм: 1, 4, 5 – 500, 2, 3, 6–8 – 200.

Fig. 9. Gynoecium structure before pollination in *Delosperma tradescantioides*.

1 – structure of the gynoecium: ovary, style, stigma, location of the ovules on the placenta; 2–4 – lower part of the ovary, 10 locules are revealed, while 5 septa are true (septa of the 1st type), and the other 5 are additional (septa of the 2nd type), arisen from postgenital fusion of sterile sections of short syncarpous sutures from the center and more extended paracarpous sutures from the periphery, placentae are sterile; 5, 6 – middle part of the ovary, the ovules are located on central-angular and mainly parietal placenta (5), the formation of septa of the 2nd type is visible; 7 – transition from the middle to the upper part of the ovary, fertile parietal placenta disappear, additional septa reappear, and placentae, both parietal and central-angular, become sterile; 8 – upper part of the ovary, arrow-shaped outgrowths of outer walls of the locules are visible, a channel is formed in the center. *o* – ovule, *ov* – ovary, *sg* – stigma, *sp1* – septum of the 1st type, *sp2* – septum of the 2nd type, *st* – style. Scale bar, μm : 1, 4, 5 – 500, 2, 3, 6–8 – 200.

тальных плацент, вновь появляются дополнительные перегородки, а плаценты, как париетальные, так и центрально-угловые, становятся стерильными (рис. 9, 7). В дистальной области завязи в центре появляются сначала полости, а затем канал (рис. 9, 8) и становится хорошо видно, что дополнительные перегородки возникают постгениально по несовершенному типу. Гнезда оказываются неполными, напоминая собой особые кармашки, в которых находятся семязачатки, хотя места их прикрепления, как уже было отмечено, располагаются на границе нижней и средней частей завязи (Shamrov, Mazenkova, original data). Такая особенность возникновения семян в разных областях завязи получила название параспермии (Udalova, 1980).

Формирование синкарпно-паракарпного гинцея у *D. tradescantioides* можно объяснить, исходя из представлений, что в основании гинцея образуется не простая (как это было указано Leinfellner, 1950, 1951), а двойная U-образная синплацента. Подобная синплацента была описана в лизикарпном гинцее *Luzula pedemontana* Boiss. et Reut. (Juncaceae) и паракарпном гинцее *Gentiana lutea* L. (Gentianaceae). В этом случае вдоль сатур ветви одной синплаценты простираются вблизи стенки завязи (париетальные плаценты), а ветви другой — в центре завязи (центрально-угловые плаценты). Однако у этих растений какие-то из плацент оказываются стерильными и тогда семязачатки располагаются либо ближе к стенке (в паракарпном гинцее), либо к центру завязи (в синкарпном и лизикарпном типах — Shamrov et al., 2012; Shamrov, 2013).

Вопросы о том, как возникают септы в ценобиях, дискутируются. Их рассматривают как выросты стенки завязи (Kaden, Zakalukina, 1965) или базальной и апикальных септ, которые не доходят до стенки завязи (Gottschling et al., 2014; Jeiter et al., 2018; Vasile et al., 2021). У видов сем. Boraginaceae в результате вставания ложных перегородок с дорсальной стороны завязь становится ложно 4-гнездной. Путем усиленного роста участков наружной стенки завязи, расположенных над семязачатками по обе стороны от средней жилки каждого плодолистика, в завязи к моменту цветения образуется четыре выроста, окружающие центральный гинобазический столбик. Вследствие этого боковые стороны вокруг дорсального пучка каждого плодолистика увеличиваются в размерах и “вздуваются” (Kaden, Zakalukina, 1965). У некоторых видов *Cordia*, относящихся также к сем. Boraginaceae, завязь описана как 4-гнездная (Taroda, Gibbs, 1986). Однако у *C. trichotoma* (Vell.) Arráb. ex Steud. она имеет 2 гнезда в основании и 4 гнезда в апикальной части (Souza, 2008).

У *Tiquilia* (Ehretiaceae) в основании завязи образуется короткая синасцидиатная зона, при

этом септа формируется в результате слияния краев плодолистиков. Выше формируется симпликатная зона, единая полость которой разделяется 4 ложными септами на 4 гнезда, в каждом из которых по 1 семязачатку (Gottschling et al., 2014). У видов сем. Hydrophyllaceae (Vasile et al., 2021) описаны интрузивные париетальные плаценты и ложные перегородки в каждом гнезде. Перегородки не доходят до стенки завязи. У *Mentha* (Lamiaceae) в гинцее возникает центральная септа между двумя плодолистиками. От боков плодолистиков отходят ложные септы, не доходящие до центральной септы (Bonzani et al., 2011).

Анализ генезиса гинцея и особенностей формирования в нем септ у *Echinocystis lobata* и *Delosperma tradescantioides* позволил нам понять природу септ, определяющих структуру эремов и ценобия в целом у *Symphytum asperum*. В синкарпном гинцее на ранних стадиях развития возникает короткая фертильная синасцидиатная зона за счет образования базальной септы при слиянии завернутых краев плодолистиков (септа 1-го типа). Выше формируется симпликатная зона. В основании гинцея возникает не простая, а двойная U-образная синплацента, как это было ранее обнаружено у ряда растений (Shamrov, 2020b). Строение базальной септы характеризуется некоторыми особенностями. В отличие от синкарпных сатур, которые образуют септы в основании завязи, сатуры между двумя плодолистиками у *S. asperum* имеют другую форму. Сатуры, формирующие базальную септу, являются обратно-стреловидными, при этом своей широкой частью они направлены к центру, а узкой — наружу. Септа 1-го типа характеризуется 4-лучевой структурой, напоминающей собой растянутый ромб или обращенные друг к другу 2 четырехгранные пирамиды: короткие лучи располагаются между стенками формирующихся эремов одного плодолистика, а длинные — между стенками эремов смежных плодолистиков. Центральная часть септы в дальнейшем останавливается в развитии, а лучи преобразуются в ветви синкарпных сатур (по 2 в каждом плодолистике), образуя 4 септы 2-го типа. Протяженность септ 2-го типа возрастает в продольном направлении. В стенке завязи с дорсальной стороны в области проводящего пучка образуются 4 тяжа небольших тонкостенных клеток. Происходит расщепление этих тяжей и дорсального проводящего пучка пополам. Септы 2-го типа подобно шторкам или вставкам соединяют раскрытые вентральные края с дорсальными половинками стенки завязи в каждом плодолистике, входя в дальнейшее в состав плодовой оболочки одногнездных плодов-эремов. Симпликатная зона при этом развивается на 4 самостоятельных компартмена. Косвенным подтверждением наличия в основании завязи септы 1-го типа, характеризующейся особой 4-лучевой формой, служат данные о том, что эремы при-

крепляются к карпобазису, который может быть в виде 4-гранной пирамиды (Plisco, 2010a). Ранее в завязи ко времени цветения было установлено наличие 4 выростов, окружающих гинобазический столбик (Kaden, Zakalukina, 1965). Было также описано разделение единой полости симпликатной зоны 4 ложными септами на 4 гнезда, в каждом из которых по 1 семязачатку (Gottschling et al., 2014). Однако подробные исследования по генезису гинецея и природе септ отсутствуют.

Еще раз подчеркнем, что у *Symphytum asperum* септы 2-го типа не объединяются в единые перегородки и не разделяют гнездо каждого плодолистика на 2 отсека, как это, например, мы наблюдали у *Delosperma tradescantioides* и *Echinocystis lobata*. У этих видов перегородки имеют разное происхождение: представляют выросты базальной септы, которые отходят от центра завязи и срastaются со стенкой завязи с дорсальной стороны у *E. lobata*, возникают в результате постгенитального срastания стерильных участков синкарпных сутур от центра и паракарпных сутур от периферии у *D. tradescantioides*. Особый случай представляют септы в плоде *Juglans regia* L. (Juglandaceae). Плод возникает на базе синкарпного бикарпеллятного гинецея. В нем возникают септы (их природа неизвестна), которые располагаются между лопастями двух семядолей единственного семени (Vyshenskaya, 1991). У *S. asperum* септы 2-го типа остаются автономными, начинают расти между раскрытыми краями половинок в каждом плодолистике и входят в состав перикарпия. В отличие от других рассмотренных видов, плоды не вскрываются, а являются дробными. Выросты между эремами не выявляются. Подобный рост септ 2-го типа является уникальным и скоррелирован с ростом гинобазического столбика, при этом форма растущих септ идеально совпадает с формой его граней. Следует отметить, что формирование гинобазического столбика не всегда сопряжено с образованием дополнительных септ в гнездах гинецея. У *Allium ramosum* L. и *A. caspium* (Pall.) M. Vieb (Shamrov, 2010) в синкарпном гинецее из 3 плодолистиков на ранних стадиях развития столбик и рыльце также не различимы, как и у *Symphytum asperum*. Во время дифференциации структур семязачатка оформляются столбик и рыльце. Происходит увеличение размеров завязи в ширину и, особенно, в высоту. Это приводит к направленному локальному разрастанию в верхней части, в результате чего возникающий гинобазический столбик погружается в завязь. Однако у видов *Allium* глубина опускания столбика захватывает только дистальную часть завязи, при этом канал расширяется, и его ответвления входят в полость каждого гнезда. У *S. asperum* столбик доходит почти до основания завязи.

При обосновании актуальности исследования мы обсуждали 2 типа особых плодов, у которых за счет перегородок каждое семя окружается частью перикарпия с образованием односемянных диаспор. Перегородки, разделяющие членики, формируются за счет меристемы с вентральной стороны плода и простираются до дорсальной стороны (Roth, 1977; Trzeciak-Limeira et al., 2013). В дробных плодах *Symphytum asperum* формирование эремов происходит за счет септ 2-го типа, которые соединяют раскрытые вентральные края с дорсальными половинками стенки завязи в каждом плодолистике. Таким образом, выявляется очевидное сходство при образовании члеников и эремов, конечным результатом которого является не распределение каждого семени по отдельным отсекам внутри плодолистика, а отделение односемянных диаспор либо в поперечной (членики), либо продольной (эремы) плоскости.

В заключение обсудим некоторые биологические особенности *Symphytum* в связи с формированием в плодах эремов. Виды окопника, интродуцированные из природной флоры, используются как кормовые, медоносные, лекарственные, пищевые и декоративные растения. Однако введение растений в культуру сдерживается рядом причин: неодновременностью созревания плодов, их осыпаемостью, а также низкой семенной продуктивностью. Именно последняя причина побудила Н.М. Найда (Nayda, 2000) провести специальное эмбриологическое исследование. Установлена взаимосвязь между семенной продуктивностью и строением семязачатков. Выявлены 4 группы семязачатков: 1 группа – фертильные оплодотворенные семязачатки, развивающиеся в семена; 2 группа – фертильные оплодотворенные семязачатки, но дегенерирующие вследствие нарушений эмбриогенеза и эндоспермогенеза; 3 группа – фертильные неоплодотворенные семязачатки с нарушениями процесса опыления и отсутствием оплодотворения; 4 группа – стерильные семязачатки, в которых обнаружены признаки дегенерации различных эмбриональных структур. Соотношение групп семязачатков различается у исследованных видов. В расчете на побег потенциальная семенная продуктивность составила 1787.6 (*S. officinale* L.), 1749.2 (*S. asperum*), 1672.8 (*S. carpaticum* Yu. M. Frolov), 984.4 (*S. tanaicense* Steven), реальная семенная продуктивность – 330.7 (*S. officinale*), 42.7 (*S. asperum*), 366.3 (*S. carpaticum*), 199.8 (*S. tanaicense*). Но коэффициент продуктивности у большинства видов оказался примерно одинаковым и составил 18.5 (*S. officinale*), 21.9 (*S. carpaticum*), 20.3 (*S. tanaicense*). Однако у *S. asperum* он был очень низким – 2.4 (Nayda, 2000). Таким образом, у большинства изученных видов до зрелого состояния нормально развивались примерно 1/5 часть эремов, тогда как у *S. asperum* этот показатель оказался в 10 раз меньше. Следует отме-

титель, что в сем. Boraginaceae выявлена гетерозермокарпия (Melikyan, Devyatov, 2001). Выделены 3 типа, различающиеся степенью отделения от цитатрикса и характером скульптуры поверхности эремов в пределах плода. У видов этого семейства выявлен дробный ценобий у *Heliotropium* — плод септицидно распадается на два 2-семянных мерикарпия, диэремный ценобий у *Cerithe* — два 2-семянных эрема, псевдомонотермный ценобий у *Harpagonella* и *Rochelia* — два односемянных эрема, сформированные только одним плодолистиком, поскольку второй плодолистик недоразвит (Kaden, Zakalukina, 1965; Plisco, 2010a).

Проведенное нами исследование показало, что созревают эремы только в средней части соцветия. Обычно в ценобии формируются не 4, а 1–2 крупных эрема, которые занимают либо все гнездо каждого плодолистика (2 эрема), либо пространство обоих плодолистиков (один эрем). Следовательно, у *S. asperum* отчетливо проявляется тенденция в направлении увеличения размеров эремов, при этом происходит сокращение их числа в плоде, что является одной из репродуктивных стратегий растений (Shamrov, 2020a). Возможные причины обсуждаются в литературе. Большое внимание уделяется положению семязачатков в завязи и особенностям оплодотворения. Оплодотворение первого семязачатка и начало развития семени в многосемянных плодах приводит к перераспределению в поступлении питательных веществ. Как показало экспериментальное исследование поглощения C^{14} –сахарозы в условиях *in vitro* и влияния гормонов на соцветия *in vivo*, недоразвитие семян в нижней части плода (у *Pongamia pinnata* из сем. Fabaceae 2–3-семянный плод становится односемянным) связано с ингибирующим действием ростовых гормонов на растение после того, как произойдет оплодотворение верхних семязачатков (Arathi et al., 1999). Таким образом, абортирование лишнего эрема позволяет растению *S. asperum* создать внутри плода дополнительное пространство для формирования оставшихся крупных и лучше развитых эремов. Исследование видов *Vicia* (Fabaceae) показало, что размер плода коррелирует с общим числом семязачатков в завязи и числом абортлируемых семян. Виды с мелкими плодами (*V. hirsuta* (L.) Gray, *V. pubescens* (DC.) Link) характеризуются небольшими семенами и низкой абортированностью, тогда как у видов с крупными плодами (*V. lutea* L., *V. sativa* L.) наблюдается обратная зависимость (Ortega-Olivencia, Devesa, 1997). Как мы уже отмечали, у *Symphytum asperum* выявлена высокая степень дегенерации эремов после опыления. Вероятно, этим можно объяснить некоторые варианты гетерозермокарпии, когда семена в сохраняющихся эремах небольших размеров не смогут прорасти из-за нарушений в развитии зародыша и эндосперма. Однако подобные эремы,

возможно, участвуют в процессах диссеминации, как и в случаях гетерозермии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по темам АААА-А18-118031690084-9 “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений”, АААА-А18-118051590112-8 “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации” (сбор, обработка материала и обсуждение результатов) и “Адаптивные реакции биологических систем на специфические и неспецифические воздействия факторов внешней среды” (РГПУ им. А.И. Герцена — описание результатов исследования).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Arathi H.S., Ganeshaiyah K.N., Uma Shaanker R., Hegde S.G. 1999. Seed abortion in *Pongamia pinnata* (Fabaceae). — *Am. J. Bot.* 86(5): 659–662.
- Badamtsetseg B. 2016. Fruit morphology of some species of the Lamiaceae in the flora of Mongolia. — *Turczaninowia*. 19 (1): 34–41.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.19.1.4>.
- [Bobrov, Melikyan, Romanov] Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. 2009. Морфогенез плодов Magnoliophyta. М. 397 с.
- Bobrov A.V.F.Ch., Romanov M.S. 2019. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms. — *Bot. Letters*. 166 (3): 366–399.
- Bonzani N.E., Bravi V.S., Barboza G.E. 2011. Morpho-anatomical study of gynoecium and fruit in *Mentha* (Lamiaceae) species of Argentina. — *Caldasia*. 33 (2): 349–366.
- De Castro O., Colombo P., Gianguzzi L., Perrone R. 2015. Flower and fruit structure of the endangered species *Petagnaea gussonei* (Sprengel) Rauschert (Saniculoideae, Apiaceae) and implications for its reproductive biology. — *Plant Biosyst.* 149 (6): 1–10.
<https://doi.org/10.1080/11263504.2015.1014007>
- [Devyatov] Devyatov A.G. 2012. Способы распространения *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray в Московской области. — Матер. Межд. научной конф., посвященной 95-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета. Тверь. С. 353–354.
- [Elisafenko et al.] Елисафенко Т.В., Астащенко А.Ю., Курочкина Р.Ю. 2021. Морфология и прорастание семян *Nepeta formosa* и *N. bucharica* (Lamiaceae). — *Раст. ресурсы*. 57 (4): 320–332.
<https://doi.org/10.31857/S0033994621040051>
- Eyde R.H. 1967. The peculiar gynoecial vasculature of Cornaceae and its systematic significance. — *Phytomorphology*. 17 (1–4): 172–182.
- [Gobi] Гоби Х.Я. 1921. Генетическая классификация плодов семенных растений. — Зап. Лаб. по семеноведению при Гл. бот. саде РСФСР. Петроград, 4 (4): 1–30.

- [Godin et al.] Годин В.Н., Асташенков А.Ю., Черемушкина В.А. 2023. Гинодиэзия у *Nepeta gontscharovii* (Lamiaceae). — Бот. журн. 108 (2): 155–162. <https://doi.org/>, EDN: EXGEUC. <https://doi.org/10.31857/S0006813623020047>
- [Godin et al.] Годин В.Н., Куранова Н.Г., Сергеева Е.О. 2020. Особенности цветения *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) в связи с гинодиэзией. — Растительный мир Азиатской России. 1 (37): 32–39. [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-1\(32-39\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-1(32-39))
- Gottschling M., Nagelmüller S., Hilger H.H. 2014. Generative ontogeny in *Tiquilia* (Ehretiaceae: Boraginales) and phylogenetic implications. — Biol. J. Linn. Soc. 112: 520–534.
- Hartl D. 1956. Morphologische Studien am Pistill der Scrophulariaceen. — Österr. Bot. Zeitschr. 103 (2): 185–242.
- Hartl D. 1962. Die morphologische Natur und die Verbreitung des Apikalseptums. — Beitr. Biol. Pflanzen. 37 (2): 241–330.
- Hue C.-Y., Ho N.-N., Li D.-Z. 2007. Embryology of *Swertia* (Gentianaceae) relative to taxonomy. — Bot. J. Linn. Soc. 155 (3): 383–400.
- Hutchinson J. 1973. The families of flowering plants. Oxford. 524 p.
- Jeiter J., Staedler Y.M., Schönenberger J., Weigend M., Luebert L. 2018. Gynoecium and fruit development in *Heliotropium* sect. *Heliothamnus* (Heliotropiaceae). — Int. J. Plant Sci. 179 (4): 275–286. <https://doi.org/10.1086/696219>
- [Kaden] Каден Н.Н. 1947. Генетическая классификация плодов — Вестн. Моск. ун-та. 12: 31–42.
- [Kaden] Каден Н.Н. 1961. О некоторых основных вопросах классификации, типологии и номенклатуры плодов — Бот. журн. 46 (4): 496–504.
- [Kaden] Каден Н.Н. 1962. Типы продольного вскрывания плодов — Бот. журн. 47 (4): 495–505.
- [Kaden] Каден Н.Н. 1964а. Еще о способах вскрывания плодов — Бот. журн. 49 (12): 1776–1779.
- [Kaden] Каден Н.Н. 1964б. К вопросу о дробных плодах. — Бот. журн. 49 (7): 966–973.
- [Kaden, Zakalukina] Каден Н.Н., Закалюкина Т.П. 1965. Морфология гинецея и плода у бурчанниковых и губоцветных. — Вестн. Московск. ун-та. Сер. Биология, почвоведение. 3: 31–41.
- [Kamaukhova et al.], H.A. Карнаухова Н.А., Селютина И.Ю., Сыева С.Я. 2021. Репродуктивная биология *Hedysarum theinum* (Fabaceae). — Бот. журн. 106 (6): 556–566. <https://doi.org/10.31857/S0006813621060065>
- Kong M.-J., Hong S.-P. 2016. A comparative study of fruit morphology of Boraginaceae in Korea. — Symb. Bot. Upsal. 38: 153–165.
- Leinfellner W. 1950. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. — Österr. Bot. Zeitschr. 97 (3–5): 403–436.
- Leinfellner W. 1951. Die U-formige Plazenta als der Plazentationstypus der Angiospermen. — Österr. Bot. Zeitschr. 98 (3): 338–358.
- [Levina] Левина Р.Е. 1961. О классификации и номенклатуре плодов — Бот. журн. 46 (4): 488–495.
- [Levina] Левина Р.Е. 1987. Морфология и экология плодов. Л. 160 с.
- [Matienko] Матиенко Б.Т. 1969. Сравнительная анатомия и ультраструктура плодов тыквенных. Кишинев. 406 с.
- [Medvedev, Sharova] Медведев С.С., Шарова Е.И. 2011. Биология развития растений. СПб. Т. 1. 253 с.
- [Melikyuan, Devyatov] Меликян А.П., Девятков А.Г. 2001. Основные карпологические термины. М. 47 с.
- Menglan S., Fading P., Zehui P. Watson M.F., Cannon J.F.M., Holmes-Smith I., Kljuykov E.V., Philippe L.R., Pimenov M.G. 2005. Apiaceae (Umbelliferae). Flora of China. 14: 1–205.
- Miller J.S. 2003. Classification of Boraginaceae subfam. Ehretioideae: Resurrection of the genus *Hilsenbergia* Tausch ex Meisn. — Adansonia. Ser. 3. 25 (2): 151–189.
- Molinelli M.L., Tarifa R, Perissé P. 2020. Morpho-anatomy of the *Echium plantagineum* L. (Boraginaceae) diaspores in relation with water uptake and germination. — Phytomorphology. 89 (2): 345–360. <https://doi.org/10.32604/phyton.2020.08796>
- [Nayda] Найда Н.М. 2000. Семенная продуктивность видов рода *Symphytum* L. (Boraginaceae). — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб.: Мир и семья. Т. 3. С. 262–266.
- Ortega-Olivencia A., Devesa J.A. 1997. Seed set and germination in some wild species of *Vicia* from SW Europe (Spain). — Nord. J. Bot. 17 (6): 639–648.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1974. Практикум по цитологии растений. М. 288 с.
- [Plisco] Плиско М.А. 2010а. Семейство Boraginaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. СПб. 7: 222–245.
- Plisco M.A. 2010b. Cordiaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. СПб. 7: 218–222.
- [Plisco] Плиско М.А. 2010с. Семейство Ehretiaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. СПб. 7: 210–218.
- [Plisco] Плиско М.А. 2010d. Семейство Nopalestigmataceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. СПб. 7: 209–210.
- [Plisco] Плиско М.А. 2010е. Семейство Verbenaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. СПб. 7: 310–334.
- Puri V. 1954. Studies in floral anatomy — VII. On placentation in the Cucurbitaceae. — Phytomorphology. 4 (3–4): 127–145.
- Roth I. 1977. Fruits of Angiosperms. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 675 p.
- [Savinov] Савинов И.А. 2010. Семейство Callitrichaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. СПб. 7: 343–346.
- [Shabes, Morozova] Шабес Л.К., Морозова А.А. 2010. Семейство Lamiaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. СПб. 7: 334–343.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2010. Особенности формирования синкарпного гинецея у некоторых однодольных растений. — Бот. журн. 95 (8): 1041–1070.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2013. Еще раз о типах гинецея покрытосеменных растений. — Бот. журн. 98(5): 568–595.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2014. Строение и формирование гинецея у *Hemerocallis citrina* (Hemerocallidaceae). — Бот. журн. 99 (2): 159–177.

- [Shamrov] Шамров И.И. 2015. Эмбриология и воспроизведение растений. СПб. 200 с.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2019. Формирование гинцея у *Acer ginnala* (Aceraceae). — Бот. журн. 104 (3): 442–454. <https://doi.org/10.1134/S0006813619030074>
- [Shamrov] Шамров И.И. 2020а. Факторы снижения семенной продуктивности у цветковых растений. — Раст. ресурсы. 56 (1): 1–16. <https://doi.org/10.31857/S0033994620010057>
- Shamrov I.I. 2020b. Structure and development of coenocarpous gynoecium in angiosperms. — Wulfenia. 27: 145–182.
- [Shamrov et al.] Шамров И.И., Анисимова Г.М., Котельникова Н.С. 2012. Сравнительный анализ морфогенеза гинцея у *Juncus filiformis* и *Luzula pedemontana* (Juncaceae). — Бот. журн. 97 (8): 1–25.
- [Shamrov, Tsarev] Шамров И.И., Царев А.С. 2016. Особенности строения гинцея у *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae). — Бот. журн. 101 (2): 121–141.
- Souza L.A. 2008. Morphology and anatomy of the *Cordia trichotoma* (Vell.) Arrab. ex I. M. Johnston diaspore (Boraginaceae). — Braz. Arch. Biol. Technol. 51 (4): 761–768.
- Stopp K. 1950. Karpologische Studien. I. Vergleichend-morphologische Untersuchungen über Dehnsenformen der Kapsel Früchte. — Abhandl. Mathemat.-Naturwissenschaft. Klasse. 7: 165–210.
- Taroda N., Gibbs P. 1986. Studies on the genus *Cordia* L. (Boraginaceae) in Brazil. 1. A new infragenic classification and conspectus. — Rev. Bras. Bot. 9: 1–6.
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М. 301 с.
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 236 с.
- Takhtajan A. 1997. Diversity and classification of flowering plants. New York. 643 p.
- Trzeciak-Limeira F., Pinto D.D., Mourgo K.S.M. 2013. Pericarp ontogenesis with emphasis on the dispersal apparatus of three weed species of Faboideae (Fabaceae). — Acta Bot. Bras. 27 (4): 723–729. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000400011>
- [Udalova] Удалова Р.А. 1980. Семейство айзоновые (Aizoaceae). — В кн.: Жизнь растений. М. 5 (1): 350–353.
- Vasile M.-A., Luebert F., Jeiter J., Weigend M. 2021. Fruit evolution in Hydrophyllaceae. — Am. J. Bot. 108 (6): 925–945. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1691>
- [Vyshenskaya] Вышенская Т.Д. 1991. Семейство Juglandaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. Двудольные Caryophyllidae–Dilleniidae. Л. 3: 152–162.
- Winkler H. 1941. Verstehen wir das Gynözium der Angiospermen schon? — Beitr. Biol. Pflanz. 27 (2): 242–267.

STRUCTURE OF BICARPELLATE GYNOECIUM IN *SYMPHYTUM ASPERUM* (BORAGINACEAE) IN RELATION TO EREM FORMATION

I. I. Shamrov^{a,b,#} and G. M. Anisimova^{b,##}

^a Herzen State Pedagogical University of Russia
Moika River Emb., 48, St. Petersburg, 191186, Russia

^b Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

[#] e-mail: shamrov52@mail.ru

^{##} e-mail: galina0353@mail.ru

The genesis of the bicarpellate syncarpous gynoecium was analysed in *Symphytum asperum* in relation to the septa formation in it, which determines the structure of erems (a dispersal unit of schizogenetic fruits forming as a result of dividing each carpel of syncarpous gynoecium into two independent parts) and the coenobium as a whole. In the gynoecium, at early stages of development, a short fertile synascidiate zone arises due to the formation of a basal septum (septum of 1st type) at the fusing of the involute carpel edges. A symplicate zone is formed above. A double U-shaped synplacenta appears at the gynoecium base. The structure of the basal septum is characterized by some features. The sutures that form the septum are obsagittate, with their wide part directed towards the center, and their narrow part directed outward. The septum of the 1st type is characterized by a 4-rayed structure, resembling an elongated rhombus or 2 tetrahedral pyramids facing each other: short rays are located between the walls of emerging erems of the same carpel, and long rays are between the walls of the erems of adjacent carpels. The central part of the septum subsequently stops developing, and the rays are transformed into branches of syncarpous sutures (2 in each carpel), to form 4 septa of the 2nd type. The length of the septa of the 2nd type increases longitudinally. In the wall of the ovary on the dorsal side in the area of the vascular bundle, 4 strands of small thin-walled cells are formed. Then, a splitting of these strands and the dorsal vascular bundle in half takes place. The septa of the 2nd type, like curtains or inserts, connect open ventral margins with dorsal halves of the ovary wall in each carpel, later becoming part of the pericarp of single-celled erems. At the same time, the symplicate zone is divided into 4 independent compartments. In *S. asperum*, septa of the 2nd type do not divide the loculi of carpels into 2 compartments and are not united into single partitions. They remain autonomous, growing between open edges of the halves in each carpel. The resulting diaspores (erems) are surrounded by a fruit coat on all sides. The outgrowths are not detected between the erems. This growth of the septa of the 2nd type is unique and correlates with the growth of the gynobasic style, while the shape of the growing septa ideally coincides with the shape of its faces.

Keywords: gynoeceium, fruit, septa formation in ovary, erems, Boraginaceae, *Symphytum asperum*

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the framework of the institutional research projects “Structural-functional bases of development and adaptation in higher plants”, “Polyvariation of morphogenetic developmental programmes of plant reproductive structures, natural and artificial models of their realization” (Komarov Botanical Institute of RAS, state registration Nos. AAAA-A18-118031690084-9, AAAA-A18-118051590112-8 – collecting material, its treatment and result discussion), and “Adaptive responses of biological systems to specific and non-specific effects of environmental factors” (Herzen State Pedagogical University of Russia – description of the study results).

REFERENCES

- Arathi H.S., Ganeshiaiah K.N., Uma Shaanker R., Hegde S.G. 1999. Seed abortion in *Pongamia pinnata* (Fabaceae). – *Am. J. Bot.* 86 (5): 659–662.
- Badamtsetseg B. 2016. Fruit morphology of some species of the Lamiaceae in the flora of Mongolia. – *Turczaninowia*. 19 (1): 34–41. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.19.1.4>
- Bobrov A.V., Melikyan A.P., Romanov M.S. 2009. Morphogenesis of fruits in Magnoliophyta. Moscow. 397 p. (In Russ.).
- Bobrov A.V.F.Ch., Romanov M.S. 2019. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms. – *Bot. Letters*. 166 (3): 366–399.
- Bonzani N.E., Bravi V.S., Barboza G.E. 2011. Morpho-anatomical study of gynoeceium and fruit in *Mentha* (Lamiaceae) species of Argentina. – *Caldasia*. 33 (2): 349–366.
- De Castro O., Colombo P., Gianguzzi L., Perrone R. 2015. Flower and fruit structure of the endangered species *Petagnaea gussonei* (Sprengel) Rauschert (Saniculoideae, Apiaceae) and implications for its reproductive biology. – *Plant Biosyst.* 149 (6): 1–10. <https://doi.org/10.1080/11263504.2015.1014007>.
- Devyatov A.G. 2012. Sposoby rasprostraneniya *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray v Moscovskoi oblasti v Moskovskoy oblasti [Dissemination modes of *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray in Moscow region]. – *Proc. of the Int. conf. dedicated to 95-anniversary of botany department of Tver' state university. Tver'*. P. 353–354. (In Russ.).
- Elisafenko T.V., Astashenkov A.Yu., Kurochkina N.Yu. 2021. Seed morphology and germination of *Nepeta formosa* and *N. bucharica* (Lamiaceae). – *Rast. res.* 57 (4): 320–332 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0033994621040051>
- Eyde R.H. 1967. The peculiar gynoeceial vasculature of Cornaceae and its systematic significance. – *Phytomorphology*. 17 (1–4): 172–182.
- Gobi Kh.Ya. 1921. Geneticheskaya klassifikatsiya plodov semennykh rasteniy [Genetic classification of fruits in seed plants] – *Notes of the Laboratory for Seed Science at the Main Botanical Garden of the RSFSR. Petrograd*, 4 (4): 1–30 (In Russ.).
- Godin V.N., Astashenkov A.Yu., Cheryomushkina V.A. 2023. Gynodioecy in *Nepeta gontsharovii* (Lamiaceae). – *Bot. Zhurn.* 108 (2): 155–162. (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813623020047>, EDN: EXGEUC.
- Godin V.N., Kuranova N.G., Sergeeva E.O. 2020. Floral biology of gynodioecious *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). – *Rastitelnyj Mir Aziatskoj Rossii*. 1 (37): 32–39. (In Russ.). [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-1\(32-39\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-1(32-39))
- Hartl D. 1956. Morphologische Studien am Pistill der Scrophulariaceen. – *Österr. Bot. Zeitschr.* 103 (2): 185–242.
- Hartl D. 1962. Die morphologische Natur und die Verbreitung des Apikalseptums. – *Beitr. Biol. Pflanzen*. 37 (2): 241–330.
- Hue C.-Y., Ho N.-N., Li D.-Z. 2007. Embryology of *Swertia* (Gentianaceae) relative to taxonomy. – *Bot. J. Linn. Soc.* 155 (3): 383–400.
- Hutchinson J. 1973. The families of flowering plants. Oxford. 524 p.
- Gottschling M., Nagelmüller S., Hilger H.H. 2014. Generative ontogeny in *Tiquilia* (Ehretiaceae: Boraginales) and phylogenetic implications. – *Biol. J. Linn. Soc.* 112: 520–534.
- Jeiter J., Staedler Y.M., Schönenberger J., Weigend M., Luebert L. 2018. Gynoeceium and fruit development in *Heliotropium* sect. *Heliothamnus* (Heliotropiaceae). – *Int. J. Plant Sci.* 179 (4): 275–286. <https://doi.org/10.1086/696219>.
- Kaden N.N. 1947. Geneticheskaya klassifikatsiya plodov [Genetic classification of fruits] – *Bul. Moscow Univ.* 12: 31–42 (In Russ.).
- Kaden N.N. 1961. O nekotorykh osnovnykh voprosakh klassifikatsii, tipologii i nomenklatury plodov [About some basic questions of classification, typology and nomenclature of fruits] – *Bot. Zhurn.* 46 (4): 496–504 (In Russ.).
- Kaden N.N. 1962. Tipy prodol'nogo vskryvaniya plodov [Types of longitudinal opening of fruits] – *Bot. Zhurn.* 47(4): 495–505 (In Russ.).
- Kaden N.N. 1964a. Yeshche o sposobakh vskryvaniya plodov [More about the opening way of fruits] – *Bot. Zhurn.* 49 (12): 1776–1779. (In Russ.).
- Kaden N.N. 1964b. K voprosu o drobnnykh plodakh [On the issue of fractional fruits] – *Bot. Zhurn.* 49 (7): 966–973. (In Russ.).
- Kaden N.N., Zakalukina T.P. 1965. Gynoeceium and fruit morphology in Boraginaceae and Lamiaceae. – *Vestn. Moscov. Univer. Ser. Biol., pochvoved.* 3: 31–41. (In Russ.).
- Karnaukhova N.A., Selyutina I.Ju., Syeva S.Ya. 2021. Reproductive biology of *Hedysarum theinum* (Fabaceae). – *Bot Zhurn.* 106 (6): 556–566 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813621060065>
- Kong M.-J., Hong S.-P. 2016. A comparative study of fruit morphology of Boraginaceae in Korea. – *Symb. Bot. Upsal.* 38: 153–165.
- Leinfellner W. 1950. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. – *Österr. Bot. Zeitschr.* 97 (3–5): 403–436.

- Leinfellner W. 1951. Die U-formige Plazenta als der Plazentationstypus der Angiospermen. — Österr. Bot. Zeitschr. 98 (3): 338–358.
- Levina R.E. 1961. O klassifikatsii i nomenklature plodov [On the classification and nomenclature of fruits] — Bot Zhurn. 46 (4): 488–495 (In Russ.).
- Levina R.E. 1987. Morfologiya i ekologiya plodov [Morphology and ecology of fruits]. Leningrad. 160 p. (In Russ.).
- Matienco B.T. 1969. Comparative anatomy and ultrastructure of Cucurbitaceae fruits. Kishinev. 406 p. (In Russ.).
- Medvedev S.S., Sharova E.I. 2011. Biologiya rasvitiya rastenii [Developmental biology of plants]. St. Petersburg. Vol. 1. 253 p. (In Russ.).
- Melikyan A.P., Devyatov A.G. 2001. Basic carpological terms. Moscow. 47 p. (In Russ.).
- Menglan S., Fading P., Zehui P., Watson M.F., Cannon J.F.M., Holmes-Smith I., Kljuykov E.V., Philippe L.R., Pimenov M.G. 2005. Apiaceae (Umbelliferae). Flora of China. 14: 1–205.
- Miller J.S. 2003. Classification of Boraginaceae subfam. Ehretioideae: Resurrection of the genus *Hilsenbergia* Tausch ex Meisn. — Adansonia. Ser. 3. 25 (2): 151–189.
- Molinelli M.L., Tarifa R., Perissé P. 2020. Morpho-anatomy of the *Echium plantagineum* L. (Boraginaceae) diaspores in relation with water uptake and germination. — Phytomorphology. 89 (2): 345–360. <https://doi.org/10.32604/phyton.2020.08796>.
- Nayda N.M. 2000. Seed productivity in *Symphytum* L. (Boraginaceae). — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg. Vol. 3. P. 262–266 (in Russ.).
- Ortega-Olivencia A., Devesa J.A. 1997. Seed set and germination in some wild species of *Vicia* from SW Europe (Spain). — Nord. J. Bot. 17 (6): 639–648.
- Pausheva Z.P. 1974. Practical work on plant cytology. Moscow. 288 p. (In Russ.).
- Plisco M.A. 2010a. Boraginaceae family. — In: Comparative anatomy of seeds. St. Petersburg. 7: 222–245 (In Russ.).
- Plisco M.A. 2010b. Cordiaceae family. — In: Comparative anatomy of seeds. St. Petersburg. 7: 218–222.
- Plisco M.A. 2010c. Ehretiaceae family. — In: Comparative anatomy of seeds. St. Petersburg. 7: 210–218.
- Plisco M. A. 2010d. Hoplestigmataceae family. — In: Comparative anatomy of seeds. St. Petersburg. 7: 209–210.
- Plisco M. A. 2010e. Verbenaceae family. — In: Comparative anatomy of seeds. St. Petersburg. 7: 310–334.
- Puri V. 1954. Studies in floral anatomy — VII. On placentation in the Cucurbitaceae. — Phytomorphology. 4 (3–4): 127–145.
- Roth I. 1977. Fruits of Angiosperms. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 675 p.
- Savinov I.A. 2010. Callitrichaceae family. — In: Comparative anatomy of seeds. St. Petersburg. 7: 343–346.
- Shabes L.K., Morozova A.A. 2010. Lamiaceae family. — In: Comparative anatomy of seeds. St. Petersburg. 7: 334–343.
- Shamrov I.I. 2010. The peculiarities of syncarpous gynoecium formation in some monocotyledonous plants. — Bot. Zhurn. 95 (8): 1041–1070 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2013. Revisited: gynoecium types in angiosperm plants. — Bot. Zhurn. 98(5): 568–595 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2014. Structure and formation of gynoecium in *Hemerocallis citrina* (Hemerocallidaceae). — Bot. Zhurn. 99 (2): 159–177 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2015. Embryology and plant reproduction. St. Petersburg. 200 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2019. Gynoecium formation in *Acer ginnala* (Aceraceae). — Bot. Zhurn. 104 (3): 442–454 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619030074>
- Shamrov I. I. 2020a. Seed productivity reduction factors in flowering plants. — Plant Res. 56 (1): 1–16 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0033994620010057>
- Shamrov I.I. 2020b. Structure and development of coenocarpous gynoecium in angiosperms. — Wulfenia. 27: 145–182.
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Kotel'nikova N.S. 2012. Comparative analysis of gynoecium morphogenesis in *Juncus filiformis* and *Luzula pedemontana* (Juncaceae). — Bot. Zhurn. 97 (8): 1–25 (In Russ.).
- Shamrov I.I., Tsarev A.S. 2016. Peculiarities of gynoecium structure in *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae). — Bot. Zhurn. 101 (2): 121–141 (In Russ.).
- Souza L.A. 2008. Morphology and anatomy of the *Cordia trichotoma* (Vell.) Arrab. ex I. M. Johnston diaspore (Boraginaceae). — Braz. Arch. Biol. Technol. 51 (4): 761–768.
- Stopp K. 1950. Karpologische Studien. I. Vergleichend-morphologische Untersuchungen über Dehiscenzformen der Kapselfrüchte. — Abhandl. Mathemat.-Naturwissenschaft. Klasse. 7: 165–210.
- Taroda N., Gibbs P. 1986. Studies on the genus *Cordia* L. (Boraginaceae) in Brazil. 1. A new infragenic classification and conspectus. — Rev. Bras. Bot. 9: 1–6.
- Takhtajan A.L. 1948. Morphological evolution of angiosperms. Moscow. 301 p. (In Russ.).
- Takhtajan A.L. 1964. Bases of evolutionary morphology of angiosperms. Moscow-Leningrad. 236 p. (In Russ.).
- Takhtajan A. 1997. Diversity and classification of flowering plants. New York. 643 p.
- Trzeciak-Limeira F., Pinto D.D., Mourro K.S.M. 2013. Pericarp ontogenesis with emphasis on the dispersal apparatus of three weed species of Faboideae (Fabaceae). — Acta Bot. Bras. 27 (4): 723–729. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000400011>.
- Udalova R.A. 1980. Aizoaceae family. — In: Life of plants. Moscow. 5 (1): 350–353 (In Russ.).
- Vasile M.-A., Luebert F., Jeiter J., Weigend M. 2021. Fruit evolution in Hydrophyllaceae. — Am. J. Bot. 108 (6): 925–945. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1691>.
- Vyshenskaya T.D. 1991 Juglandaceae family. — In: Anatomia seminum comparativa. Dicotyledons Caryophyllidae-Dilleniidae. Leninopoli: Nauka. 3: 152–162. (In Russ.).
- Winkler H. 1941. Verstehen wir das Gynözeum der Angiospermen schon? — Beitr. Biol. Pflanz. 27 (2): 242–267.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ В АЛЬГОЦЕНОЗАХ ОЗЕРА ПИЗАНЕЦ (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

© 2023 г. С. И. Генкал^{1,*}, С. Ф. Комулайнен^{2,**}

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

²Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910, Россия

*e-mail: genkal@ibiw.ru

**e-mail: komsf@mail.ru

Поступила в редакцию 13.06.2022 г.

После доработки 29.05.2023 г.

Принята к публикации 06.06.2023 г.

Изучение фитопланктона, фитоперифитона и микрофитобентоса в озере Пизанец с помощью сканирующей электронной микроскопии выявило 208 таксонов Bacillariophyta видового и внутривидового рангов. Среди них 65 видов и разновидностей – новые для флоры Карелии, в том числе 8 – для флоры России. Проведена экологическая оценка видового состава по отношению к характеристикам среды.

Ключевые слова: фитопланктон, фитоперифитон, микрофитобентос, Bacillariophyta, озеро Пизанец, Республика Карелия, электронная микроскопия

DOI: 10.31857/S0006813623060042, **EDN:** UPMNNI

Малым озерам, расположенным на территории республики Карелии, имеющим площадь менее 2 км², на долю которых приходится более 95% от всей 61 тысячи водоемов, долгие годы практически не уделялось внимания. Гидрологические, гидрохимические и гидробиологические исследования проводились, главным образом, на крупных озерах и водохранилищах, имеющих хозяйственное значение (Ozega..., 2013).

В последние годы интерес к малым водоемам вырос в связи с дорожным строительством, лесозаготовками, использованием этих водоемов для садкового выращивания радужной форели, что приводит к нарушению экосистем. В то же время они стали широко использоваться в целях рекреации и туризма. Это потребовало активизировать мониторинг и разработать методы охраны. Наиболее эффективным способом сохранения природы, является организация особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Однако из 145 ООПТ на территории Карелии в настоящее время гидрологическими являются один природный заказник и 9 памятников природы (Gosudarstvennu..., 2001). Такого количества охраняемых водоемов явно недостаточно.

Озеро Пизанец живописно, обладает большой научной и рекреационной ценностью и нуждается в охране, особенно учитывая, что в последние

годы оно стало одним из самых посещаемых в Карелии. Оно расположено в Медвежьегорском районе Республики Карелии (N 63° 12.868', E 32° 57.911'). Высота над уровнем моря – 178 м. Воды озера заполняют приразломную тектоническую котловину, ориентированную в северо-северо-западном направлении. Площадь озера 0.825 км², длина – 5.7 км, средняя ширина – 145 м. Рельеф дна сложный; максимальная глубина в центральной части до 70 м. Литоральная зона практически отсутствует. Заболоченность территории – 6–7%, населенных пунктов поблизости нет. В южной части высота берега достигает 50–60 м. Вода в озере слабоминерализованная ($\Sigma_{\text{ион}} = 8.5$ мг/л), гидрокарбонатного класса, группы кальция, слабокислая (pH = 6.1), с цветностью 65 градусов по Pt-Co шкале. Озеро мезотрофное ($P_{\text{общ}} = 16$ мкг/л); мезогумусное (гумусность = 15 ед.). Отмечена повышенная концентрация Fe_{общ} (0.18 мг/л), что является особенностью вод региона, а не показателем их загрязнения (Lozovik, 2013).

В рамках работы над созданием на озере Пизанец ООПТ выполнена оценка его современного состояния (Komulaunen et al., 2021). Впервые проведено его морфо-гидрологическое и гидрохимическое обследование, выполнен анализ структуры фитопланктона, фитоперифитона, микрофитобентоса, зоопланктона и зообентоса. Всего в

озере обнаружено 48 видов из 18 родов диатомовых водорослей (в фитопланктоне – 20 таксонов, в фитоперифитоне – 38), их численность в фитопланктоне достигает 39%, по биомассе эта группа доминирует (82%) (Komulainen et al., 2021). Установлено, что в настоящее время озеро не подвергается антропогенному влиянию, а структура гидробиоценозов типична для водоемов региона. Однако детально состав сообществ водных организмов, в том числе водорослей, не изучался.

Разнообразие природных условий карельских озер во многом определяет уникальность их альгологических сообществ, характеризующихся специфической таксономической структурой, ведущие позиции в которой занимают диатомовые водоросли (Genkal et al., 2015).

Цель работы – уточнение видового состава Bacillariophyta в малоизученном озере Пизанец.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В озере Пизанец было выбрано три участка, расположенных в северной, южной и центральной частях озера. Отбор проб выполнялся 2–3 августа 2020 г. Пробы фитопланктона отбирались батометром Рутнера в поверхностном горизонте (0–2 м), пробы микрофитобентоса – дночерпателем ДАК 250 с песчаных и илистых грунтов (5–7 м), пробы фитоперифитона смывались водой, счищались скальпелем или зубной щеткой с макрофитов, древесины и камней (0–0.7 м). Для диатомового анализа были использованы пробы из всех экологических группировок, собранные на трех исследованных участках. Освобождение створок диатомей от органического вещества проводили методом холодного сжигания (Balonov, 1975). Приготовленные препараты изучали в сканирующем электронном микроскопе JSM-6510LV. Полученные в процессе исследований негативы с изображением створок диатомовых водорослей хранятся в иконотеке С.И. Генкала.

При определении использовались отечественные и зарубежные систематические сводки (Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, b; Lange-Bertalot, Moser, 1994; Krammer, 1997a, b, 2000, 2002, 2003; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Reichardt, 1999; Lange-Bertalot, 2001; Levkov, 2009; Lange-Bertalot et al., 2011, 2017; Levkov et al., 2013, 2016; Kulikovskiy et al., 2016; Genkal et al., 2020). Экологическую принадлежность водорослей устанавливали согласно работе Бариновой с соавторами (Barinova et al., 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате изучения фитопланктона, фитоперифитона и микрофитобентоса выявлено 208 видов и разновидностей Bacillariophyta (соответственно 86, 93 и 131, включая 65 новых для флоры

Карелии (*) и 8 – для флоры России (**)) (табл. 1). Ниже приведен список таксонов, новых для флоры России, с краткими диагнозами, синонимикой и оригинальными иллюстрациями. В списке кроме того приведен перечень 13 представителей диатомовых, определенных только до уровня рода, с краткими описаниями и иллюстрациями.

Achnantheidium sieminskae Witkowski, Kulikovskiy et Riaux-Gobin (рис. 1, 1). Створка 19 мкм длиной, 2.4 мкм шириной, количество штрихов в 10 мкм – 34.

Cymbella hungarica (Grunow) Pantocsek (Syn.: *Cocconema hungaricum* Grunow, *Cymbella parva* var. *hungarica* (Grunow) Cleve, *Cymbella hungarica* var. *crassior* Pantocsek, *Cymbella signata* Pantocsek, *Cymbella hungarica* var. *signata* (Pantocsek) Cleve-Euler) (рис. 1, 2). Створка 31 мкм длиной, 8.3 мкм шириной, штрихов 12 в 10 мкм.

Eunotia subherkiniensis Lange-Bertalot (рис. 1, 3). Створки длиной 16.3–17.8 мкм, 4–4.5 мкм шириной, штрихов 16–18 в 10 мкм.

Frustulia septentrionalis Lange-Bertalot (рис. 1, 4). Створки длиной 70–105 мкм, 15–23 мкм шириной, штрихов 40 в 10 мкм.

Pinnularia pseudosimilis Krammer (рис. 1, 5). Створка длиной 46 мкм, 8.4 мкм шириной, штрихов 18 в 10 мкм.

Pinnularia reichardtii Krammer (рис. 1, 6). Створка длиной 112 мкм, 21.8 мкм шириной, штрихов 8 в 10 мкм.

Sellaphora crassulexigua (E. Reichardt) C.E. Wetzel et Ector (рис. 2, 6). Створка длиной 7.2 мкм, 3 мкм шириной, штрихов 33 в 10 мкм.

Stauroneis kuelbsii Lange-Bertalot (рис. 1, 7). Створка длиной 76 мкм, 14 мкм шириной, штрихов 18 в 10 мкм.

Achnantheidium species (рис. 1, 8). Створка длиной 23.5 мкм, 3 мкм шириной, штрихов 18 в 10 мкм.

Fragilaria sp. (рис. 1, 9). Створка длиной 27.2 мкм, 2.5 мкм шириной, штрихов 15 в 10 мкм.

Frustulia sp. (рис. 1, 10). Створка длиной 45.7 мкм, 10 мкм шириной, штрихов 35 в 10 мкм.

Navicula sp. 1 (рис. 2, 1). Створка длиной 20.6 мкм, 6.7 мкм шириной, штрихов 13 в 10 мкм.

Navicula sp. 2 (рис. 2, 2). Створка длиной 43.7 мкм, 6.0 мкм шириной, штрихов 14 в 10 мкм.

Nitzschia sp. (рис. 2, 3). Створка длиной 86 мкм, 3 мкм шириной, фибул 8 в 10 мкм, штрихов 48 в 10 мкм.

Pinnularia sp. 1 (рис. 2, 4). Створка длиной 45 мкм, 5.7 мкм шириной, штрихов 13 в 10 мкм.

Pinnularia sp. 2 (рис. 2, 5). Створка длиной 41.6 мкм, 7.6 мкм шириной, штрихов 11 в 10 мкм.

Sellaphora sp. 1 (рис. 2, 7). Створка длиной 26.2 мкм, 2.4 мкм шириной, штрихов 38 в 10 мкм.

Таблица 1. Видовой состав диатомовых озера Пизанец
Table 1. Species composition of diatoms in Lake Pizanets

	Вид Species	Фитопланктон Phytoplankton	Фитоперифитон Phytoperiphyton	Микрофитобентос Microphytobenthos
Класс Coscinodiscaceae				
1	<i>Aulacoseira alpigena</i> (Grunow) Krammer	+	+	+
2	<i>A. ambigua</i> (Grunow) Simonsen	+	—	—
3	<i>A. islandica</i> (O. Müller) Simonsen	+	—	—
4	<i>A. lacustris</i> (Grunow) Krammer	—	—	+
5	<i>A. lirata</i> (Ehrenberg) Ross	—	—	+
6	<i>A. nivaloides</i> (Camburn) English et Potapova	—	—	+
7	<i>A. perglabra</i> (Oestrup) Haworth	—	—	+
8	<i>A. paffiana</i> (Reinsh) Krammer	—	+	+
9	<i>A. scalaris</i> (Grunow) Houk, Klee et Passauer (*)	+	+	+
10	<i>A. septentrionalis</i> (Kamburn et Charles) Genkal et Kulikovskiy	—	—	+
11	<i>A. subarctica</i> (O. Müller) Haworth	+	—	—
12	<i>A. tenella</i> (Nygaard) Simonsen	+	—	—
13	<i>A. valida</i> (Grunow) Krammer	—	—	+
14	<i>Cyclotella distiguenda</i> Hustedt (*)	—	—	+
15	<i>Discostella stelligera</i> (Cleve et Grunow) Houk et Klee	—	+	+
16	<i>Pantocsekiella rossii</i> (Håkansson) K.T. Kiss et E. Ács	+	+	+
17	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grunow	+	—	+
18	<i>S. minutulus</i> (Kützing) Cleve et Möller	+	—	—
19	<i>S. triporus</i> Genkal et Kuzmin	—	+	—
Класс Fragilariophyceae				
20	<i>Asterionella formosa</i> Hassal	+	—	—
21	<i>Fragilaria austriaca</i> (Grunow) Lange-Bertalot	—	—	+
22	<i>F. capucina</i> Desmazieres	+	—	—
23	<i>F. crotonensis</i> Kitton	+	+	—
24	<i>F. exiguiformis</i> Lange-Bertalot	—	+	+
25	<i>F. gracilis</i> Oestrup	+	—	+
26	<i>F. lata</i> (Cleve-Euler) Renberg	—	+	—
27	<i>F. mesolepta</i> Rabenhorst	+	—	—
28	<i>F. nanana</i> Lange-Bertalot (*)	—	+	—
29	<i>Fragilaria</i> sp.	—	—	+
30	<i>F. vaucheriae</i> (Kützing) Petersen	+	—	—
31	<i>Fragilariforma quadrata</i> (Hustedt) Kharitonov	—	+	+
32	<i>Oxyneis binalis</i> var. <i>elliptica</i> (Flower) Kingston (*)	+	—	+
33	<i>Tabelaria flocculosa</i> (Roth) Kützing	+	+	+
34	<i>Tetracyclus glans</i> (Ehrenberg) Wills	—	+	+
35	<i>Ulnaria acus</i> (Kützing) Aboal	—	—	+
Класс Bacillariophyceae				
36	<i>Achnanthisidium anastasiae</i> (Kaczmarska) Chudaev et Gololobova (*)	+	+	+
37	<i>A. caledonicum</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot	+	+	—
38	<i>A. eutrophilum</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot (*)	—	—	+

Таблица 1. Продолжение

	Вид Species	Фитопланктон Phytoplankton	Фитоперифитон Phytoperiphyton	Микрофитобентос Microphytobenthos
39	<i>A. minutissimum</i> (Kützing) Czarnecki	+	+	+
40	<i>A. nodosum</i> (A. Cleve) Tseplik et Chudaev	+	+	+
41	<i>A. petersenii</i> (Hustedt) C.E. Wetzel, L. Ector, D.M. Williams et I. Jüttner	–	–	+
42	<i>A. pusillum</i> (Grunow) Czarnecki	–	+	+
43	<i>A. sieminskae</i> Witkowski, Kulikovskiy et Riaux-Gobin (**)	–	–	+
44	<i>Achnantheidium</i> sp.	–	–	+
45	<i>Adlafia minuscula</i> (Grunow) Lange-Bertalot	–	+	+
46	<i>Amphora copulata</i> (Kützing) Schoeman et Archibald	–	–	+
47	<i>Brachysira brebisonii</i> Ross	+	+	+
48	<i>B. follis</i> (Ehrenberg) Ross (*)	–	–	+
49	<i>B. neoexilis</i> Lange-Bertalot	–	+	+
50	<i>B. serians</i> (Brébissonii) Round et D.G. Mann	+	–	+
51	<i>Caloneis clevei</i> (Legerstedt) Cleve	–	–	+
52	<i>C. tenuis</i> (Gregory) Krammer	–	+	–
53	<i>C. undulata</i> (W. Gregory) Krammer	–	–	+
54	<i>Cavinula cocconeiformis</i> (Gregory ex Greville) D.G. Mann et Stickle	–	–	+
55	<i>C. pseudoscutiformis</i> (Hustedt) D.G. Mann et Stickle	+	+	–
56	<i>Chamaepinnularia hassiaca</i> (Krasske) Cantonati et Lange-Bertalot (*)	–	–	+
57	<i>C. mediocris</i> (Krasske) Lange-Bertalot (*)	–	–	+
58	<i>C. muscicola</i> (Petersen) Kulikovskiy, Lange-Bertalot et Witkowski (*)	–	–	+
59	<i>C. vyvermanii</i> Lange-Bertalot (*)	+	–	+
60	<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	+	–	–
61	<i>Cymbella hungarica</i> (Grunow) Pantocsek (**)	+	–	–
62	<i>C. mexicana</i> (Ehrenberg) Cleve	+	–	–
63	<i>C. tumida</i> (Brébisson) V. Heurck	+	–	–
64	<i>Cymbopleura incerta</i> (Grunow) Krammer	+	–	–
65	<i>C. naviculiformis</i> (Auerswald) Krammer	+	+	–
66	<i>C. perprocera</i> Krammer	–	–	+
67	<i>Encyonema cespitosum</i> Kützing	+	–	–
68	<i>E. gaenmannii</i> (Meister) Krammer	+	–	+
69	<i>E. hebridicum</i> Grunow ex Cleve	–	+	+
70	<i>E. minutum</i> (Hilse) D.G. Mann (*)	+	–	–
71	<i>E. neogracile</i> Krammer	+	+	+
72	<i>E. silesiacum</i> (Bleisch) D.G. Mann	–	+	–
73	<i>E. supergracile</i> Krammer et Lange-Bertalot	–	+	+
74	<i>Encyonopsis cesatii</i> (Rabenhorst) Krammer	–	+	+
75	<i>E. cesatiformis</i> Krammer (*)	–	+	–
76	<i>E. microcephala</i> (Grunow) Krammer (*)	–	+	–
77	<i>Eolimna minima</i> (Grunow) Lange-Bertalot	+	–	–
78	<i>Eucocconeis alpestris</i> (Brun) Lange-Bertalot	–	+	–

Таблица 1. Продолжение

	Вид Species	Фитопланктон Phytoplankton	Фитоперифитон Phytoperiphyton	Микрофитобентос Microphytobenthos
79	<i>Eucoconeis depressa</i> (Cleve) Lange-Bertalot	—	+	+
80	<i>E. diluviana</i> (Hustedt) Lange-Bertalot	—	+	+
81	<i>E. flexella</i> (Kützing) F. Meister	—	—	+
82	<i>Eunotia arcus</i> Ehrenberg (*)	+	+	—
83	<i>E. bactriana</i> Ehrenberg (*)	+	—	—
84	<i>E. biconstricta</i> (Grunow) Lange-Bertalot (*)	—	+	—
85	<i>E. bilunaris</i> (Ehrenberg) Schaarschmidt	—	+	+
86	<i>E. chelonia</i> Nörpel-Schempp, Lange-Bertalot et Metzeltin	+	—	—
87	<i>E. circumborealis</i> Lange-Bertalot et Nörpel-Schempp (*)	—	+	—
88	<i>E. diadema</i> Ehrenberg	—	+	+
89	<i>E. elegans</i> Oestrup	+	+	—
90	<i>E. exigua</i> (Brébisson ex Kützing) Rabenhorst (*)	+	+	—
91	<i>E. faba</i> Ehrenberg	+	+	+
92	<i>E. fallax</i> A. Cleve (*)	—	—	+
93	<i>E. flexuosa</i> (Brébisson ex Kützing) Kützing	—	+	+
94	<i>E. genuflexa</i> Nörpel-Schempp ex Lange-Bertalot et Metzeltin (*)	+	—	+
95	<i>E. hexaglyphis</i> Ehrenberg(*)	+	—	—
96	<i>E. iatriaensis</i> Foged	—	+	+
97	<i>E. implicata</i> Nörpel-Schempp, Alles et Lange-Bertalot	+	—	—
98	<i>E. incisa</i> Gregory	+	—	+
99	<i>E. meisterioides</i> Lange-Bertalot	+	—	+
100	<i>E. minor</i> (Kützing) Grunow	+	+	—
101	<i>E. naegelii</i> Migula	—	+	—
102	<i>E. neocompacta</i> var. <i>vixcompacta</i> Lange-Bertalot	—	—	+
103	<i>E. pseudogroenlandica</i> Lange-Bertalot et Tagliaventi	+	—	+
104	<i>E. satelles</i> (Nörpel-Schempp et Lange-Bertalot) Nörpel-Schempp et Lange-Bertalot	—	+	—
105	<i>E. scandiorussika</i> Kulikovskiy, Lange-Bertalot, Genkal et Witkovski	+	—	—
106	<i>E. serra</i> Ehrenberg	—	—	+
107	<i>E. solerolii</i> (Kützing) Rabenhorst	—	+	+
108	<i>E. subarquatoides</i> Alles, Nörpel et Lange-Bertalot	+	—	+
109	<i>E. subherkiniensis</i> Lange-Bertalot (**)	—	—	+
110	<i>E. tenella</i> (Grunow) Hustedt	—	—	+
111	<i>E. tetraodon</i> Ehrenberg	—	+	—
112	<i>Fallacia subhamilata</i> (Grunow) D.G. Mann (*)	+	—	—
113	<i>Frustulia crassinervia</i> (Brébisson) Lange-Bertalot et Krammer	+	+	+
114	<i>F. erifuga</i> Lange-Bertalot et Krammer	—	—	+
115	<i>F. saxonica</i> Rabenhorst	+	+	+
116	<i>F. septentrionalis</i> Lange-Bertalot (**)	—	+	+

Таблица 1. Продолжение

	Вид Species	Фитопланктон Phytoplankton	Фитоперифитон Phytoperiphyton	Микрофитобентос Microphytobenthos
117	<i>Frustulia</i> sp.	—	—	+
118	<i>Gomphosphenia stoermeri</i> Kociolek et Thomas (*)	—	—	+
119	<i>Gyrosigma spencerii</i> (Quekett) Griffith et Henfrey	+	—	—
120	<i>Humidophila schmassmannii</i> (Hustedt) Buczko et Wojtal	—	—	+
121	<i>Karayevia clevei</i> (Grunow) Bukhtiyarova	+	—	—
122	<i>Kobayasiella parasubtilissima</i> (Kobayasi et Nagumo) Lange-Bertalot (*)	+	+	+
123	<i>Microcostatus naumanii</i> (Hustedt) Lange-Bertalot	—	+	—
124	<i>Navicula angusta</i> Grunow	+	+	+
125	<i>N. cryptocephala</i> Kützing	+	+	+
126	<i>N. cryptonella</i> Lange-Bertalot (*)	+	—	—
127	<i>N. radiosa</i> Kützing	—	—	+
128	<i>N. rhyngocephala</i> Kützing	—	—	+
129	<i>Navicula</i> sp. 1	+	—	—
130	<i>Navicula</i> sp. 2	—	—	+
131	<i>N. subalpina</i> Reichardt (*)	—	—	—
132	<i>N. venerabilis</i> Hohn et Hellerman	+	—	+
133	<i>Neidium affine</i> var. <i>longiceps</i> (Gregory) Cleve	—	+	—
134	<i>N. alpinum</i> Hustedt (*)	—	—	+
135	<i>N. ampliatum</i> (Ehrenberg) Krammer	—	+	+
136	<i>N. apiculatum</i> Reimer (*)	—	—	+
137	<i>N. densestriatum</i> (Oesrup) Krammer	—	—	+
138	<i>N. hercynicum</i> A. Mayer	+	+	—
139	<i>N. hitchcockii</i> (Ehrenberg) Cleve	+	—	+
140	<i>N. iridis</i> (Ehrenberg) Cleve	—	—	+
141	<i>Nitzschia angustata</i> (W. Smith) Grunow	—	+	—
142	<i>N. baciliformis</i> Hustedt (*)	+	—	+
143	<i>N. bryophila</i> (Hustedt) Hustedt (*)	—	—	+
144	<i>N. capitellata</i> Hustedt (*)	—	—	+
145	<i>N. dissipata</i> var. <i>media</i> (Hantzsch) Grunow	—	—	+
146	<i>N. fonticola</i> Grunow	—	—	+
147	<i>Nitzschia</i> species	—	+	—
148	<i>N. vermicularis</i> (Kützing) Hantzsch	—	+	+
149	<i>Nupela impexa</i> (Lange-Bertalot) Genkal et Kharitonov	—	—	+
150	<i>N. silvahercynia</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot	—	—	+
151	<i>N. tenuicephala</i> (Hustedt) Lange-Bertalot	—	—	+
152	<i>Peronia fibula</i> (Brébisson et Kützing) Ross	—	—	+
153	<i>Pinnularia acuminata</i> W. Smith (*)	+	—	+
154	<i>P. biceps</i> Gregory	—	+	+
155	<i>P. brebissonii</i> (Kützing) Rabenhorst	—	+	+
156	<i>P. decrescens</i> var. <i>rhombaria</i> Krammer (*)	—	+	—
157	<i>P. divergens</i> var. <i>media</i> Krammer	—	—	+

Таблица 1. Продолжение

	Вид Species	Фитопланктон Phytoplankton	Фитоперифитон Phytoperiphyton	Микрофитобентос Microphytobenthos
158	<i>Pinnularia divergens</i> var. <i>subbacillaris</i> Krammer (*)	—	+	—
159	<i>P. divergens</i> var. <i>sublinearis</i> P.T. Cleve	—	+	+
160	<i>P. divergentissima</i> var. <i>subrostrata</i> Cleve-Euler	+	—	—
161	<i>P. esoxiformis</i> Fusey	+	+	+
162	<i>P. gibba</i> Ehrenberg	—	+	—
163	<i>P. graciloides</i> var. <i>triundulata</i> (Fontell) Krammer	—	—	+
164	<i>P. islandica</i> Oestrup (*)	—	+	—
165	<i>P. isseliana</i> Krammer (*)	—	+	+
166	<i>P. krammeri</i> Metzeltin (*)	+	—	+
167	<i>P. lange-bertalotii</i> Krammer (*)	—	+	+
168	<i>P. nodosa</i> (Ehrenberg) W. Smith	—	—	+
169	<i>P. perspicua</i> Krammer (*)	—	—	+
170	<i>P. pseudosimilis</i> Krammer (**)	+	—	—
171	<i>P. reichardtii</i> Krammer (**)	+	—	+
172	<i>P. rhombarea</i> var. <i>halophila</i> Ehrenberg (*)	—	—	+
173	<i>P. rhombarea</i> Krammer var. <i>rhombarea</i> (*)	—	—	+
174	<i>P. rupestris</i> Hantzsch (*)	—	+	—
175	<i>Pinnularia</i> sp. 1	—	+	—
176	<i>Pinnularia</i> sp. 2	—	—	+
177	<i>P. stomatophora</i> (Grunow) Cleve (*)	—	+	—
178	<i>P. suchlandtii</i> Hustedt (*)	—	+	—
179	<i>P. subanglica</i> Krammer	—	+	+
180	<i>P. viridis</i> (Nitzsch) Ehrenberg	+	—	+
181	<i>P. viridiformis</i> Krammer	—	+	—
182	<i>Planathidium abbreviatum</i> (Reimer) Potapova (*)	+	—	—
183	<i>P. delicatulum</i> (Kützing) Round et Bukhtiyarova	+	—	—
184	<i>Psammothidium altaicum</i> (V.S. Poretzky) Bukhtiyarova	+	+	+
185	<i>P. chlidanos</i> (Hohn et Helleman) Lange-Bertalot	+	+	—
186	<i>P. curtissimum</i> (J.R. Carter) Aboal (*)	—	+	—
187	<i>P. daonense</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot	+	—	—
188	<i>P. delicatulum</i> (Kützing) Round et Bukhtiyarova	+	—	—
189	<i>P. didymum</i> (Hustedt) Bukhtiyarova et Round	+	—	+
190	<i>P. helveticum</i> (Hustedt) Bukhtiyarova et Round	—	+	+
191	<i>P. levanderi</i> (Hustedt) Bukhtiyarova et Round (*)	+	+	+
192	<i>P. kuelsbii</i> (Lange-Bertalot) Bukhtiyarova et Round	+	—	+
193	<i>P. subatomoides</i> (Hustedt) Bukhtiyarova et Round	—	+	—
194	<i>P. subsalsum</i> (J.B. Petersen) Kulikovskiy, Witkowski et Plinski (*)	—	—	+
195	<i>P. ventrale</i> (Krasske) Bukhtiyarova et Round (*)	+	+	—
196	<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C. Agardh) Lange-Bertalot	+	+	—
197	<i>Sellaphora atomoides</i> (Grunow) Wetzel et Van de Vijver (*)	—	—	+

Таблица 1. Окончание

	Вид Species	Фитопланктон Phytoplankton	Фитоперифитон Phytoperiphyton	Микрофитобентос Microphytobenthos
198	<i>Sellaphora bacillum</i> (Ehrenberg) D.G. Mann	–	+	–
199	<i>S. blackfordensis</i> D.G. Mann et S. Droop (*)	+	–	–
200	<i>S. crassulexigua</i> (E. Reichardt) Wetzel et Ector (**)	+	+	–
201	<i>S. elorantana</i> (Lange-Bertalot) C.E. Wetzel emend. Genkal	–	+	+
202	<i>S. obesa</i> D.G. Mann et Bayer (*)	–	–	+
203	<i>S. pseudopupula</i> (Krasske) Lange-Bertalot (*)	–	–	+
204	<i>Sellaphora</i> sp. 1	–	+	–
205	<i>Sellaphora</i> sp. 2	–	–	+
206	(?) <i>Sellaphora</i> sp. 3	+	–	+
207	<i>S. stauroneiodes</i> (Lange-Bertalot) J. Veseda et J.R. Johansen	–	–	+
208	<i>S. stroemii</i> (Hustedt) D.G. Mann (*)	+	–	–
209	<i>Semiorbis hemicyclus</i> (Ehrenberg) Patrick	–	+	+
210	<i>Stauroneis amphicephala</i> Kützing (*)	–	+	–
211	<i>S. anceps</i> Ehrenberg	–	–	+
212	<i>S. kuelbsii</i> Lange-Bertalot (**)	–	–	+
213	<i>S. legimen</i> (Ehrenberg) Kützing	–	+	+
214	<i>S. reichardtii</i> Lange-Bertalot, Cavacini, Tagliaventi et Alfinito	–	+	–
215	<i>Stauroneis</i> sp. 1	–	+	–
216	<i>Stauroneis</i> sp. 2	–	+	+
217	<i>Stenopterobia anceps</i> (Lewis) Brébisson ex Van Heuck	–	–	+
218	<i>S. curvula</i> (W. Smith) Krammer	+	+	+
219	<i>Surirella linearis</i> W. Smith var. <i>linearis</i>	–	+	+
220	<i>S. linearis</i> var. <i>helvetica</i> (Brun) Meister (*)	–	–	+
221	<i>S. tenera</i> Gregory	–	–	+

* – new taxon to the flora of Karelia; ** – new taxon to the flora of Russia.

Sellaphora sp. 2 (рис. 2, 8). Створка длиной 26.5 мкм, 4.1 мкм шириной, штрихов 34 в 10 мкм.

(?)*Sellaphora* sp. 3 (рис. 2, 9). Створка длиной 10 мкм, 3.3 мкм шириной, штрихов 27 в 10 мкм.

Stauroneis sp. 1 (рис. 2, 10). Створка длиной 76 мкм, 14.3 мкм шириной, штрихов 20 в 10 мкм.

Stauroneis sp. 2 (рис. 2, 11). Створки длиной 40–45 мкм, 5.7–7 мкм шириной, штрихов 35–40 в 10 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ

По литературным данным в фитопланктоне озера обнаружено 20 таксонов диатомовых водорослей из 14 родов, включая 2 определенных только до рода (Komulaynen et al., 2021), что значительно меньше наших данных – соответственно 86 (включая определенные до уровня рода) из

33 родов. Первое исследование фитопланктона показало, что в большинстве отмеченных родов обнаружено по 1 виду и лишь в 4 родах их больше (*Aulacoseira* – по 4 вида, *Cyclotella*, *Pinnularia* и *Tabellaria* по 2 вида) (Komulaynen et al., 2021). В нашем материале только 17 родов включали по одному виду, а максимальное число видов и разновидностей отмечено в родах *Aulacoseira* (6), *Psammothidium* (7) и *Eunotia* (15). В фитоперифитоне по литературным источникам было обнаружено 38 таксонов Bacillatiophyta из 14 родов и здесь таксономическое разнообразие в пределах родов было выше, чем в фитопланктоне – всего в 4 зафиксировали по одному виду, а наиболее богатыми в таксономическом плане оказались *Symbella*, *Eunotia* и *Gomphonema* (по 4 таксона) и *Pinnularia* (7) (Komulaynen et al., 2021). Мы зафиксировали значительно больше видов и разновидностей – 93 (включая определенные до уровня рода) из 32 родов.

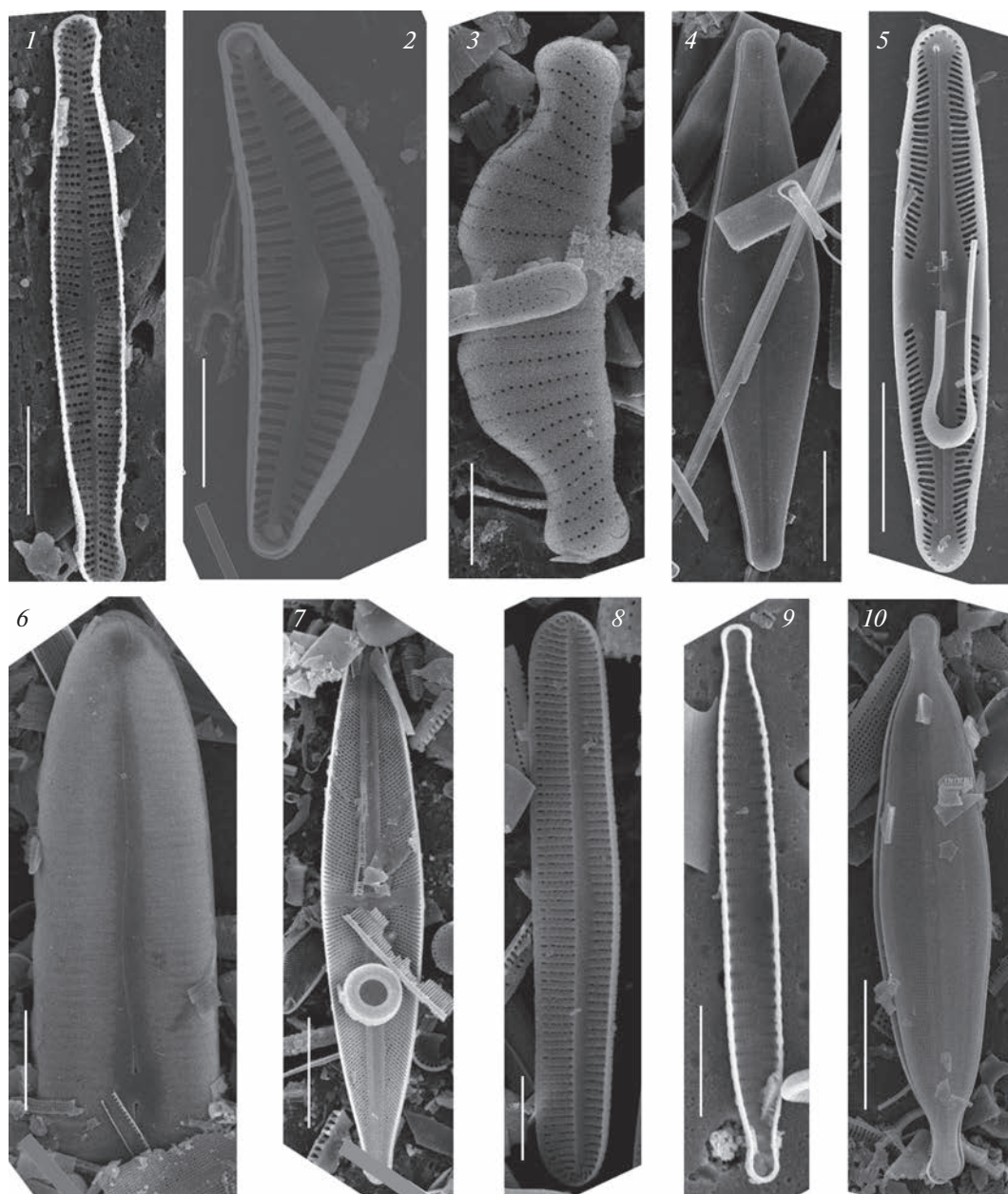


Рис. 1. Электронные микрофотографии створок (СЭМ).

1 – *Achnantheidium sieminskae*; 2 – *Cymbella hungarica*; 3 – *Eunotia subherkiniensis*; 4 – *Frustulia septentrionalis*; 5 – *Pinnularia pseudosimilis*; 6 – *P. reichardtii*; 7 – *Stauroneis kuelbsii*; 8 – *Achnantheidium* sp.; 9 – *Fragilaria* sp.; 10 – *Frustulia* sp. 1, 2, 5, 7–9 – створка с внутренней поверхности; 3, 4, 6, 10 – створка с наружной поверхности. Масштаб: 1, 2, 9 – 5 мкм; 3, 8 – 2 мкм; 4 – 20 мкм; 5, 6, 7, 10 – 10 мкм.

Fig. 1. Electron micrographs of valves (SEM).

1 – *Achnantheidium sieminskae*; 2 – *Cymbella hungarica*; 3 – *Eunotia subherkiniensis*; 4 – *Frustulia septentrionalis*; 5 – *Pinnularia pseudosimilis*; 6 – *P. reichardtii*; 7 – *Stauroneis kuelbsii*; 8 – *Achnantheidium* sp.; 9 – *Fragilaria* sp.; 10 – *Frustulia* sp. 1, 2, 5, 7–9 – internal view of the valve; 3, 4, 6, 10 – external view of the valve. Scale bars: 1, 2, 9 – 5 μm; 3, 8 – 2 μm; 4 – 20 μm; 5, 6, 7, 10 – 10 μm.

При этом, наибольшее видовое богатство наблюдали в родах *Psammothidium* (8), *Eunotia* (15) и *Pinnularia* (16), что отчасти соответствует литературным данным (Komulainen et al., 2021). Первые данные по диатомовым микрофитобентоса озера Пизанец, полученные при проведении этого ис-

следования, показали, что его таксономический спектр богаче фитопланктона и фитоперифитона как на видовом, так и родовом уровнях, соответственно 131 (включая определенные до уровня рода) и 38. Максимальное число таксонов также, как и в фитоперифитоне, зафиксировали в родах

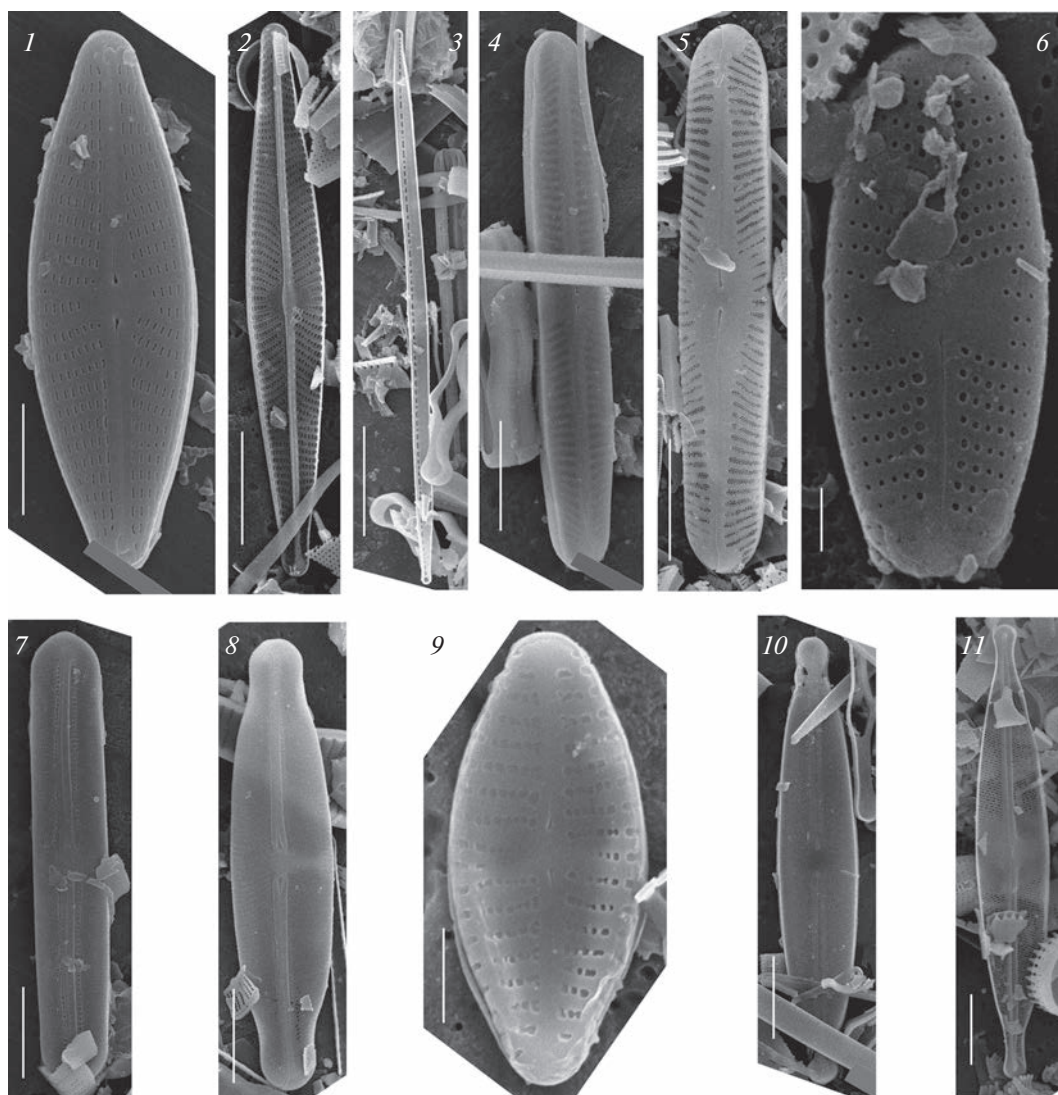


Рис. 2. Электронные микрофотографии створок (СЭМ).

1 – *Navicula* sp. 1; 2 – *Navicula* sp. 2; 3 – *Nitzschia* sp.; 4 – *Pinnularia* sp. 1; 5 – *Pinnularia* sp. 2; 6 – *Sellaphora crassulexigua*; 7 – *Sellaphora* sp. 1; 8 – *Sellaphora* sp. 2; 9 – (?)*Sellaphora* sp. 3; 10 – *Stauroneis* sp. 1; 11 – *Stauroneis* sp. 2. 1, 4–10 – створка с наружной поверхности; 2, 3, 11 – створка с внутренней поверхности. Масштаб: 1, 7, 8 – 5 мкм; 2, 4, 5, 11 – 10 мкм; 3, 10 – 20 мкм; 6, 9 – 1 мкм.

Fig. 2. Electron micrographs of valves (SEM).

1 – *Navicula* sp. 1; 2 – *Navicula* sp. 2; 3 – *Nitzschia* sp.; 4 – *Pinnularia* sp. 1; 5 – *Pinnularia* sp. 2; 6 – *Sellaphora crassulexigua*; 7 – *Sellaphora* sp. 1; 8 – *Sellaphora* sp. 2; 9 – (?)*Sellaphora* sp. 3; 10 – *Stauroneis* sp. 1; 11 – *Stauroneis* sp. 2. 1, 4–10 – external view of the valve; 2, 3, 11 – internal view of the valve. Scale bars: 1, 7, 8 – 5 μm; 2, 4, 5, 11 – 10 μm; 3, 10 – 20 μm; 6, 9 – 1 μm.

Eunotia (15) и *Pinnularia* (18), а также в пределах рода *Aulacoseira* (9), большинство представителей которого относятся к планктонным видам. Таким образом, по литературным данным в фитопланктоне и фитоперифитоне озера ранее обнаружено всего 48 видов из 18 родов (Komulaynen et al., 2021), в то время как при изучении наших материалов всего в альгоценозах озера выявлено 208 видов и разновидностей диатомовых водорослей из 45 родов.

Большинство идентифицированных в озере Пизанец диатомовых водорослей в разных про-

порциях встречались и в других водоемах и водотоках республики Карелия (Komulaynen et al., 2006; Genkal et al., 2015). Это, по-видимому, указывает на сходство условий формирования альгофлоры в регионе и определяющую роль климата. Специфика диатомовой флоры озера Пизанец связана с разнообразием донных, пеннатных форм. Многие из них оказались новыми для альгофлоры России и Карелии. Они были выявлены, главным образом, в пробах микрофитобентоса и являются для него характерными (Davudova,

1975), однако, исследования собственно микрофитобентоса проводятся в водоемах не так часто.

Многие из выявленных таксонов являются индикаторами различных характеристик среды.

Большая часть выявленных в альгофлоре озера видов — это бентосные в широком смысле формы, т.е. связанные с субстратом (97 или 77.6% от общего количества таксонов).

По приуроченности к температурному режиму преобладали индифференты (71.4%). Отмечены так же эвритермные и холодноводные виды.

Среди видов-индикаторов кислотности водной среды (113 таксонов) преобладали ацидофилы (47.7%). Разнообразие алкалофилов (23.0%) и индифферентов (29.2%) значительно меньше. Единично встречены алкалибионты.

По отношению к минерализации 57.7% перечня индикаторных видов (104 таксона) — это индифференты, т.е. типичные обитатели пресных вод. Галофилы, предпочитающие воды с повышенной минерализацией, составляли только 5.8% видов-индикаторов солености воды. Доля галофобов более заметна (30.8%).

По отношению к степени загрязнения воды органическими веществами преобладали эврисапробы (62.9% индикаторных видов) — водоросли, устойчивые к органическому загрязнению, обычно развивавшиеся в слабо- и умеренно загрязненных водах. Обитателей чистых и слабо загрязненных вод — сапроксенов — значительно меньше (30.6%). Сапрофилы, преобладающие в водах с сильным органическим загрязнением, наименее заметны — 6.5%.

Значительное число индикаторов сапробности (107 таксонов) позволило корректно провести сапробиологический анализ альгоценозов. В их составе выявлены виды-индикаторы сапробности — от ксеносапробной до полисапробной. Обитатели чистых вод ксено-, олигосапробионты и обитатели переходной между ними (χ -о, о- χ) зоны — выявлены в количестве 66 и составляют 61.6% от общего числа найденных видов-индикаторов сапробности. К обитателям загрязненных и грязных вод относится всего 1 вид (*Navicula capitellata*). Более трети индикаторов сапробности (37.3%) являются видами с высокой степенью толерантности к содержанию органических веществ и могут успешно вегетировать как в чистых, так и в насыщенных органикой водах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение материалов по озеру Пизанец в значительной степени расширило таксономический спектр диатомовых водорослей фитопланктона и фитоперифитона на видовом и родовом уровнях, а также позволило получить первые данные по микрофитобентосу. Всего в озере выявлено 208

таксонов Bacillariophyta видового и внутривидового ранга из 45 родов, в том числе 65 видов и разновидностей — новых для флоры Карелии и 8 — для России. Большая часть обнаруженных таксонов относятся к бентосным видам, по отношению к температурному режиму и минерализации — к индифферентам, к рН среды — ацидофилам, по отношению к степени загрязнения воды органическими веществами — эврисапробам.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственных заданий по темам FMEN-2022-07 (КарНЦРАН) и № 121051100099-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Balonov] Балонов И.М. 1975. Подготовка водорослей к электронной микроскопии. — В кн.: Методика изучения биогеоценозов. М. С. 87–89.
- [Barinova et al.] Баринаова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. 2006. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив. 498 с.
- [Genkal et al.] Генкал С.И., Чекрыжева Т.А., Комулайнен С.Ф. 2015. Диатомовые водоросли водоемов и водотоков Карелии. М. 202 с.
- [Genkal et al.] Генкал С.И., Куликовский М.С., Кузнецова И.В. 2020. Современные пресноводные центрические диатомовые водоросли России. Ярославль. 433 с.
- [Gosudarstvennyu...] Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2020 г. Министерство природных ресурсов и экологии Республики Карелия. 2021. Петрозаводск. 277 с.
- [Davudova] Давыдова Н.Н. 1975. Диатомеи донных отложений литоральной зоны Онежского озера. — В кн.: Литоральная зона Онежского озера. Л. С. 192–208.
- [Komulaunen et al.] Комулайнен С.Ф., Чекрыжева Т.А., Вислянская И.Г. 2006. Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск. 78 с.
- [Komulaunen et al.] Комулайнен С.Ф., Барышев И.А., Круглова А.Н., Сластина Ю.Л., Потахин М.С., Галахина Н.Е., Никерова К.М. 2021. Озеро Пизанец (республика Карелия, Россия) — новый объект для создания ООПТ. — Трансформация экосистем. 4 (2): 1–12.
<https://doi.org/10.23859/estr-201126>
- Krammer K. 1997a. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1. Allgemeines und *Encyonema* part. — *Bibliotheca Diatomologica*. 36: 1–382.
- Krammer K. 1997b. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. *Encyonema* part., *Encyonopsis* und *Cymbellopsis*. — *Bibliotheca Diatomologica*. 37: 1–469.
- Krammer K. 2000. *Pinnularia*. — *Diatoms of Europe*. 1: 1–703.
- Krammer K. 2002. *Cymbella*. — *Diatoms of Europe*. 3: 1–584.

- Krammer K. 2003. *Cymbopleura*, *Delicata*, *Navicymbula*, *Gomphocymbellopsis*, *Afrocymbella*. — Diatoms of Europe. 4: 1–530.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae. Teil 1. Naviculaceae. — Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart; New York. 876 s.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988. Bacillariophyceae. Teil 2. Epithemiaceae, Bacillariaceae, Surirellaceae. — Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart. 536 s.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991a. Bacillariophyceae. Teil 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. — Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart, New York. 576 s.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991b. Bacillariophyceae. zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*. — Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart. 437 s.
- [Kulikovskiy et al.] Куликовский М.С., Глушенко А.Н., Генкал С.И., Кузнецова И.В. 2016. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль. 804 с.
- Lange-Bertalot H. 2001. *Navicula* sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* sensu lato *Frustulia*. — Diatoms of Europe. 2: 1–526.
- Lange-Bertalot H., Genkal S.I. 1999. Diatoms of Siberia. I. — Iconographia Diatomologica. 6: 7–272.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. 2017. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmittens-Oberreifenberg. 942 p.
- Lange-Bertalot H., Bak M., Witkowski A. 2011. *Eunotia* and some related genera. — Diatoms of Europe. 6: 1–747.
- Lange-Bertalot H., Moser G. 1994. Brachysira-Monographie der Gattung. — Bibliotheca Diatomologica. 29: 1–212.
- Levkov Z. 2009. *Amphora* sensu lato. — Diatoms of Europe. 5: 1–916.
- Levkov Z., Metzeltin D., Pavlov A. 2013. *Luticola*, *Luticolopsis*. — Diatoms of Europe. 7: 1–697.
- Levkov Z., Mitić-Kopanja D., Reichardt E. 2016. The diatom genus *Gomphonema* from the Republik of Macedonia. — Diatoms of Europe. 8: 1–552.
- [Lozovik] Лозовик П.А. 2013. Геохимическая классификация поверхностных вод гумидной зоны на основе их кислотно-основного равновесия. — Водные ресурсы. 40(6): 583–592. <https://doi.org/10.7868/S0321059613060072>
- [Ozera...] Озера Карелии. Справочник. 2013. Петрозаводск. 464 с.
- Reichardt E. 1999. Zur revision der gattung *Gomphonema*. — Iconographia Diatomologica. 8: 1–203.

DIATOMS IN ALGOCENOSES OF PISANETS LAKE (REPUBLIC OF KARELIA)

S. I. Genkal^{a,#} and S. F. Komulaynen^{b,##}

^a*Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences
Borok, Yaroslavl Region, 152742, Russia*

^b*Institute of Biology, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences
Pushkinskaya Str., 11, Petrozavodsk, 185910, Russia*

[#]*e-mail: genkal@ibiw.ru*

^{##}*e-mail: komsf@mail.ru*

The scanning electron microscopy study of phytoplankton, phytoplankton and microphytobenthos has revealed 208 taxa of Bacillariophyta of specific and intraspecific ranks in Pisanets Lake. Among them, 66 species and varieties are new to the flora of Karelia, including 8 ones new to the flora of Russia. Some algae (13) are identified only to the genus. An ecological assessment of the species composition in relation to the characteristics of the environment is carried out.

Keywords: phytoplankton, phytoplankton, microphytobenthos, Bacillariophyta, Pisanets Lake, Republic of Karelia, electron microscopy

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignments on the topics FMEN-2022-07 (Karelian Research Centre RAS) and No. 121051100099-5.

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. 87–8 (In Russ.).
- Barinova S.S., Medvedeva L.A., Anisimova O.V. 2006. Bioraznoobraziye vodorosley-indikatorov okruzhayushchey sredy [Biodiversity of algae-indicators of the environment]. Tel-Aviv. 498 p. (In Russ.).
- Genkal S.I., Chekryzheva T.A., Komulaynen S.F. 2015. Diatom algae in waterbodies and watercourses of Karelia. Moscow. 202 p. (In Russ.).
- Genkal S.I., Kulikovskiy M.S., Kuznetsova I.V. 2020. The recent freshwater centric diatoms of Russia. Yaroslavl. 433 p. (In Russ.).
- Gosudarstvennyy doklad o sostoyanii okruzhayushchey sredy Respubliki v 2020 g. Ministerstvo prirodnikh re-

- sursov i ekologii Respubliki Kareliya. [State Report on the State of the Environment of the Republic of Karelia in 2020. Ministry of Natural Resources and Ecology of the Republic of Karelia]. 2021. Petrozavodsk. 277 p. (In Russ.).
- Davudova N.N. 1975. Diatomei donnykh otlozheniy litoralnoy zony Onezhskogo ozera [Diatoms of bottom sediments of the littoral zone of Lake Onega]. – In: Littoral zone of Lake Onega. Leningrad. P. 192–208 (In Russ.).
- Komulaynen C.F., Chekruzhet 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. 78 p. (In Russ.).
- Komulaynen C.F., Baryshev I.A., Kruglova A.N., Slastina Yu.L., Potakhin M.S., Galakhina N.E., Nikerova K.M. 2021. Ozero Pizanets (Respublika Kareliya, Rossia) – novyy obekt dlya sozdaniya OOPT [Lake Pizanets (Republic of Karelia, Russia) is a new object for the creation of protected areas]. – Ecosystem transformation. 4 (2): 1–12 (In Russ.).
<https://doi.org/10.23859/estr-201126>
- Krammer K. 1997a. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1. Allgemeines und *Encyonema* part. – Bibliotheca Diatomologica. 36: 1–382.
- Krammer K. 1997b. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. *Encyonema* part., *Encyonopsis* und *Cymbellopsis*. – Bibliotheca Diatomologica. 37: 1–469.
- Krammer K. 2000. *Pinnularia*. – Diatoms of Europe. 1: 1–703.
- Krammer K. 2002. *Cymbella*. – Diatoms of Europe. 3: 1–584.
- Krammer K. 2003. *Cymbopleura*, *Delicata*, *Navicymbula*, *Gomphocymbellopsis*, *Afrocymbella*. – Diatoms of Europe. 4: 1–530.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae. Teil 1. Naviculaceae. – Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart; New York. 876 s.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988. Bacillariophyceae. Teil 2. Epithemiaceae, Bacillariaceae, Surirellaceae. – Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart. 536 s.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991a. Bacillariophyceae. Teil 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. – Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart, New York. 576 s.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991b. Bacillariophyceae. zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*. – Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart. 437 s.
- Kulikovskiy M.S., Glushchenko A.M., Genkal S.I., Kuznetsova I.V. 2016. Identification book of diatoms from Russia. Yaroslavl. 804 p. (In Russ.).
- Lange-Bertalot H. 2001. *Navicula* sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* sensu lato Frustulia. – Diatoms of Europe. 2: 1–526.
- Lange-Bertalot H., Genkal S.I. 1999. Diatoms of Siberia. I. – Iconographia Diatomologica. 6: 7–272.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. 2017. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmitten-Oberreifenberg. 942 p.
- Lange-Bertalot H., Bak M., Witkowski A. 2011. *Eunotia* and some related genera. – Diatoms of Europe. 6: 1–747.
- Lange-Bertalot H., Moser G. 1994. Brachysira-Monographie der Gattung. – Bibliotheca Diatomologica. 29: 1–212.
- Levkov Z. 2009. *Amphora* sensu lato. – Diatoms of Europe. 5: 1–916.
- Levkov Z., Metzeltin D., Pavlov A. 2013. *Luticola*, *Luticolopsis*. – Diatoms of Europe. 7: 1–697.
- Levkov Z., Mitić-Kopanja D., Reichardt E. 2016. The diatom genus *Gomphonema* from the Republic of Macedonia. – Diatoms of Europe. 8: 1–552.
- Lozovik P.A. 2013. Geokhimicheskaya klassifikatsiya poverkhnostnykh vod gumidnoy zony na osnove ikh kislotno-osnovnogo ravnovesiya [Geochemical classification of surface waters of the humid zone based on their acid-base equilibrium]. – Vodnye resursy. 40(6): 583–592 (In Russ.).
<https://doi.org/10.7868/S0321059613060072>
- Ozera Karelii [Lakes of Karelia. Guide]. 2013. Petrozavodsk. 464 p. (In Russ.).
- Reichardt E. 1999. Zur revision der gattung *Gomphonema*. – Iconographia Diatomologica. 8: 1–203.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФЛОРЫ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ БАССЕЙНА РЕКИ ЗЕЯ (АМУРСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2023 г. Л. А. Медведева

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН
пр. 100-летия Владивостоку, 159, Владивосток, 690022, Россия

*e-mail: medvedeva@biosoil.ru

Поступила в редакцию 21.04.2022 г.

После доработки 29.05.2023 г.

Принята к публикации 06.06.2023 г.

Приведены результаты изучения диатомовых водорослей бассейна р. Зeya по составу. Аннотированный список обнаруженных водорослей насчитывает 245 таксонов, относящихся к 232 видам из 65 родов Bacillariophyta. В р. Зeya и водотоках ее бассейна преобладали бентосные организмы (72.0% от общего числа таксонов), индифферентные по отношению к солености воды (56.5%), предпочитающие слабощелочную среду (30.2%) и являющиеся показателями практически чистых вод (28.5%). Большинство видов водорослей широко распространены и относятся к азональным (космополитным) видам с обширными ареалами (56.7%). К числу интересных и редких видов, обладающих ограниченным распространением, можно отнести *Brebissonia boeckii*, *Cymbella amplificata*, *Cymbopleura stauroneiformis*, *Gomphonema angusticephalum*, *Tetracyclus glans*.

Ключевые слова: Bacillariophyta, диатомовые водоросли, экология, распространение, Дальний Восток, Россия

DOI: 10.31857/S0006813623060054, **EDN:** UOZFLD

Первые сведения о водорослях р. Зeya были получены Б.В. Скворцовым (Skvortzow, 1917). В торфяных болотах, расположенных в верховьях реки, обнаружены десмидиевые и диатомовые водоросли, описан новый вид *Cosmarium amurense* Skvortzow. В начале 21 века было проведено обследование верхнего участка бассейна р. Зeya и некоторых ее притоков. Впервые были получены данные по составу альгофлоры, обнаружено 159 видов диатомовых водорослей (с разновидностями и формами – 185), что составило 61.2% от общего числа видов (Medvedeva, 2010a). Охарактеризованы особенности сообществ перифитонных водорослей реки Зeya после плотины Зейской ГЭС (Medvedeva, 2016a). Обнаружено 73 вида диатомовых водорослей (включая внутривидовые таксоны – 79), при этом основную роль в сложении биомассы играли виды родов *Encyonema*, *Hannaea*, *Ulnaria*. Обследование среднего течения реки позволило обнаружить 178 видов диатомей (с разновидностями и формами – 197) (Medvedeva, 2021). На основании данных о численности и биомассе водорослей обрастаний был сделан анализ структуры альгосообществ на уровне отделов и видов (Medvedeva, Semenchenko, 2019).

Цель настоящей работы – обобщить полученные нами ранее данные по видовому составу диатомовых водорослей обследованного района реки Зeya. Общий эколого-географический анализ флоры диатомей проводится нами впервые.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Река Зeya – крупнейший левобережный приток реки Амур. Общая протяженность реки 1242 км, площадь ее водосбора составляет 233 тыс. км² и целиком располагается в пределах Амурской области, захватывая 64% ее территории. Истоки реки Зeya находятся на южном склоне Станового хребта на высоте 1900 м. Почти все притоки р. Зeya берут начало на отрогах горных хребтов и в верховьях представляют собой бурные потоки, протекающие по узким ущельям. На территории Зейско-Буреинской низменности водотоки обретают спокойное течение (от 0.8 до 1.4–1.7 м/с), образуют протоки и острова. Широкие поймы изобилуют старичными озерами с заболоченными берегами. На территории Зейского бассейна широкое распространение имеет многолетняя мерзлота, речные и грунтовые наледи сохраняются местами до летнего сезона (Resursy..., 1966; Sirotsky, Teslen-

ко, 2010). В среднем течении долина реки расширяется до 10 км. Река образует излуины, протоки, острова и косы. Здесь река принимает наиболее крупные притоки: справа — Уркан, Тынду, слева — Дел. После впадения р. Селемджа р. Зея превращается в мощную равнинную реку.

В Амур р. Зея вливается мощным широким потоком на 1936 км от его устья. Зея здесь шире и полноводнее Амура. Расход воды в нижнем течении у г. Благовещенска составляет 1910 м³/с. Муссонный характер климата определяет основные черты водного режима. Доля дождевого питания в среднем составляет 50–70% от общего годового стока. С апреля по октябрь наблюдается 4–5 значительных паводков, при которых уровень воды поднимается на 4–6 м, а скорость течения увеличивается до 3–4 м/с. Средняя температура воды в июле от 16°C в верхней части среднего течения до 20°C и более в низовьях. Химический состав воды р. Зея и ее притоков определяется как гидрокарбонатно-кальциево-магниевый второго типа по классификации О.А. Алекина (Alekin, 1970). По содержанию растворенных веществ воды реки ультрапресные с минерализацией менее 100 мг/дм³ (Shesterkina et al., 2010).

При анализе был использован альгологический материал, полученный автором в течение ряда лет (2004, 2007, 2014), а также пробы водорослей, собранные в 2013–2014 гг. заведующим лабораторией гидроэкологии и биогеохимии ИВЭП ДВО РАН к.б.н. С.Е. Сиротским и научным сотрудником этой лаборатории Н.М. Яворской, и собранные научным сотрудником Хинганского заповедника И.В. Балан в 2015 г. Всего обработано 138 фиксированных проб и 53 постоянных препарата диатомовых водорослей. Были обследованы следующие водотоки и участки р. Зея: 1 — р. Зея напротив пос. Мазаново, 2 — р. Зея в урочище Граматуха, 3 — р. Зея ниже пос. Чагоян, 4 — р. Зея ниже устья р. Дел, 5 — р. Зея у пос. Овсянка, 6 — р. Зея ниже плотины Зейской ГЭС, 7 — р. Томь, 8 — устье р. Граматуха, 9 — устье р. Ту, 10 — устье р. Тыгда, 11 — устье р. Дел, 12 — р. Уркан, 13 — р. Мокча, 14 — р. Гулик, 15 — р. Малый Гармакан, 16 — р. Гармакан, 17 — р. Широковская, 18 — р. Гилюй (рис. 1).

Большая часть проб представляла собой обрастания камней и высших растений, обработано также несколько планктонных проб. Собранные пробы фиксировали 4% формалином. Определение материала проводили с помощью микроскопа Amprival при увеличениях в 400 и 1000 раз. Для определения диатомовых водорослей были изготовлены постоянные препараты перекисным методом по Е. Свифту (Swift, 1967) в модификации С.С. Бариновой (Barinova, 1988). Для каждого вида отмечалась частота встречаемости по шестибальной шкале: 1 — единично, 2 — редко, 3 —

нередко, 4 — часто, 5 — оч. часто, 6 — масса) (Korde, 1956). Определение материала проводили с использованием отечественных и зарубежных определителей и атласов (Zabelina et al., 1951; Diatomovye..., 1988, 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, b; Hartley et al., 1996; Krammer, 2000, 2002). Список водорослей был составлен в соответствии с AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2016–2021). Экологическая, географическая и сапробиологическая характеристики флоры диатомей проводились по сводке С.С. Бариновой с соавторами (Barinova et al., 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

К настоящему времени в водотоках р. Зея было обнаружено 245 таксонов, относящихся к 232 видам из 65 родов (табл. 1).

В сообществах водорослей реки как по обилию в обрастаниях, так и по видовому разнообразию преобладали диатомовые водоросли. Наиболее обычными видами перифитона, часто развивающимися на камнях и играющими основную роль в сложении сообществ, можно назвать *Achnanthydium minutissimum*, *Diatoma mesodon*, *Hannaea arcus*, *Encyonema silesiacum*, *E. minutum*, *Gomphonella olivacea*, *Gomphonema parvulum*, *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*, *Ulnaria ulna* и некоторые другие виды (табл. 1).

Спектр доминирующих родов выглядит следующим образом: на первом месте находится род *Gomphonema* — 23 вида, далее стоят практически равные по количеству таксонов роды *Eunotia* — 24 таксона (21 вид) и *Pinnularia* — 23 таксона (21 вид).

Состав планктонных и перифитонных сообществ обследованных участков реки и ее притоков был охарактеризован ранее (Medvedeva, 2010a, 2016a, 2021; Medvedeva, Semenchenko, 2019).

В таблице 1 приводится список диатомовых водорослей обследованных участков и притоков р. Зея с указанием их экологических характеристик. Водотоки обозначены цифрами, их названия соответствуют порядку и описанию в разделе “Материалы и методы”.

В водотоках бассейна и в самой р. Зея наиболее широко представлена группа бентосных (сублиторальных) организмов — 167 видов или 72.0% от общего числа таксонов (табл. 2). Именно в бентосных группировках диатомовые водоросли показали максимум видового разнообразия и доминировали в обрастаниях. Однако довольно значительна была также и группа планктонно-бентосных видов — 40 видов (17.3%). Планктонные виды насчитывают 12 таксонов, что составляет 5.2%. Водоросли последних двух групп были обнаружены, главным

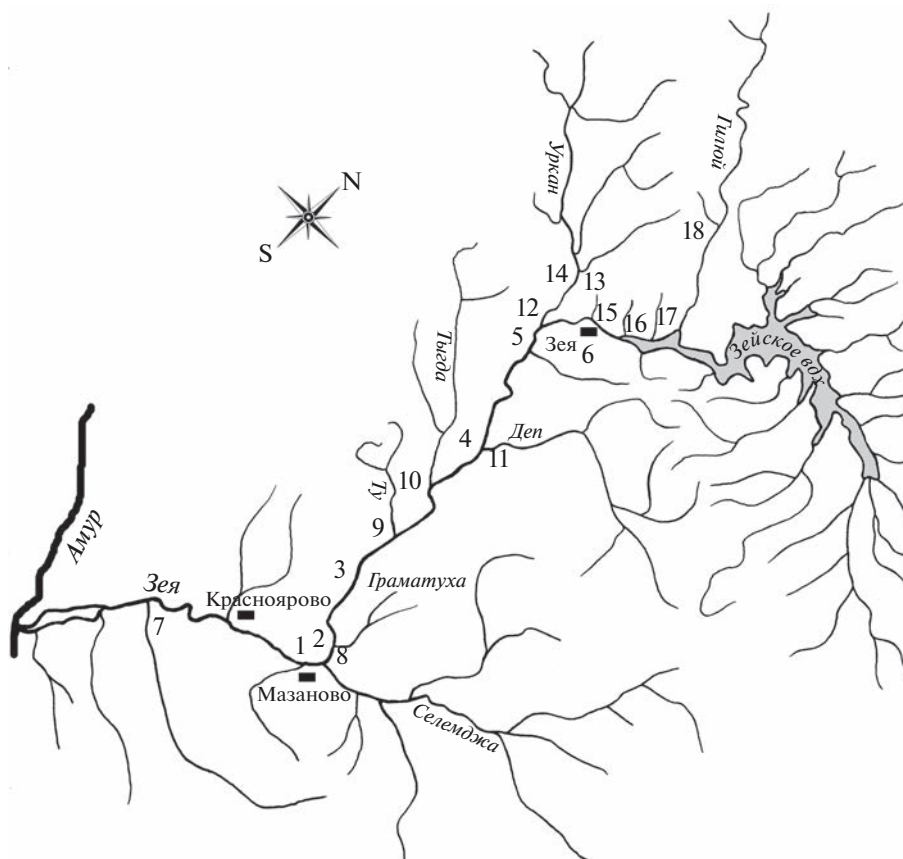


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб.

Условные обозначения: 1 – р. Зея напротив пос. Мазаново, 2 – р. Зея в урочище Граматуха, 3 – р. Зея ниже пос. Чагоян, 4 – р. Зея ниже устья р. Деп, 5 – р. Зея у пос. Овсянка, 6 – р. Зея ниже плотины Зейской ГЭС, 7 – р. Томь, 8 – устье р. Граматуха, 9 – устье р. Ту, 10 – устье р. Тыгда, 11 – устье р. Деп, 12 – р. Уркан, 13 – р. Мокча, 14 – р. Гулик, 15 – р. Малый Гармакан, 16 – р. Гармакан, 17 – р. Широковская, 18 – р. Гилуй.

Fig. 1. Scheme of sampling stations.

Legend: 1 – Zeya River opposite Mazanovo village, 2 – Zeya River in the tract Gramatukha, 3 – Zeya River below Chagoyan village, 4 – Zeya River below the Dep River mouth, 5 – Zeya River at Ovsyanka village, 6 – Zeya River below the dam of the Zeya hydroelectric power station, 7 – Tom' River, 8 – Gramatukha River mouth, 9 – Tu River mouth, 10 – Tygda River mouth, 11 – Dep River mouth, 12 – Urkan River, 13 – Mokcha River, 14 – Gulik River, 15 – Malyy Garmakan River, 16 – Garmakan River, 17 – Shirokovskaya River, 18 – Gilyuy River.

образом, в заводях и протоках обследованных рек (табл. 2).

По отношению к солености воды водоросли (особенно диатомовые) являются хорошими индикаторами условий среды, чутко реагируя на содержание в воде минеральных солей. Распределение водорослей по категориям галобности показывает, что наиболее многочисленна группа индифферентных видов – 131 таксон или 56.5% (табл. 2). Именно индифференты составляют основу альгологических группировок в обследованных водотоках. К массовым видам можно отнести *Hannaea arcus*, *Achnantheidium minutissimum*, *Ulnaria ulna*, *Gomphonema angustatum*, *G. parvulum*. Группа галофобов, то есть видов, не выдерживающих даже слабой степени засоления, насчитывает 27 видов и составляет 11.6%, причем нужно отметить,

что в этой группе также есть виды, играющие значительную роль в составе перифитонных сообществ: *Tabellaria flocculosa*, *T. fenestrata*, *Meridion circulare*, *Diatoma mesodon*, а также виды рода *Eunotia*. Группа галофилов (видов, способных выдерживать слабую степень засоления) насчитывает 19 видов (8.2%). Массовых видов среди них не обнаружено, хотя в отдельных водотоках в значительных количествах были обнаружены *Melosira varians* и *Brebissonia boeckii*. Мезогалобные виды обнаружены единичными экземплярами.

Анализ числа видов водорослей по отношению к рН среды показал, что в обследованных водотоках преобладают виды, предпочитающие слабощелочную среду: алкалофилы – 70 видов (30.2%) и алкалобионты – 8 (3.4%) (табл. 2). Группа индифферентных организмов насчитывает

Таблица 1. Аннотированный список диатомовых водорослей бассейна р. Зея
Table 1. Annotated list of diatoms of the Zeya River basin

Таксон Taxon	Местообитание Habitat	Галобность Halobity	Отношение к рН Relation to рН	География Geography	Сапробный индекс Saprobic index	Сапробная характеристика Saprobic characteristic	Водоток Watercourse
<i>Acanthoceras zachariasii</i> (Brun) Simonsen	P	—	—	k	2.4	β — α	4
<i>Achnanthes inflata</i> (Kützing) Grunow	B	—	—	—	—	—	7
<i>Achnanthes</i> sp. 1	—	—	—	—	—	—	6, 13, 16—18
<i>Achnanthes</i> sp. 2	—	—	—	—	—	—	6, 13, 14
<i>Achnantheidium minutissimum</i> (Kützing) Czarnecki	B	i	alf	k	1.5	β	3, 5—7, 9, 11—13, 15—18
<i>A. pyrenaicum</i> (Hustedt) Kobayasi	B	—	—	—	2.5	β — α	7
<i>Amphipleura pellucida</i> (Kützing) Kützing	B	i	alf	k	2.6	α — β	16
<i>Amphora libyca</i> Ehrenberg	B	hl	alf	k	—	—	7—9, 16
<i>A. pediculus</i> (Kützing) Grunow ex A. Schmidt	B	i	alf	k	1.8	α — α	8
<i>Asterionella formosa</i> Hassall	P	i	alf	k	1.0	o	1—5, 8, 10, 16, 17
<i>Aulacoseira alpigena</i> (Grunow) Krammer	P	i	ind	k	—	o	6
<i>A. distans</i> (Ehrenberg) Simonsen	P—B	i	acf	b	—	χ —o	7, 16
<i>A. granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen	P—B	i	ind	k	2.7	β — α	14, 16
<i>A. italica</i> (Ehrenberg) Simonsen	P—B	i	ind	k	1.9	β —o	3, 7—9, 12
<i>A. valida</i> (Grunow) Krammer	P	i	alb	a—a	—	—	7
<i>Belonastrum berlinense</i> (Lemmermann) Round et Maidana	P	i	ind	k	1.9	α — α	9
<i>Brachysira vitrea</i> (Grunow) Ross	B	i	ind	k	0.7	α — χ	6, 8
<i>Brebissonia boeckii</i> (Ehrenberg) O'Meara	B	hl	—	a—a	—	—	3, 6—9, 12, 13
<i>Caloneis molaris</i> (Grunow) Krammer	B	i	ind	k	—	—	7
<i>C. silicula</i> (Ehrenberg) Cleve	B	i	alf	k	0.3	χ	7—9, 12
<i>Cavinula pseudoscutiformis</i> (Hustedt) Mann et Stickle	B	i	ind	a—a	—	o	6
<i>C. pusio</i> (Cleve) Lange-Bertalot	B	i	ind	b	—	o	13
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	P—B	i	alf	k	1.4	α — β	3, 7—17
<i>Craticula cuspidata</i> (Kützing) Mann f. <i>cuspidata</i>	B	i	alf	k	1.0	o	9
<i>C. cuspidata</i> f. <i>craticula</i> (Van Heurck) M. Peragallo	—	—	—	—	—	—	9
<i>Cyclotella distinguenda</i> Hustedt	P	hl	alf	b	2.5	β — α	3
<i>C. meneghiniana</i> Kützing	P—B	hl	alf	k	1.8	α — α	7, 9, 17
<i>Cymatopleura solea</i> (Brébisson) W. Smith	P—B	i	alf	k	1.0	o	9

Таблица 1. Продолжение

Таксон Taxon	Местообитание Habitat	Галобность Halobity	Отношение к рН Relation to рН	География Geography	Сапробный индекс Saprobic index	Сапробная характеристика Saprobic characteristic	Водоток Watercourse
<i>Cymbella affinis</i> Kützing	B	i	alf	k	1.7	β—o	3, 14—16
<i>C. amplificata</i> Krammer	B	i	—	a—a	—	—	9
<i>C. aspera</i> (Ehrenberg) H. Peragallo	B	i	alf	k	1.6	β—o	7, 9, 17
<i>C. cymbiformis</i> C. Agardh	B	i	alf	k	—	—	8
<i>C. neocistula</i> Krammer	B	i	alf	k	1.5	o—β	3, 7, 9, 11, 12, 16, 17
<i>C. tumida</i> (Brébisson) Van Heurck var. <i>tumida</i>	B	i	alf	k	0.2	χ	4, 7—9, 11, 12, 18
<i>C. tumida</i> var. <i>borealis</i> (Grunow) Cleve	—	—	—	—	—	—	8
<i>C. turgidula</i> Grunow	B	i	—	k	—	—	3, 7—11
<i>Cymbopleura cuspidata</i> (Kützing) Krammer	B	i	ind	k	—	o—α	7, 9, 13, 16, 17
<i>C. hybrida</i> (Grunow) Krammer	B	hl	alb	b, mt	—	—	13
<i>C. naviculiformis</i> (Auerswald) Krammer	B	—	—	—	1.7	β—o	1, 7—9,
<i>C. stauroneiformis</i> (Lagerstedt) Krammer	B	—	acf	—	—	—	16, 17
<i>Diatoma hiemalis</i> (Lyngbye) Heiberg	P—B	hb	ind	k	1.7	β—o	7, 8, 13, 14
<i>D. mesodon</i> (Ehrenberg) Kützing	B	hb	—	k	1.0	o—β	3, 5, 6, 8, 9, 13—15, 17, 18
<i>D. moniliformis</i> Kützing	P—B	—	—	ha	—	β—α	7
<i>D. tenue</i> C. Agardh	P—B	hl	ind	k	2.5	β—α	5, 6, 10—13, 16, 17
<i>D. vulgare</i> Bory	P—B	i	ind	k	2.4	β—α	3—5, 9
<i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngbye) M. Schmidt. Сапробные характе- ристики приведены согласно раз- ным источникам.	B	i	ind	a—a	0.0—1.9	χ—o—α	3, 8, 9, 12, 13, 18
<i>Diploneis oblongella</i> (Nägeli) Ross	B	i	alf	k	1.9	o—α	8
<i>D. parva</i> Cleve	B	i	alf	ha	—	o—β	16
<i>Discostella stelligera</i> (Cleve et Grunow) Houk et Klee	P—B	i	ind	k	0.1	χ	3
<i>Encyonema elginense</i> (Krammer) Mann	B	hb	acf	ha	—	—	3, 6—9, 13, 15
<i>E. gracile</i> Ehrenberg	B	hb	ind	a—a	—	χ	7—9
<i>E. minutum</i> (Hilse ex Rabenhorst) Mann	B	oh	ind	k	2.2	o—β	3, 5, 7—18
<i>E. paucistriatum</i> (Cleve—Euler) Mann	B	—	—	—	—	o	7, 17
<i>E. silesiacum</i> (Bleisch) Mann	B	i	ind	k	0.5	χ—o	3, 5—14, 16—18

Таблица 1. Продолжение

Таксон Taxon	Местообитание Habitat	Галобность Halobity	Отношение к рН Relation to рН	География Geography	Сапробный индекс Saprobic index	Сапробная характеристика Saprobic characteristic	Водоток Watercourse
<i>Encyonema ventricosum</i> (C. Agardh) Grunow	B	oh	alf	k	—	o—α	13, 17
<i>Epithemia adnata</i> (Kützing) Brébisson	B	i	alb	k	2.5	β—α	3, 4, 7—10, 14
<i>E. porcellus</i> Kützing	B	i	alb	k	—	β	7—10, 12
<i>E. turgida</i> (Ehrenberg) Kützing var. <i>turgida</i>	B	i	alf	k	1.1	o	9, 10
<i>E. turgida</i> var. <i>granulata</i> (Ehrenberg) Brun	—	—	—	—	—	—	9
<i>Eucocconeis flexella</i> (Kützing) Cleve	B	mh	ind	a—a	1.2	o	3
<i>Eucocconeis</i> sp.	—	—	—	—	—	—	13
<i>Eunotia bidens</i> Ehrenberg	B	hb	acf	k	—	—	7
<i>E. bilunaris</i> (Ehrenberg) Mills	B	i	acf	k	2.0	β	3, 7—9, 11—13, 17
<i>E. diadema</i> Ehrenberg	B	—	acf	—	—	—	6
<i>E. diodon</i> Ehrenberg	B	i	acf	a—a	0.7	o—χ	7, 9
<i>E. flexuosa</i> (Brébisson) Kützing	B	i	acf	k	1.5	o—β	7, 17
<i>E. formica</i> Ehrenberg	B	i	ind	k	—	—	8
<i>E. glacialis</i> Meister	B	—	acf	k	4.0	ρ	7
<i>E. hexaglyphis</i> Ehrenberg	B	hb	acf	a—a	—	o—χ	6
<i>E. implicata</i> Nörpel, Lange-Bertalot et Alles	B	—	acf	—	—	—	7, 17
<i>E. incisa</i> W. Smith ex Gregory	B	—	acf	k	2.7	α—β	7, 9—13
<i>E. minor</i> (Kützing) Grunow	B	hb	acf	k	0.1—0.8	χ—β	12, 16, 17
<i>E. monodon</i> Ehrenberg var. <i>monodon</i>	B	hb	acf	k	1.6	β—o	7
<i>E. monodon</i> var. <i>hankensis</i> (Skvortzow) Sheshukova	—	—	—	—	—	—	16, 17
<i>E. muscicola</i> var. <i>tridentula</i> Nörpel-Schempp et Lange-Bertalot	B	—	acf	—	1.5	o—β	17
<i>E. naegelii</i> Migula	B	hb	acf	a—a	1.6	β—o	7, 17
<i>E. nymanniana</i> Grunow	B	—	acf	—	—	—	7
<i>E. pectinalis</i> (Kützing) Rabenhorst var. <i>pectinalis</i>	B	hb	acf	k	0.9	χ—β	7, 8, 17
<i>E. pectinalis</i> var. <i>undulata</i> (Ralfs) Rabenhorst	—	—	—	—	—	—	7, 17
<i>E. pectinalis</i> var. <i>ventricosa</i> (Ehrenberg) Grunow	—	—	—	—	—	—	7, 9, 16, 17
<i>E. praerupta</i> Ehrenberg	B	hb	acf	k	2.0	β	7—10, 16
<i>E. septentrionalis</i> Oestrup	B	—	—	—	—	—	9
<i>E. soleirolii</i> (Kützing) Rabenhorst	B	—	acf	—	—	—	5, 7
<i>E. sudetica</i> O. Müller	P—B	i	acf	b	1.4	o—β	7

Таблица 1. Продолжение

Таксон Taxon	Местообитание Habitat	Галобность Halobity	Отношение к рН Relation to pH	География Geography	Сапробный индекс Saprobic index	Сапробная характеристика Saprobic characteristic	Водоток Watercourse
<i>Eunotia tetraodon</i> Ehrenberg	B	hb	acf	a—a	1.7	β —o	13
<i>Fragilaria amphicephaloides</i> Lange-Bertalot	B	i	—	k	—	χ	6
<i>F. capucina</i> Desmazières var. <i>capucina</i>	B	i	alf	k	1.0	o	3—6, 9—13, 16
<i>F. capucina</i> var. <i>mesolepta</i> (Rabenhorst) Rabenhorst	—	—	—	—	—	—	8, 9
<i>F. crotonensis</i> Kitton	P	hl	alf	k	2.7	α — β	8
<i>F. exigua</i> Grunow	B	i	alf	k	—	—	3
<i>F. rumpens</i> (Kützing) G.W.F. Carlson	B	i	alf	k	—	o	8
<i>F. tenera</i> (W. Smith) Lange-Bertalot	B	i	—	a—a	—	o	7, 17
<i>F. vaucheriae</i> (Kützing) J.B. Petersen	P, Ep	i	alf	k	1.5	o— β	3, 6, 8—13, 16, 17
<i>Fragilariforma bicapitata</i> (A. Mayer) Williams et Round	B	hb	acf	b	1.4	o— β	8
<i>F. virescens</i> (Ralfs) Williams et Round var. <i>inaequidentata</i> Lagerstedt	B	i	—	b	—	—	6
<i>Frustulia amphipleuroides</i> (Grunow) Cleve-Euler	B	hb	acf	a—a	—	—	8
<i>F. crassinervia</i> (Brébisson) Lange-Bertalot	B	—	acf	—	—	—	3, 8, 16
<i>F. rhomboides</i> (Ehrenberg) De Toni	B	hb	acf	a—a	0.9	χ — β	7, 8
<i>F. saxonica</i> Rabenhorst	B	hb	acf	a—a	—	—	7
<i>F. vulgaris</i> (Thwaites) De Toni	P—B	i	alf	k	0.9	χ — β	9
<i>Geissleria decussis</i> (Oestrup) Lange-Bertalot et Metzeltin	B	—	—	—	1.6	β —o	9
<i>Gomphonella calcarea</i> (Cleve) R. Jahn et N. Abarca	B	i	alf	b	—	β	7
<i>G. olivacea</i> (Hornemann) Rabenhorst	B	i	alf	k	2.5	β — α	3, 7—9, 11—13, 16, 17
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehrenberg	P—B	i	alf	k	0.9	χ — β	7—9
<i>G. affine</i> Kützing	P—B	—	—	k	1.5	o— β	3, 13, 16, 17
<i>G. angustatum</i> (Kützing) Rabenhorst	P—B	i	alf	k	2.0	β	8, 11—18
<i>G. angusticephalum</i> E. Reichardt et Lange-Bertalot	—	—	—	—	—	—	10, 16
<i>G. angustum</i> C. Agardh	P—B	i	ind	k	1.4	o— β	8, 10, 12, 13, 16, 17
<i>G. augur</i> Ehrenberg	B	i	ind	k	2.2	β	10
<i>G. brebissonii</i> Kützing	B	i	ind	k	—	β	8, 10, 11
<i>G. capitatum</i> Ehrenberg	B	i	alf	b	—	β	7, 12, 17, 18
<i>G. clavatum</i> Ehrenberg	B	i	ind	k	1.4	o— β	7, 8, 12, 16—18

Таблица 1. Продолжение

Таксон Taxon	Местообитание Habitat	Галобность Halobity	Отношение к рН Relation to рН	География Geography	Сапробный индекс Saprobic index	Сапробная характеристика Saprobic characteristic	Водоток Watercourse
<i>Gomphonema coronatum</i> Ehrenberg	P–B	i	ind	k	2.2	β	7, 9, 17
<i>G. gautieri</i> (Van Heurck) Lange-Bertalot et Metzeltin	B	i	ind	b	2.2	β	7
<i>G. hebridense</i> Gregory	B	–	acf	a–a	–	–	7
<i>G. lagerheimii</i> A. Cleve	B	–	acf	a–a	–	–	6, 8
<i>G. montanum</i> Schumann	B	i	ind	k	0.1	χ	8
<i>G. olivaceoides</i> Hustedt	B	–	–	–	–	–	17
<i>G. parvulum</i> (Kützing) Kützing	B	i	ind	k	0.1	χ	3, 7–18
<i>G. pseudoaugur</i> Lange-Bertalot	B	–	–	ha	–	β–α	5
<i>G. pseudopusillum</i> E. Reichardt	–	–	–	–	–	–	9, 11
<i>G. sphaerophorum</i> Ehrenberg	B	i	alf	b	–	–	7, 9, 17
<i>G. subtile</i> Ehrenberg	B	i	ind	b	–	–	8–11
<i>G. trigonocephalum</i> Ehrenberg	B	i	alf	b	–	β	7
<i>G. truncatum</i> Ehrenberg	P–B	–	–	k	0.7	o–χ	5, 8–11
<i>G. ventricosum</i> Gregory	P–B	i	ind	k	0.7	o–χ	13
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kützing) Rabenhorst	B	i	alf	k	0.7	o–χ	8, 9
<i>G. kuetzingii</i> (Grunow) Cleve	B	mh	alf	k	–	–	8
<i>G. spenceri</i> (Bailey ex Quekett) Griffith et Henfrey	B	mh	alf	k	–	–	6
<i>Hannaea arcus</i> (Ehrenberg) Patrick	B	i	alf	a–a	1.0	o	3, 5–18
<i>H. linearis</i> (Holmboe) Álvarez-Blanco et S. Blanco	B	i	alf	a–a	–	–	7, 13, 15–17
<i>H. recta</i> (Skvortzow et Meyer) Q. Liu, Glushchenko, Kulikovskiy et Kociolek	B	–	–	–	–	–	10, 14–16
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow	B	i	ind	k	1.7	β–o	7–10, 12, 17
<i>H. elongata</i> (Hantzsch) Grunow	B	i	–	b	–	o	7
<i>H. hyperborea</i> (Grunow) Lange-Bertalot	B	hl	–	–	–	–	9
<i>H. vivax</i> (W. Smith) Grunow	B	hl	alb	k	–	–	7–10
<i>Hippodonta capitata</i> (Ehrenberg) Lange-Bertalot, Metzeltin et Witkowski	B	–	–	–	0.5	χ–o	1, 9
<i>Iconella biseriata</i> (Brébisson) Ruck et Nakov	P–B	i	alf	k	1.5	o–β	8–10
<i>I. curvula</i> (W. Smith) Ruck et Nakov	B	–	acf	a, ha	–	–	17
<i>I. hibernica</i> (Ehrenberg) Ruck et Nakov	B	i	ind	b	1.3	o	8
<i>I. robusta</i> (Ehrenberg) Ruck et Nakov	P–B	hb	ind	k	1.7	β–o	9

Таблица 1. Продолжение

Таксон Taxon	Местообитание Habitat	Галобность Halobity	Отношение к рН Relation to pH	География Geography	Сапробный индекс Saprobic index	Сапробная характеристика Saprobic characteristic	Водоток Watercourse
<i>Iconella splendida</i> (Ehrenberg) Ruck et Nakov	P–B	i	ind	k	1.5	о–β	9
<i>Karayevia clevei</i> (Grunow) Bukhtiyarova	B	i	alf	k	1.0	β	12, 16
<i>K. laterostrata</i> (Hustedt) Round et Bukhtiyarova	B	i	ind	a–a	–	о	6, 8
<i>Luticola goeppertiana</i> (Bleisch) Mann	–	–	–	–	–	–	8, 10
<i>L. mutica</i> (Kützing) Mann	B,S	i	ind	k	1.0	о	7,8
<i>Melosira lineata</i> (Dillwyn) C. Agardh	–	mh	–	–	–	–	7
<i>M. undulata</i> (Ehrenberg) Kützing	P	i	ind	k	–	–	9
<i>M. varians</i> C. Agardh	P–B	hl	alf	k	2.7	α–β	3, 7–13
<i>Meridion circulare</i> (Greville) C. Agardh	B	hb	alf	k	1.5	о–β	5, 7–9, 12–17
<i>M. constrictum</i> Ralfs	P–B	hb	alf	k	–	χ	3, 9, 13, 16
<i>Navicula avenacea</i> (Brébisson et Godey) Brébisson ex Grunow	B	–	acf	–	1.4	о–β	16
<i>N. capitatoradiata</i> Germain	P–B	i	–	k	2.2	β	9
<i>N. cari</i> Ehrenberg	P–B	i	ind	k	–	β–α	15
<i>N. cincta</i> (Ehrenberg) Ralfs	B	hl	alf	k	0.5	χ–о	8
<i>N. concentrica</i> Carter et Bailey-Watts	B	–	–	–	–	χ	9, 10
<i>N. cryptocephala</i> Kützing (Сапробный индекс по Унифицированные методы, 1977)	P–B	i	alf	k	2.4	β	9, 16
<i>N. cryptotenella</i> Lange-Bertalot	B	–	ind	k	1.4	о–β	8–10, 16
<i>N. eidrigiana</i> Carter	–	–	–	–	–	–	9
<i>N. radiosa</i> Kützing	B	i	ind	k	1.1	о	3, 7–9, 11, 12, 16, 17
<i>N. rhynchocephala</i> Kützing	B	hl	alf	k	2.3	β	9, 13, 16
<i>N. viridula</i> (Kützing) Ehrenberg var. <i>viridula</i>	B	hl	alf	k	1.3	о	7, 8, 10
<i>N. viridula</i> var. <i>linearis</i> Hustedt	–	–	–	–	–	–	16
<i>Naviculadicta tridentula</i> (Krasske) Lange-Bertalot	–	–	–	–	–	–	9
<i>Neidium amphigomphus</i> (Ehrenberg) Pfitzer	B	hb	acf	b	–	–	9
<i>N. ampliatum</i> (Ehrenberg) Krammer	B	hb	ind	k	–	–	7–9, 12
<i>N. apiculatum</i> Reimer	B	–	–	–	–	–	7
<i>N. bisulcatum</i> (Lagerstedt) Cleve	B	hb	ind	b	1.5	о–β	7, 17
<i>N. dubium</i> (Ehrenberg) Cleve f. <i>dubium</i>	B	i	alf	k	0.3	χ	9
<i>N. dubium</i> f. <i>constrictum</i> Hustedt	–	–	–	–	–	–	9

Таблица 1. Продолжение

Таксон Taxon	Местообитание Habitat	Галобность Halobity	Отношение к рН Relation to рН	География Geography	Сапробный индекс Saprobic index	Сапробная характеристика Saprobic characteristic	Водоток Watercourse
<i>Neidium productum</i> (W. Smith) Cleve	B	i	acf	k	1.5	о–β	11
<i>Nitzschia dissipata</i> (Kützing) Rabenhorst	B	i	alf	k	0.2	χ	8, 12, 14, 16
<i>N. fonticola</i> Grunow	B	i	alf	k	1.5	о–β	10, 16
<i>N. frustulum</i> (Kützing) Grunow	B	hl	alf	k	–	β	15
<i>N. gracilis</i> Hantzsch	P–B	i	ind	k	0.6	о–χ	6
<i>N. linearis</i> W. Smith	B	i	alf	k	0.0	χ	16
<i>N. palea</i> (Kützing) W. Smith	P–B	i	ind	k	0.7	о–χ	8, 9, 11
<i>N. perminuta</i> (Grunow) M. Peragallo	–	–	–	–	–	о–β	10
<i>N. scalpelliformis</i> Grunow	B	hl	–	k	–	–	7
<i>Pinnularia biceps</i> Gregory	B	i	acf	k	1.7	β–о	7, 9
<i>P. borealis</i> Ehrenberg	B	i	ind	k	1.4	о–β	7, 8
<i>P. brauniana</i> (Grunow) Mills	B	hb	acf	b	–	–	7
<i>P. crucifera</i> Cleve-Euler	B	i	ind	k	–	–	7, 17
<i>P. divergens</i> W. Smith	B	i	ind	a–a	1.4	о–β	7, 16
<i>P. dubitabilis</i> Hustedt	B	oh	–	–	–	–	7
<i>P. erratica</i> Krammer	B	i	ind	b	–	–	4
<i>P. gentilis</i> (Donkin) Cleve	B	i	ind	k	–	–	7, 12, 17, 18
<i>P. grunowii</i> Krammer	B	i	acf	k	–	β–о	6
<i>P. lata</i> (Brébisson) W. Smith	B	i	acf	b	–	о	7
<i>P. microstauron</i> (Ehrenberg) Cleve	B	i	ind	k	0.3	χ	8, 9, 17
<i>P. neomajor</i> Krammer	B	i	ind	k	0.6	χ	9
<i>P. parallela</i> Brun	B	–	–	–	–	–	9
<i>P. septentrionalis</i> Krammer	B	i	ind	b	–	–	9
<i>P. socialis</i> (Palmer) Hustedt var. <i>debessii</i> (Hustedt) Krammer	–	–	–	–	–	–	9
<i>P. spitsbergensis</i> Cleve	B	hb	ind	a–a	–	о	6
<i>P. stomatophora</i> (Grunow) Cleve	B	i	acf	–	–	–	8, 9
<i>P. subgibba</i> Krammer var. <i>subgibba</i>	B	i	–	b	–	о	7–9, 12
<i>P. subgibba</i> var. <i>sublinearis</i> Krammer	–	–	–	–	–	–	7
<i>P. subgibba</i> var. <i>undulata</i> Krammer	–	–	–	–	–	–	7
<i>P. viridiformis</i> Krammer	B	i	ind	b	–	β	8, 9
<i>P. viridis</i> (Nitzsch) Ehrenberg	P–B	i	ind	k	0.6	о–χ	7, 17
<i>P. undulatodivergens</i> Kulikovskiy, Lange-Bertalot et Metzeltin	B	i	–	a–a	–	о	9
<i>Placoneis clementioides</i> (Hustedt) Cox	B	–	alb	–	–	–	7, 10
<i>P. clementis</i> (Grunow) Cox	B	i	alf	b	–	χ–о	12
<i>P. constans</i> (Hustedt) Cox	–	–	–	–	–	–	9

Таблица 1. Продолжение

Таксон Taxon	Местообитание Habitat	Галобность Halobity	Отношение к рН Relation to рН	География Geography	Сапробный индекс Saprobic index	Сапробная характеристика Saprobic characteristic	Водоток Watercourse
<i>Placoneis elginensis</i> (Gregory) Cox	B	i	ind	k	0.5	χ—o	9
<i>Planothidium lanceolatum</i> (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot	P—B	i	alf	k	0.5	χ—o	3, 8—11, 14, 16
<i>P. rostratum</i> (Oestrup) Lange-Bertalot	—	—	—	—	—	—	8
<i>Prestauroneis crucicula</i> (W. Smith) Genkal et Yarushina	B	mh	ind	k	—	—	9
<i>Psammothidium bioretii</i> (Germain) Bukhtiyarova et Round	B	—	—	—	0.5	χ—o	7, 17
<i>Reimeria sinuata</i> (Gregory) Kociolek et Stoermer f. <i>sinuata</i>	B	i	ind	k	—	—	9—17
<i>R. sinuata</i> f. <i>antiqua</i> (Grunow) Kociolek et Stoermer	—	—	—	—	—	—	11
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C. Agardh) Lange-Bertalot	P—B	i	alf	k	0.5	χ—o	12, 15, 16
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehrenberg) O. Müller	B	i	alb	k	0.4	χ—o	4, 7—12, 16
<i>Sellaphora americana</i> (Ehrenberg) Mann	B	i	alf	b	—	—	7
<i>S. bacillum</i> (Ehrenberg) Mann	B	i	alf	k	0.4	χ—o	8, 9, 16
<i>S. laevissima</i> (Kützing) Mann	B	i	ind	k	—	—	7—9
<i>S. parapupula</i> Lange-Bertalot	B	hl	ind	k	—	—	9
<i>S. pupula</i> (Kützing) Mereschkowsky	B	hl	ind	k	0.5	χ—o	7
<i>Skabitschewskia peragalloi</i> (Brun et Héribaud) Kuliskovskiy et Lange-Bertalot	B	i	ind	b	—	o	9
<i>Stauroneis acuta</i> W. Smith	B	i	alf	k	0.6	o—χ	7, 9
<i>S. anceps</i> Ehrenberg	P—B	i	ind	k	0.3	χ	3, 7—9, 12, 16, 17
<i>S. phoenicenteron</i> (Nitzsch) Ehrenberg	B	i	ind	k	0.5	χ—o	7, 9, 14
<i>Staurosira construens</i> Ehrenberg	P—B	i	alf	k	0.5	o	7
<i>Staurosirella leptostauron</i> (Ehrenberg) Williams et Round	B	hb	alf	b	2.7	α—β	6
<i>S. pinnata</i> (Ehrenberg) Williams et Round	B	hl	alf	k	—	β—α	9
<i>S. martyi</i> (Héribaud) E.A. Morales et K.M. Manoylov	B	i	alf	k	1.8	o—α	8, 9
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grunow	P	i	alf	k	—	α—β	3, 4, 11
<i>Suirella angusta</i> Kützing var. <i>angusta</i>	B	i	alf	k	1.1	β	7—9, 12, 13
<i>S. angusta</i> var. <i>constricta</i> Hustedt	—	—	—	—	—	—	6

Таблица 1. Окончание

Таксон Taxon	Местообитание Habitat	Галобность Halobity	Отношение к рН Relation to pH	География Geography	Сапробный индекс Saprobic index	Сапробная характеристика Saprobic characteristic	Водоток Watercourse
<i>Surirella gracilis</i> (W. Smith) Grunow	B	i	–	ha	–	–	6
<i>S. minuta</i> Brébisson	B	i	ind	k	–	о–α	9, 13
<i>S. tenera</i> Gregory	P–B	i	alf	k	1.0	о	7–9, 12
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing	P–B	hb	acf	k	0.2	χ	1–11, 13, 14, 16, 17
<i>T. flocculosa</i> (Roth) Kützing	P–B	hb	acf	k	1.9	о–α	1–4, 6–13, 15–18
<i>Tabularia tabulata</i> (C. Agardh) Snoeijs	B	mh	ind	k	2.4	β–α	9
<i>Tetracyclus glans</i> (Ehrenberg) Mills	B	i	acf	a–a	0.3	о	6
<i>Tryblionella angustata</i> W. Smith	B	–	–	–	2.9	β–ρ	8
<i>T. gracilis</i> W. Smith	B	hl	alf	k	–	α–β	9
<i>Ulnaria acus</i> (Kützing) Aboal	P	i	alb	k	2.2	о–α	10
<i>U. danica</i> (Kützing) Compère et Bukhtiyarova	P–B	i	alf	k	0.8	χ–β	7, 9
<i>U. delicatissima</i> (W. Smith) Aboal et Silva var. <i>angustissima</i> (Grunow) Aboal et Silva	P	i	alf	k	1.8	о–α	6, 8
<i>U. inaequalis</i> (H. Kobayasi) M. Idei	–	–	–	–	–	–	7
<i>U. oxyrhynchus</i> (Kützing) Aboal	B	i	alf	k	–	β–α	13
<i>U. ulna</i> (Nitzsch) Compère	P–B	i	alf	k	1.9	о–α	2–17

Примечание. **Водотоки:** 1 – р. Зeya напротив пос. Мазаново, 2 – р. Зeya в урочище Граматуха, 3 – р. Зeya ниже пос. Чагойан, 4 – р. Зeya ниже устья р. Деп, 5 – р. Зeya у пос. Овсянка, 6 – р. Зeya ниже плотины Зейской ГЭС, 7 – р. Томь, 8 – устье р. Граматуха, 9 – устье р. Ту, 10 – устье р. Тыгда, 11 – устье р. Деп, 12 – р. Уркан, 13 – р. Мокча, 14 – р. Гулик, 15 – р. Малый Гармакан, 16 – р. Гармакан, 17 – р. Широковская, 18 – р. Гилуя. **Местообитание:** P – планктонный, P–B – планктонно-бентосный, B – бентосный, Ep – эпифитный, S – почвенный; **Галобность:** mh – мезогалоб, oh – олигогалоб, hl – галофил, i – индифферент, hb – галофоб; **Отношение к рН:** alb – алкалибионт, alf – алкалифил, i – индифферент, acf – ацидофил; **География:** k – космополит, b – бореальный, a–a – аркто-альпийский, a – арктический, ha – голарктический, mt – средиземноморский; **Сапробная характеристика:** χ – ксеносапробионт, χ–о – ксено-олигосапробионт, о–χ – олиго-ксеносапробионт, χ–β – ксено-бетамезосапробионт, о – олигосапробионт, о–β – олиго-бетамезосапробионт, β–о – бета-олигосапробионт, о–α – олиго-альфамезосапробионт, β – бетамезосапробионт, β–α – бета-альфамезосапробионт, α–β – альфа-бетамезосапробионт, β–ρ – бета-полисапробионт, ρ – полисапробионт.

Note. **Watercourses:** 1 – Zeya River opposite Mazanovo village, 2 – Zeya River in the tract Gramatukha, 3 – Zeya River below Chagoyan village, 4 – Zeya River below the Dep River mouth, 5 – Zeya River at Ovsyanka village, 6 – Zeya River below the dam of the Zeya hydroelectric power station, 7 – Tom' River, 8 – Gramatukha River mouth, 9 – Tu River mouth, 10 – Tygda River mouth, 11 – Dep River mouth, 12 – Urkan River, 13 – Mokcha River, 14 – Gulik River, 15 – Malyu Garmakan River, 16 – Garmakan River, 17 – Shirokovskaya River, 18 – Gilyuy River. **Habitat:** P – planktonic, P–B – planktonic-benthic, B – benthic, Ep – epiphytic, S – soil. **Halobity:** mh – mesohaloby; oh – oligohaloby; hl – halophile; i – indifferent; hb – halophobe. **Relation to pH:** alb – alkalibiont, alf – alkaliphile, ind – indifferent, acf – acidophile. **Geography:** k – cosmopolitan, b – boreal, a–a – arctoalpine, a – arctic, ha – holarctic, mt – mediterranean. **Saprobic characteristic:** χ – xenosaprobiont, χ–o – xeno-oligosaprobiont, o–χ – oligo-xenosaprobiont, χ–β – xeno-betamezosaprobiont, o – oligosaprobiont, o–β – oligo-betamesosaprobiont, β–o – beta-oligosaprobiont, o–α – oligo-alphamesosaprobiont, β – beta-mesosaprobiont, β–α – beta-alphamesosaprobiont, α–β – alpha-betamezosaprobiont, β–ρ – beta-polysaprobiont, ρ – polysaprobiont.

65 видов (20.0%). Массовыми видами обрастаний являются в равной степени алкалифильные и индифферентные виды: *Gomphonella olivacea*, *Hannaea arcus*, *Achnanthydium minutissimum*, *Ulnaria ulna*, *Gomphonema parvulum*, *Encyonema silesiacum*. Ацидофилы, то есть виды, предпочитающие слабокислую среду, включают 41 вид (17.7%). Эти виды чаще всего вегетируют в заводях и протоках рек: *Tabellaria flocculosa*, *T. fenestrata*, виды родов *Eunotia* и *Pinnularia*.

Из общего числа обнаруженных водорослей 164 вида являются показателями качества воды. Большая часть видов относится к группе олиго-с-апробионтов, то есть показателей практически чистых вод – 66 видов или 28.5% (табл. 3). Именно к этой группе относятся такие массовые виды как *Cocconeis placentula*, *Diatoma mesodon*, *Encyonema minutum*, *Hannaea arcus* и многие другие. Второй по величине является группа бета-мезосапробионтов, вегетирующих при слабой степени природного органического загрязнения – 57 видов (24.6%). Это такие водоросли как *Achnanthydium minutissimum*, *Ulnaria ulna*, *Tabellaria flocculosa*, *Gomphonella olivacea*. Вдвое меньше видов (30) насчитывает группа ксеносапробионтов – показателей очень чистых вод: *Tabellaria fenestrata*, *Gomphonema parvulum*, *Encyonema silesiacum* (12.9%), причем некоторые из этих видов являются доминантами в сообществах обрастаний. Присутствие и массовое развитие этих видов свидетельствует о хорошем качестве вод обследованных водотоков. Альфа-мезосапробионты (8 видов, 3.4%) и единственный обнаруженный полисапробионт встречены единичными экземплярами.

Аспекты географического распространения водорослей изучены еще недостаточно. Слишком большие объемы материала и запутанная таксономия, в частности, диатомовых водорослей, усложняют решение этого вопроса. Предпринятая нами попытка охарактеризовать изученную альгофлору по составу географических элементов основана на неполных и, зачастую, разноречивых литературных сведениях о видах. Большинство обнаруженных нами видов водорослей являются широко распространенными и азональными (космополитными) видами с обширными ареалами – 135 таксонов (табл. 4). Доля их составляет 58.2%. Это такие массовые виды обрастаний как *Ulnaria ulna*, *Meridion circulare*, *Achnanthydium minutissimum*, *Encyonema minutum* и многие другие. Второе место по числу занимает группа бореальных видов (27 таксонов или 11.6%). Обнаружено 24 аркто-альпийских вида (10.4%), из доминирующих видов можно назвать *Hannaea arcus*. Шесть видов характеризуются как голарктические (2.6%), по одному таксону относятся к арктическим и средиземноморским видам. Для 38 видов

Таблица 2. Распределение водорослей по экологическим группам
Table 2. Distribution of algae by ecological groups

Характеристика Characteristic	Число таксонов Total number	%
Местообитание Habitat		
Бентосные (B) Benthic	167	72.0
Планктонно-бентосные (P-B) Planktonic-benthic	40	17.3
Планктонные (P) Planktonic	12	5.2
Почвенные (S) Soil	1	0.4
Эпифиты (Ep) Epiphytic	1	0.4
Нет данных No data	11	4.7
Галобность Halobity		
Олигогалобы (oh) Oligohalobes	2	0.9
Галофобы (hb) Halophobes	27	11.6
Индифференты (i) Indifferent	131	56.5
Галофилы (hl) Halophiles	19	8.2
Мезогалобы (mh) Mesohalobes	6	2.6
Нет данных No data	47	20.2
Отношение к pH Relation to pH		
Ацидофилы (acf) Acidophiles	41	17.7
Индифференты (ind) Indifferent	65	28.0
Алкалифилы (alf) Alkaliphiles	70	30.2
Алкалибионты (alb) Alkalibionts	8	3.4
Нет данных No data	48	20.7

Примечание: здесь и далее процент учитывается от общего числа видов.
Note: here and below, the percentage is calculated from the total number of taxa.

Таблица 3. Распределение водорослей по группам сапробности
Table 3. Distribution of algae by saprobity groups

	Сапробиологическая группа Saprobity group	Сапробная характеристика Saprobic characteristic	Количество таксонов Number of taxa	Общее количество таксонов Total Number of taxa	%
1.	Ксеносапробионты Xenosaprobionts $S = 0 \pm 0.50$	χ	17	30	12.9
		$\chi-o$	13		
2.	Олигосапробионты Oligosaprobionts $S = 0.51 \pm 1.50$	$o-\chi$	10	66	28.5
		$\chi-\beta$	6		
		o	27		
		$o-\beta$	23		
3.	Бетамезосапробионты Beta-mesosaprobionts $S = 1.51 \pm 2.50$	$\beta-o$	12	57	24.6
		$o-\alpha$	13		
		β	18		
		$\beta-\alpha$	14		
4.	Альфа-мезосапробионты Alpha-mesosaprobionts $S = 2.51 \pm 3.50$	$\alpha-\beta$	7	8	3.4
		$\beta-\rho$	1		
		α	—		
		$\alpha-\rho$	—		
5.	Полисапробионты Polysaprobionts $S = 3.51 \pm 4.50$	$\rho-\alpha$	—	1	0.4
		ρ	1		
	Нет данных No data	—	70	70	30.2
	Всего показательных таксонов Total representative taxa		162	162	69.8
	Всего таксонов Total taxa		232	232	100

Таблица 4. Распределение водорослей по географической приуроченности
Table 4. Distribution of algae by geographic confinement

Характеристика Characteristic	Число таксонов Number of taxa	%
Космополиты (k) Cosmopolitan	135	58.2
Бореальные (b) Boreal	27	11.6
Аркто-альпийские (a-a) Arctoalpine	24	10.4
Арктические (a) Arctic	1	0.4
Средиземноморские (mt) Mediterranean	1	0.4
Голарктические (ha) Holarctic	6	2.6
Нет данных No data	38	16.4

флоры сведения о географической приуроченности отсутствуют.

Полученные нами сведения по флоре диатомей р. Зея можно сравнить с данными по другому крупному притоку Амура — реке Бурей. По результатам многолетних исследований в бассейне этой реки обнаружено 608 видов водорослей из восьми отделов, в том числе 336 видов диатомовых водорослей (Medvedeva, Nikulina, 2014, 2019). Надо отметить, что перечень диатомовых водорослей р. Бурей значительно шире. Обедненность списка диатомей р. Зея можно объяснить тем, что здесь были обследованы только водотоки, в то время как при изучении бассейна р. Бурей в исследование были включены также заводи реки, заболоченные участки и временные водоемы. Спектр доминирующих родов диатомовых водорослей р. Бурей выглядит следующим образом: на первом месте находится род *Pinnularia* — 40 видов, на втором месте — род *Eunotia* — 32 вида, далее идут *Navicula* — 27 и *Gomphonema* — 26 видов (Med-

vedeva, Nikulina, 2019). Среди диатомей р. Зeya первое место рода *Gomphonema* (23 вида) свидетельствует, на наш взгляд, о более “речном” характере флоры, роды *Eunotia* и *Pinnularia* равны по количеству таксонов (21 вид).

Для флоры водорослей бассейна р. Буряя был проделан только сапробиологический анализ. Показано, что сапробные характеристики известны для 402 видов цианобактерий и водорослей. Наиболее многочисленными оказались группы олигосапробионтов (30.4%) и бетамезосапробионтов (20.6%), меньшим числом видов были представлены ксеносапробионты (11.6%) и альфамезосапробионты (3.9%). Полисапробионты отсутствовали. Такое же соотношение индикаторных групп наблюдается и при анализе флоры диатомей р. Зeya.

К числу наиболее интересных и редких видов, обладающих ограниченным распространением, можно отнести *Tetracyclus glans*, *Brebissonia boeckii*, *Cymbella amplificata*, *Cymbopleura stauroneiformis*, *Gomphonema angusticephalum*.

Tetracyclus glans (Ehrenberg) Mills

Род *Tetracyclus* включает довольно большое количество вымерших видов. Для территории южной части Дальнего Востока отмечено четыре вида (*Tetracyclus glans*, *T. rupestris*, *T. ellipticus* и *T. emarginatus*) — это пресноводные арктобореальные холодолюбивые виды, предпочитающие олиготрофные воды, со средними или слегка пониженными значениями электропроводности и pH среды, показатели чистых вод. В водотоках Амурской области найден только один вид этого рода — *Tetracyclus glans*, обнаруженный в р. Малые Дамбуки и в р. Зeya ниже плотины Зейского водохранилища (Medvedeva, 2010a), в настоящей работе указывается для участка р. Зeya выше устья р. Дeп.

Brebissonia boeckii (Ehrenberg) Grunow

Вид впервые для территории Дальнего Востока был отмечен Киселевым в Амурском лимане (Kisselew, 1931). В дальнейшем обнаружен в притоках Амура (Буряя, Зeya), в ряде рек Приморского и Хабаровского краев, на островах Сахалин, Монерон, островах Курильской гряды. Вид характеризуется как солоноватоводный и относится к группе галофильных видов (Varinova et al., 2006). Если в Приморском крае и островах Сахалинской области вид встречается, главным образом, в устьях рек, впадающих в море (Medvedeva, 2001, 2016b; Nikulina, 2005, 2008, 2012), то на территории Хабаровского края, Амурской и Еврейской Автономной областей он вегетирует в пресных водотоках, никак не связанных с морскими акваториями, причем зачастую вместе с реофильными пресноводными видами *Hannaea arcus* и *Didy-*

mosphenia geminata (Medvedeva, Varinova, 2004; Medvedeva, Savateev, 2007; Medvedeva, Nikulina, 2019; Medvedeva, 2021). На севере Дальнего Востока не обнаружен (Kharitonov, 2014).

Cymbella amplificata Krammer

Ранее указывался как *Cymbella stuxbergii* var. *siberica* (Grunow) Wislouch и *C. stuxbergii* var. *intermedia* Wislouch (Meyer, 1930; Komarenko, 1968). Вид, по-видимому, приурочен к восточным областям Голарктики: Якутия, Монголия, Байкальский регион (Edlund et al., 2001; Vasilyeva-Kralina et al., 2005; Dorofeyuk, Kulikovskiy, 2012; Pomazkina, Rodionova, 2014; Kulikovskiy et al., 2016). Обычен на севере Дальнего Востока (Kharitonov, 2014), на территории Амурской области впервые найден в р. Малый Киряк (Medvedeva, 2010a), в настоящей работе указывается для устья р. Ту.

Cymbopleura stauroneiformis (Lagerstedt) Krammer

Впервые в России обнаружен в водотоках Полярного Урала (Stenina, 2007). На Дальнем Востоке указывался в притоках р. Зeya — реках Гармакан и Широковская (Medvedeva, 2010a).

Gomphonema angusticephalum Reichardt et Lange-Bertalot

Относительно недавно описанный вид (Reichardt, 1999), возможно ранее он просматривался или был отнесен к *G. acuminatum*. Для России указывался нами впервые на территории Амурской области в Зейском заповеднике (Medvedeva, 2010b). В настоящей работе отмечено его второе нахождение в устье р. Тыгда.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам исследований флора диатомовых водорослей бассейна р. Зeya насчитывает 245 таксонов, относящихся к 232 видам из 65 родов Bacillariophyta. Давая общую характеристику альгофлоры диатомей бассейна р. Зeya, необходимо отметить ее значительное многообразие как в таксономическом, так и эколого-географическом отношениях. В целом, альгофлора характеризуется преобладанием бентосных, олигогалобных, алкалофильных видов, имеющих обширные ареалы. Присутствие и массовое развитие ксено- и олигосапробионтных видов свидетельствует о хорошем качестве вод обследованных водотоков.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000147-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Alekin] Алекин О.А. 1970. Основы гидрохимии. Л. 444 с.
- [Varinova] Баринаова С.С. 1988. Полиморфизм соединительных структур диатомовых водорослей. — В кн.: Эволюционные исследования. Вавиловские темы. Владивосток. С. 110–122.
- [Varinova et al.] Баринаова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. 2006. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив. 498 с.
- [Diatomovye...] Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). 1988. Т. II, вып. 1. Л. 116 с.; 1992. Т. II, вып. 2. СПб. 125 с.
- Dorofeyuk N.I., Kulikovskiy M.S. 2012. Diatoms of Mongolia. Biological resources and natural conditions of Mongolia. Proceedings of Joint Russian-Mongolian Complex Biological Expedition. Vol. 59. Moscow. P. 367.
- Edlund M.B., Soninkhishig N., Williams R.M., Stoermer E.F. 2001. Biodiversity of Mongolia: checklist of diatoms, including new distributional reports of 31 taxa. — Nova Hedwigia. 72: 59–90. <https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/72/2001/59>
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2016–2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> (accessed 15.02.2022).
- Hartley B., Barber H.G., Carter J.R. 1996. An Atlas of British Diatoms. Bristol. 601 p.
- [Kharitonov] Харитонов В.Г. 2014. Диатомовые водоросли Колымы. Магадан. 496 с.
- [Kisselew] Киселев И.А. 1931. Состав и распределение фитопланктона в Амурском лимане. — В кн.: Исследование морей СССР. Т. 14. Л. С. 31–116.
- [Komarenko] Комаренко Л.Е. 1968. Планктон бассейна реки Яны. М. 151 с.
- [Korde] Кордэ Н.В. 1956. Методика биологического изучения донных отложений озер (полевая работа и биологический анализ). — В кн.: Жизнь пресных вод СССР. Т. 4. Ч. 1. М., Л. С. 383–413.
- Krammer K. 2000. The genus *Pinnularia*. — In: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. V. 1. 703 p.
- Krammer K. 2002. The genus *Cymbella*. — In: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Vol. 3. 584 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae. Naviculaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 1. Jena. 876 s.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988. Bacillariophyceae. Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 2. Stuttgart, New York. 596 s.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991a. Bacillariophyceae. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 2, 3. Stuttgart, Jena. 576 s.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991b. Bacillariophyceae. Achnanthaceae, *Navicula* und *Gomphonema*. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 4. Stuttgart, Jena. 438 s.
- [Kulikovskiy et al.] Куликовский М.С., Глушенко А.М., Генгал С.И., Кузнецова И.В. 2016. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль. 803 с.
- Medvedeva L.A. 2001. Biodiversity of aquatic algal communities in the Sikhote-Alin biosphere reserve (Russia). — Cryptogamie Algologie. 22 (1): 65–100. [https://doi.org/10.1016/S0181-1568\(00\)01050-3](https://doi.org/10.1016/S0181-1568(00)01050-3)
- [Medvedeva] Медведева Л.А. 2010а. Альгологические исследования водотоков бассейна реки Зeya и Зейского водохранилища. — В кн.: Гидробиологический мониторинг зоны влияния Зейского гидроузла. Хабаровск. С. 45–92.
- [Medvedeva] Медведева Л.А. 2010б. Пресноводная биота Зейского и Норского заповедников. Зейский заповедник. Пресноводные водоросли. — В кн.: Гидробиологический мониторинг зоны влияния Зейского гидроузла. Хабаровск. С. 206–213.
- [Medvedeva] Медведева Л.А. 2016а. Особенности сообществ перифитонных водорослей реки Зeya после плотины Зейской ГЭС (Амурская область). — В кн.: Жизнь пресных вод. Т. 2. Владивосток. С. 116–127.
- [Medvedeva] Медведева Л.А. 2016б. Пресноводные водоросли. — В кн.: Растения, грибы и лишайники Сихотэ-Алинского заповедника. Владивосток. С. 35–138.
- [Medvedeva] Медведева Л.А. 2021. Результаты альгологического обследования среднего течения реки Зeya (Амурская область). — В кн.: Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 9. Владивосток. С. 104–117. <https://doi.org/10.25221/levanidov.09.12>
- [Medvedeva, Varinova] Медведева Л.А., Баринаова С.С. 2004. Пресноводные водоросли некоторых водоемов Хабаровского края. — Бот. журн. 89 (11): 1768–1782.
- [Medvedeva, Nikulina] Медведева Л.А., Никулина Т.В. 2014. Каталог пресноводных водорослей юга Дальнего Востока России. Владивосток. 271 с.
- [Medvedeva, Nikulina] Медведева Л.А., Никулина Т.В. 2019. Видовое разнообразие цианобактерий и водорослей водоемов бассейна р. Бурея (Хабаровский край). — В кн.: Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 8. Владивосток. С. 91–113. <https://doi.org/10.25221/levanidov.08.10>
- [Medvedeva, Savateev] Медведева Л.А., Саватеев И.Н. 2007. Водоросли. — В кн.: Флора, микобиота и растительность заповедника “Бастак”. Владивосток. С. 38–82.
- [Medvedeva, Semenchenko] Медведева Л.А., Семенченко А.А. 2019. Структурные особенности водорослей перифитона в водотоках бассейна реки Зeya (Амурская область). — Биология внутренних вод. 12 (1): 23–30. <https://doi.org/10.1134/S0320965219010145>
- [Meyer] Мейер К.И. 1930. Введение во флору водорослей озера Байкала. — Бюл. Московск. об-ва испытателей природы. 39, 3–4: 179–399.
- [Nikulina] Никулина Т.В. 2005. Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) юга острова Сахалин — В кн.: Рас-

- тительный и животный мир острова Сахалин. Ч. 2. Владивосток. С. 8–20.
- [Nikulina] Никулина Т.В. 2008. Диатомовые водоросли острова Атласова (Курильские острова). — В кн.: Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 4. Владивосток. С. 122–129.
- [Nikulina] Никулина Т.В. 2012. Диатомовые водоросли юга острова Кунашир. — В кн.: Растительный и животный мир островов северо-западной части Тихого океана: материалы Междунар. курильского и Междунар. сахалинского проектов. Владивосток. С. 126–137.
- [Pomazkina, Rodionova] Помазкина Г.В., Родионова Е.В. 2014. Диатомовые водоросли семейства Cymbellaceae озера Байкал. Атлас-определитель. Новосибирск. 241 с.
- Reichardt E. 1999. Zur Revision der Gattung *Gomphonema*. Die Arten um *G. affine/insigne*, *G. angustatum/micropus*, *G. acuminatum* sowie gomphonemoide Diatomeen aus dem Oberoligozän in Böhmen. — *Iconographia Diatomologica*. 8: 1–203.
- [Resursy...] Ресурсы поверхностных вод СССР. 1966. Дальний Восток. Верхний и Средний Амур. Т. 18. Вып. 1. Ленинград. 781 с.
- [Shesterkina et al.] Шестеркина Н.М., Таловская В.С., Сиротский С.Е., Шестеркин В.П., Ри Т.Д. 2010. Условия формирования и качество воды реки Зeya и ее притоков в пределах Зейско-Селемджинской и Амуро-Зейской возвышенных равнин. — В кн.: Гидробиологический мониторинг зоны влияния Зейского гидроузла. Хабаровск. С. 23–35.
- [Sirotsky, Teslenko] Сиротский С.Е., Тесленко В.А. 2010. Физико-географическая характеристика бассейна реки Зeya в районе исследований. — В кн.: Гидробиологический мониторинг зоны влияния Зейского гидроузла. Хабаровск. С. 12–23.
- [Skvortzov] Скворцов Б.В. 1917. Водоросли верховьев р. Зей Амурской области. Материалы по флоре водорослей Азиатской России. 4. — *Журн. Русс. ботан. об-ва*. 2: 117–120.
- [Stenina] Стенина А.С. 2007. Диатомовые водоросли. — В кн.: Биоразнообразие экосистем Полярного Урала. Сыктывкар. С. 41–56.
- Swift E. 1967. Cleaning diatoms frustules with ultraviolet radiation and peroxide. — *Phycologia*. 6 (2–3): 161–163.
- [Vasilyeva-Kralina et al.] Васильева-Кралина И.И., Ремигайло П.А., Габышев В.А., Копырина Л.И., Пшеничкова Е.В., Иванова А.П., Пестрякова Л.А. 2005. Водоросли. Список водорослей. — В кн.: Разнообразие растительного мира Якутии. Новосибирск. С. 150–272.
- [Zabelina et al.] Забелина М.М., Киселев И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С. 1951. Диатомовые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. М. 619 с.

ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL CHARACTERISTICS OF THE DIATOM ALGAL FLORA IN THE ZEYA RIVER BASIN (AMUR REGION)

L. A. Medvedeva^{a, #}

^aFederal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of Far Eastern Branch RAS
Stoletiya Vladivostoka Ave., 159, Vladivostok, 690022, Russia

[#]e-mail: medvedeva@biosiol.ru

The results of the study of freshwater algae communities in some watercourses located in the middle course of the Zeya River basin are presented. The annotated list of algae includes 245 taxa belonging to 232 species from 65 genera of Bacillariophyta. The characteristics of the algal flora in terms of habitats, relation to water salinity, saprobity of algae and their geographical distribution are given. Among the most interesting and rare species with a limited distribution ranges, there are *Brebissonia boeckii*, *Cymbella amplificata*, *Cymbopleura stauroneiformis*, *Gomphonema angusticephalum*, and *Tetracyclus glans*.

Keywords: Bacillariophyta, diatoms, ecology, distribution, Far East, Russia

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (theme No. 121031000147-6).

REFERENCES

- Alekin O.A. 1970. *Osnovy gidrokhimii* [Basics of hydrochemistry]. Leningrad. 444 p. (In Russ.).
- Barinova S.S. 1988. Polymorphism of the connecting structures of diatoms. — In: Evolutionary studies. Vavilov's themes. Vladivostok. P. 110–122 (In Russ.).
- Barinova S.S., Medvedeva L.A., Anissimova O.V. 2006. Bioraznoobrasnye vodoroslei—indikatorov okruzhayushchei sredy [Diversity of algal indicators in environmental assessment]. Tel-Aviv. 498 p. (In Russ.).
- Diatomovye vodorosli SSSR (iskopaemye i sovremennyye) [The diatoms of the USSR (fossil and recent)] 1988. Vol. 2, is. 1. Leningrad. 116 p.; 1992. Vol. 2, is. 2. St. Petersburg. 125 p. (In Russ.).
- Dorofeyuk N.I., Kulikovskiy M.S. 2012. Diatoms of Mongolia. Biological resources and natural conditions of Mongolia. Proceedings of Joint Russian-Mongolian Complex Biological Expedition. Vol. 59. Moscow. P. 367.

- Edlund M.B., Soninkhishig N., Williams R.M., Stoermer E.F. 2001. Biodiversity of Mongolia: checklist of diatoms, including new distributional reports of 31 taxa. — *Nova Hedwigia*. 72: 59–90.
<https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/72/2001/59>
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2016–2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> (accessed 15.02.2022).
- Hartley B., Barber H.G., Carter J.R. 1996. An Atlas of British Diatoms. Bristol. 601 p.
- Kharitonov V.G. 2014. Diatomovye vodorosli Kolymy [Diatoms of Kolyma]. Magadan. 496 p. (In Russ.).
- Kisselew I.A. 1931 Sostav i raspredelenie fitoplanktona v Amurskom limane [Bestand und Verteilung des Phytoplanktons im Amur-Liman]. — In: Explorations der mers d'USSR. V. P. 14:31–116 (In Russ.).
- Komarenko L.E. 1968. Plankton basseina reki Jany [Plankton of the Yana river basin]. Moscow. 151 c. (In Russ.).
- Korde N.V. 1956. Metodika biologicheskogo izucheniya donnykh otlozheniy ozer (polevaya rabota i biologicheskii analiz) [Methods of biological study of bottom sediments of lakes (field work and biological analysis)] — In: Life of fresh waters of the USSR. Vol. 4, Part 1. Moscow; Leningrad. P. 383–413 (In Russ.).
- Krammer K. 2000. The genus *Pinnularia* — In: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Vol. 1. 703 p.
- Krammer K. 2002. The genus *Cymbella* — In: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. V. 3. 584 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae. Naviculaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 1. Jena. 876 S.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988. Bacillariophyceae. Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 2. Stuttgart, New York. 596 S.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991a. Bacillariophyceae. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 2,3. Stuttgart, Jena. 576 S.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991b. Bacillariophyceae. Achnantheaceae, *Navicula* und *Gomphonema*. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 4. Stuttgart, Jena. 438 S.
- Kulikovskiy M.S., Glushchenko A.M., Genkal S.I., Kuznetsova I.V. 2016. Opredelitel' diatomovykh vodoroslei Rossii [Identification book of diatoms from Russia]. Yaroslavl'. 803 c. (In Russ.).
- Medvedeva L.A. 2001. Biodiversity of aquatic algal communities in the Sikhote-Alin biosphere reserve (Russia). — *Cryptogamie Algologie*. 22 (1): 65–100.
[https://doi.org/10.1016/S0181-1568\(00\)01050-3](https://doi.org/10.1016/S0181-1568(00)01050-3)
- Medvedeva L.A. 2010a. Al'gologicheskie issledovaniya vodotokov basseyna reki Zeya i Zeyskogo vodokhranilishcha — Algological research in the Zeya River basin and the Zeya reservoir — In: Hydro-ecological monitoring in Zeya hydro-electric power station zone influences. Khabarovsk. P. 45–92 (In Russ.).
- Medvedeva L.A. 2010b. Presnovodnaya biota Zeiskogo I Norskogo zapovednikov. Zeisky zapovednik. Presnovodnye vodorosli [Freshwater biota of the Zeya and Norsky reserves. Zeya reserve. Freshwater algae] — In: Hydro-ecological monitoring in Zeya hydro-electric power station zone influences. Khabarovsk. P. 206–213 (In Russ.).
- Medvedeva L.A. 2016a. Osobennosti soobshchestv perifitonnykh vodorosley reki Zeya posle plotiny Zeyskoy GES (Amurskaya oblast') — Features of Zeya River periphyton algae communities after Zeya hydroelectric station dam (Amurskaya oblast) — In: Freshwater life. Vol. 2. Vladivostok. P. 116–127 (In Russ.).
- Medvedeva L.A. 2016b. Presnovodnye vodorosli [Freshwater algae] — In: Plants, fungi and lichens of the Sikhote-Alin reserve. Vladivostok. P. 35–138 (In Russ.).
- Medvedeva L.A. 2021. Rezul'taty al'gologicheskogo obsledovaniya srednego techeniya reki Zeya (Amurskaya oblast) — Results of the algological survey of the middle course of the Zeya River (Amurskaya oblast) — In: V.Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings. Vyp. 9. Vladivostok. P. 104–117 (In Russ.).
- Medvedeva L.A., Barinova S.S. 2004. Presnovodnye vodorosli nekotorykh vodoemov Khabarovskogo kraja [Freshwater algae of some reservoirs of the Khabarovsk Territory] — *Bot. Zhurn.* 89 (11): 1768–1782 (In Russ.).
- Medvedeva L.A., Nikulina T.V. 2014. Katalog presnovodnykh vodoroslei yuga Dal'nego Vostoka Rossii [Catalogue of freshwater algae of the southern part of the Russian Far East]. Vladivostok. 271 p. (In Russ.).
- Medvedeva L.A., Nikulina T.V. 2019. Vidovoe raznoobrazie tsianobakterii i vodoroslei vodoemov basseina reki Bureya (Khabarovskiy kraj) [Species diversity of cyanobacteria and algae in the Bureya river basin (Khabarovsk territory)] — In: V.Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings. Vyp. 8. Vladivostok. P. 91–113 (In Russ.).
<https://doi.org/10.25221/levanidov.08.10>
- Medvedeva L.A., Savateev I.N. 2007. Vodorosli [Algae] — In: Flora, Mycobiota and Vegetation of the nature reserve "Bastak". Vladivostok. P. 38–82 (In Russ.).
- Medvedeva L.A., Semenchenko A.A. 2019. Structural features of the periphyton algae communities in watercourses of the Zeya River basin (Amur oblast). — *Inland water biology*. 12 (1): 23–30 (In Russ.).
- Meyer K.I. 1930. Vvedenie vo floru vodoroslei ozera Baicala [Introduction to the algal flora of Baikal Lake] — *Bull. Moscow. Society of Nature Investigators*. 39, 3–4: 179–399 (In Russ.).
- Nikulina T.V. 2005. Diatomovye vodorosli (Bacillariophyta) yuga ostrova Sakhalin [Diatom algae (Bacillariophyta) from the south of Sakhalin Island] — In: Flora and fauna of Sakhalin Island. Part 2. Vladivostok. P. 8–20 (In Russ.).
- Nikulina T.V. 2008. Diatomovye vodorosli ostrova Atlasova (Kurilskie ostrova) [Diatom algae of the Atlasov Island (Kuril Islands)] — In: V.Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings. Vyp. 4. Vladivostok. P. 122–129 (In Russ.).
- Nikulina T.V. 2012. Diatomovye vodorosli yuga ostrova Kunashir [Diatom algae from the south of Kunashir Island] — In: Flora and fauna of the islands of the north-western part of the Pacific Ocean: materials of the International Kuril and International Sakhalin projects. Vladivostok. P. 126–137 (In Russ.).
- Pomazkina G.V., Rodionova E.V. 2014. Diatomovye vodorosli semeistva Cymbellaceae ozera Baikal. Atlas-

- opredelitel' [Diatom algae of the family Cymbellaceae of Baikal Lake. Atlas-identification book]. Novosibirsk. 241 p. (In Russ.).
- Reichardt E. 1999. Zur Revision der Gattung *Gomphonema*. Die Arten um *G. affine/insigne*, *G. angustatum/micropus*, *G. acuminatum* sowie gomphonemoide Diatomeen aus dem Oberoligozän in Böhmen. – *Iconographia Diatomologica*. 8: 1–203.
- Resursy poverkhnostnykh vod SSSR [Surface water resources of the USSR]. 1966. Dal'niy Vostok [Far East]. Vol. 18. Verkhniy i Sredniy Amur [Upper and Middle Amur]. Is. 1. Leningrad. 781 p. (In Russ.).
- Shesterkina N.M., Talovskaya V.S., Sirotsky S.E., Shesterkin V.P., Ri T.D. 2010. Usloviya formirovaniya i kachestvo vody reki Zeya i ee pritokov v predelakh Zeysko-Selemdzhinskoy i Amuro-Zeyskoy vozvyshennykh ravnin – Formation conditions and water quality of the Zeya River and its tributaries within the Zeya-Selemdzhinsk and Amur-Zeya upland plains – In: Hydroecological monitoring of the zone of influence of the Zeya hydroelectric power station. Khabarovsk. P. 23–35 (In Russ.).
- Sirotsky S.E., Teslenko V.A. 2010. Fiziko-geograficheskaya kharakteristika basseyna reki Zeya v rayone issledovaniya – Physical and geographical characteristics of the Zeya river basin in the study area – In: Hydrobiological monitoring of the zone of influence of the Zeya hydroelectric complex. Khabarovsk. P. 12–23 (In Russ.).
- Skvortzov B.W. 1917. Algae of the upper reaches of Zeya River in Amur Region. Materials about algae flora of Asian Russia. 4. – *Journal of the Russian botanical society*. 2: 117–120 (In Russ.).
- Stenina A.S. 2007. Diatomovye vodorosli [Diatom algae] – In: Biodiversity of ecosystems of the Polar Ural. Syktyvkar. P. 41–56 (In Russ.).
- Swift E. 1967. Cleaning diatoms frustules with ultraviolet radiation and peroxide. – *Phycologia*. 6 (2–3): 161–163.
- Vasilyeva-Kralina I.I., Remigailo P.A., Gabyshev V.A., Kopyrina L.I., Pshennikova E.V., Ivanova A.P., Pestryakova L.A. 2005. Vodorosli. Spisok vodoroslei [Algae. List of algae] – In: Diversity of the flora of Yakutia. Novosibirsk. P. 150–272 (In Russ.).
- Zabelina M.M., Kiselev I.A., Proshkina-Lavrenko A.I., Sheshukova V.S. 1951. Diatomovye vodorosli. Opredelitel' presnovodnykh vodoroslei SSSR. [Diatom algae. Identification book of fresh water algae of USSR]. Vyp. 4). Moscow. 619 p. (In Russ.).

МАКРОФИТЫ ЗОНЫ ЛИТОРАЛИ ОЗЕР ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 г. Д. С. Мосеев^{1,*}, Т. А. Парина^{2,**}, А. Г. Волков²,
А. В. Брагин³, Л. А. Сергиенко⁴

¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН
Нахимовский пр., 36, Москва, 117997, Россия

²Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова
наб. Северной Двины, 17, Архангельск, 163002, Россия

³ФГБУ “Национальный парк “Кенозерский”
наб. Северной Двины, 78, Архангельск, 163001, Россия

⁴Петрозаводский государственный университет, Институт биологии, экологии и агротехнологий
ул. Ленина, 33, Петрозаводск, 185910, Россия

*e-mail: viking029@yandex.ru

**e-mail: t.parinova@narfu.ru

Поступила в редакцию 13.09.2022 г.

После доработки 02.06.2023 г.

Принята к публикации 06.06.2023 г.

В данной статье проанализировано распределение 94 видов водных растений в 18 различных по величине, происхождению, трофическому статусу и гидролого-гидрохимическому режиму озер Архангельской области. Наибольшим видовым богатством отличается эвтрофное оз. Порженское национального парка “Кенозерский”, где отмечено 52 вида. Меньше видов макрофитов отмечено в олиготрофных озерах. Больше всего видов сосудистых растений принадлежат к экотипу истинно-водных растений – гидрофитов – 37. Большинство водных растений исследованных озер обитают в условиях низкой и средней минерализации вод – 54 вида. Большое видовое разнообразие отмечено для эврибионтных видов, развитие которых протекает в широком диапазоне минерализации от 1 до 1020 мг/л, их 24 вида. Только 11 видов тяготеют к произрастанию в карстовых озерах с повышенной минерализацией вод от 500 до 1020 мг/л: высшие растения *Ranunculus kauffmannii*, *Eleocharis acicularis*, *E. quinqueflora*, *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton obtusifolius*, *Stuckenia pectinata*, *Sparganium hyperboreum*; мхи *Calliergon cordifolium*, *Scorpidium scorpioides*; водоросли *Chara aspera*, *C. subspinoso*. Большинство видов природоохранных территорий Архангельской области, обитая в узком диапазоне рН воды, являются нейтрофитами – 31 и нейтро-алкалофитами – 27. Отмечено 13 видов макрофитов, охраняемых на территории Архангельской области: *Chara aspera*, *C. strigosa*, *C. subspinoso*, *C. virgata*, *Fissidens fontanus*, *Fontinalis dalecarlica*, *F. hypnoides*, *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Nymphaea candida*, *N. tetragona*, *Sparganium gramineum*.

Ключевые слова: Архангельская область, водные растения, водородный показатель (рН), общая минерализация воды, озера, охраняемые виды

DOI: 10.31857/S0006813623060078, **EDN:** ZLPXBH

Неотъемлемой частью озерных экосистем являются водные растения-макрофиты, которые до сих пор остаются слабо изученной группой растений на территории Архангельской области. На особо охраняемых территориях области хорошо изучена водная флора в национальном парке “Кенозерский”, расположенном на юге области (Vekhov, 1994, 1998, 2000; Razumovskaya et al., 2011; Moseev, Drovnina, 2017). Некоторые публикации о пространственной структуре растительности и разнообразии водной флоры имеются для национального парка “Онежское Поморье” на

севере области (Glushenkov, 2015; Moseev et al., 2021a, b). Немного литературных сведений по изучению гидрофитов и для заповедника “Пинежский” на северо-востоке области (Churakova, 2007; Moseev, Vragin, 2018).

Вопрос об адаптациях макрофитов к факторам среды обитания изучался как отечественными (Vekhov, 1998; 2000; Papchenkov, 2001; Chemeris, Bobrov, 2020), так и зарубежными исследователями (Rørslett, 1991; Toivonen, Huttunen, 1995; Arts, 2002; Murphy, 2002). Но на территории Архангельской области, несмотря на накопленный

флористический материал, данных по экологическому разнообразию макрофитов немного (Vekhov, 1994, 1998). Влияние природных факторов на водные макрофиты, особенно общей минерализации воды и рН воды, на территории Архангельской области практически не изучено. Показатели рН воды и общей минерализации являются ограничивающими в развитии водных растений (Arts, 2002; Murphy, 2002). Зачастую с изменением рН связывают сукцессионные процессы в водных растительных сообществах, что доказано в исследованиях сообществ макрофитов озер в Шотландии, на юге Швеции, Западноевропейской низменности (Arts, 2002). Показано, что при развитии эвтрофикации с уменьшением рН в западноевропейских озерах наблюдается исчезновение многих погруженных укореняющихся растений (в частности, это род *Isoëtes*) и происходит смена на сообщества с преобладанием растений, устойчивых к подкислению вод (Arts, 2002). Влияние подкисления также неблагоприятно сказывается на растительных сообществах истинноводных растений (эвгидрофитов) озер Скандинавии, Британских островов и Западноевропейской низменности (Murphy, 2002). Видовой состав и продуктивность макрофитов зависят от трофического статуса озер и повышаются от озер с ультраолиготрофным статусом к озерам с эвтрофным статусом (Murphy, 2002).

Численность и состояние популяций некоторых макрофитов ограничены воздействием не только природных, но и антропогенных факторов (Szmeja, 1987; Szankowski, Klosowski, 1996). К таким видам, в первую очередь, следует отнести стенобионтов, редких на территории области. Лишь 7 видов гидрофитов были внесены в Красную книгу Архангельской области (Red..., 2008), это *Fontinalis dalecarlica*, *F. hypnoides*, *Isoëtes echinospora*, *I. lacustris*, *Nuphar pumila*, *Nymphaea tetragona*, *Lobelia dortmanna*. В новом издании Красной книги Архангельской области (Red..., 2020) официально внесены для охраны пресноводные водоросли: *Sheathia boryana*, *Lemanea fluviatilis*, *L. rigida*, *Aegagropila linnaei*, *Chara papillosa*, *C. strigosa*, *C. subspinosa*, *Nitella wahlbergiana*, *Tolypella canadensis* и сосудистое растение *Nymphaoides peltata*. Этот список продолжает расти. Так, в 2021 г. под охрану внесены новые виды гидрофитов — *Sparganium gramineum*, *Chara tomentosa* (Protokol..., 2021). Наибольшее видовое разнообразие макрофитов и разнообразие их сообществ сосредоточены в зоне литорали озер (Rasporov, 1985; Rasporov et al., 1996).

Настоящая рукопись посвящена анализу распределения макрофитов в экотопах озер разной трофности природоохранных территорий Архангельской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе анализируются данные о биоразнообразии и экологии водных и прибрежно-водных сосудистых растений, водных мхов и харовых водорослей, отмеченных в ходе экспедиционных исследований, проведенных в период с 2013 по 2020 г. на 18 озерах трех особо охраняемых территорий Архангельской области: национальном парке “Кенозерский” (КНП), национальном парке “Онежское Поморье” и заповеднике “Пинежский” (ПГЗ). Национальный парк “Онежское Поморье” расположен вдоль берегов северной части Онежского полуострова в Онежском и Приморском районах на севере области, национальный парк “Кенозерский” находится в юго-западной части Плесецкого и северо-востоке Каргопольского района на юго-западе области на границе с Республикой Карелия. Озера заповедника “Пинежский” находятся в Пинежском районе на северо-востоке области. Полевые исследования выполнены маршрутным методом вдоль профилей, прокладываемых по направлению от берега к акватории озер в пределах зоны литорали³¹. Образцы водных растений собирались в гербарные коллекции, которые хранятся в Архангельском научном гербарии (AR), гербарных фондах национального парка “Кенозерский”, гербарных фондах заповедника “Пинежский”, гербарии кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ (PZV), гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

В данной работе использованы результаты измерений прозрачности воды согласно более ранним гидробиологическим исследованиям озер заповедника Пинежский (Bayanov, Kuznetsova, 1997). В озерах национальных парков Кенозерский и “Онежское Поморье” прозрачность воды измерена по диску Секи. Измерения рН воды проведены рН-метрами фирмы Hanna и Multi 3420 фирмы WTW, минерализацию измеряли по прибору Multi 3420 фирмы WTW.

Анализ видов растений всех систематических групп по фактору минерализации вод проведен согласно классификации О.А. Алекина (Alyokin, 1970) для речных и грунтовых вод: слабая минерализация < 200 мг/л, средняя — 200–500 мг/л, повышенная — 500–1000 мг/л, высокая > 1000 мг/л.

Анализ по фактору рН проведен на основе классификации, применяемой для речных и озерных экосистем (Salazkin, 1976; Sviridenko, 2000; Zinovieva, Durnikin, 2012). Выделены следующие группы видов: ацидофильные — развивают-

³¹ Литораль озер — прибрежная зона водоема, простирающаяся от уреза воды до нижней границы распространения водных макрофитов и включающая в себя как дно водоема, так и водную массу, расположенную над ним (Rasporov, 1985).

ся при pH 6.1–6.9, нейтрофильные – pH 7.0–7.5, щелочные – pH 7.6–8.4.

Для анализа сходства видового состава озер рассчитывали матрицу различий с использованием расстояния Брея–Кертиса. Для ординации флористических описаний озер (единый флористический список для каждого озера) применяли неметрическое многомерное шкалирование. Расчеты проводили с помощью языка R (R Core Team, 2019) визуализацию данных – с помощью пакета *matplotlib* (Hunter, 2007).

В работе для анализа экотипов растений зоны литорали мы принимаем классификацию В.Г. Папченко (Papchenko, 2001).

Номенклатура видов сосудистых растений и мхов приведена в соответствии с базой данных The Plant List <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения 20.12.2022). Номенклатура видов водорослей приведена в соответствии с базой данных *AlgaeBase*: <http://www.algaebase.org/> (Guiry, Guiry, 2022).

Лимнологические особенности озер отражены в таблице 1. Все исследованные озера национальных парков “Онежское Поморье” и “Кенозерский” имеют ледниковое происхождение, но отличаются по трофическому статусу, размерам и гидрологическим особенностям. Большинство озер заповедника “Пинежский” являются карстовыми и лишь мелководное оз. Кумичево относят к ледниковым (Ваунов, 1998).

Трофические статусы озер национального парка “Кенозерский” установлены гидробиологическими и гидрохимическими методами согласно работам (Kokryatskaya et al., 2012; Dvoryankin, 2016). Трофические статусы озер заповедника Пинежский определены гидробиологическими методами согласно источникам (Ваунов, Kuznetsova, 1997). Для определения трофических статусов авторами статьи также использовались показатели глубин, преобладающих грунтов в зоне литорали и площадь зарастания водной растительностью, при этом авторами приняты следующие градации: <10% – олиготрофные, 10–15% – мезотрофные, > 15% – эвтрофные. Эти градации согласуются с гидробиологическими признаками выделения трофических статусов водоемов по видовому составу и численности зоопланктона и фитопланктона. Лишь для слабо заросшего водной растительностью оз. Кумичево мы принимаем трофический статус – эвтрофное на основании гидробиологических наблюдений и мелководности по всей акватории (Ваунов, Kuznetsova, 1997).

Низкая прозрачность в оз. Большое Выгозеро связана с притоком гумусовых болотных вод из р. Холки и многочисленных ручьев (Naumenko et al., 2017). Озеро Мураканское, несмотря на небольшую глубину, имеет высокую прозрачность, небольшую площадь зарастания и обогащено растворенным кислородом (Repkina et al., 2019), что

позволяет относить водоем к олиготрофному и также подтверждается произрастанием индикаторных видов олиготрофных озер – *Isoetes echinospora*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum* (Moseev et al., 2021b).

Воды большинства озер имеют низкую минерализацию по классификации Алекина – до 200 мг/л. В эвтрофных озерах минерализация повышается до средней величины – 200–500 мг/л. В карстовых провальных озерах заповедника Пинежский – Ераськино и Перешковское и ледниковом оз. Кумичево общая минерализация изменяется от повышенной до высокой – 500–>1000 мг/л. Величина pH в большинстве озер изменяется от нейтральной до слабо-щелочной 7.0–8.0, а в оз. Большое Выгозеро воды имеют слабокислую реакцию среды – pH 6.1–6.7.

Озера национального парка “Онежское Поморье” и заповедника “Пинежский” расположены в подзоне северной тайги, озера национального парка “Кенозерский” – в подзоне средней тайги. Климат исследованного района умеренно-континентальный. Но ввиду большой территории области климатические условия обитания макрофитов в озерах изменяются с севера на юг. Средняя температура января по данным метеостанций: Архангельск –12.6°C, Конево Плесецкого района –13.1°C, Пинега –14.6°C, июля соответственно: +15.7°C, +16.8°C, +15.4°C. Период ледостава на озерах парка “Онежское Поморье” продолжается 6 месяцев, Пинежского заповедника – 6–6.5 месяца, Кенозерского парка – 5.5–6 месяцев (Nauchno..., 1989). Вегетация на озерах национального парка “Онежское Поморье” и Пинежского заповедника длится около 3 месяцев, в парке “Кенозерский” – 3.5 месяца.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Во флорах 18 озер природоохранных территорий Архангельской области отмечено 94 вида водных растений, относящихся к 52 родам и 39 семействам. По количеству видов самым богатым является семейство *Potamogetonaceae* – 12 видов (табл. 2).

Тридцать семь видов сосудистых растений принадлежат к экотипу истинно-водных растений – гидрофитов, 17 видов являются гелофитами, 11 гигрогелофитов, 1 вид относится к гигрофитам и 5 видов к гигромезофитам (рис. 1). Девять видов мхов являются гигрогелофитами, 4 вида – гидрофитами и 3 вида – гигрофитами. Все водоросли по экотипу относятся к гидрофитам.

Большинство анализируемых видов мхов являются гигрогелофитами (табл. 2), гидрофитами являются 4 вида – *Warnstorfia fluitans*, *Fissidens fontanus*, *Fontinalis dalecarlica*, *F. antipyretica*, 3 вида

Таблица 1. Гидрологическая характеристика озер особо охраняемых природных территорий Архангельской области
Table 1. Hydrological characteristics of lakes in specially protected natural areas of the Arkhangelsk Region

Озеро Lake	Площадь водного зеркала, га Water-surface area, ha	Максимальная глубина, м Maximum depth, m	Прозрачность, м Water transparency, m	Грунты в зоне литорали Soils in littoral zone	TDS, мг/л TDS, mg/l	pH	Заращение, % Plant overgrowth, %	Трофический статус Trophic status	Тип Lake type
Озера национального парка "Онежское Поморье" Lakes of the Onezhskoye Pomorye National Park									
Мураканское Murakanskoye	1620	6	3.0	Песчаные Sandy	63–163	7.4–7.7	8.0	Олиготрофное Oligotrophic	Сточное Sewage
Большое Выгозеро Bolshoye Vygozero	660	13	1–1.5	Песчаные Sandy	26–56	6.1–6.7	9.8	Олиготрофное Oligotrophic	Проточное Flowing
Озера национального парка "Кенозерский" Lakes of the Kenozersky National Park									
Масельское Masel'skoye	360	18	2.5	Песчаные, илисто-песчаные Sandy, silty-sandy	62–162	7.4–7.7	11.0	Мезотрофное Mesotrophic	Проточное Flowing
Наглимозеро Naglimozero	580	22	4.0	Каменисто-песча- ные, песчаные Rocky, sandy	32–87	7.0–7.3	7.9	Олиготрофное Oligotrophic	Проточное Flowing
Большое Лебяжье Bolshoye Lebyazhye	120	14	3.5	Каменисто-песча- ные, песчаные Rocky, sandy	50–120	7.3–7.9	10.0	Олиготрофное Oligotrophic	Бессточное Endorheic
Саргозеро Sargozero	120	8	2.5	Илисто-песчаные Silty-sandy	41–44	6.7–7.0	12.8	Мезотрофное Mesotrophic	Проточное Flowing
Вендозеро Vendozero	65.2	.	.	Песчаные, илисто- песчаные Sandy, silty-sandy	51–89	7.4–7.7	11.3	Мезотрофное Mesotrophic	Проточное Flowing
Торосозеро Torosozero	42.3	.	.	Торфянистые, или- сто-песчаные Peaty, silty-sandy	83–110	7.1–7.2	12.5	Мезотрофное Mesotrophic	Проточное Flowing
Долгое Dolgoye	110	.	.	Торфянистые, или- сто-песчаные Peaty, silty-sandy	250–280	6.8–7.1	17.3	Эвтрофное Eutrophic	Проточное Flowing
Черное Chernoye	60	.	1.5–2.0	Торфянистые, песча- ные, илистые, песчаные Peaty, silty-sandy, sandy	200–232	6.9–7.4	16.5	Эвтрофное Eutrophic	Проточное Flowing

Таблица 1. Окончание

Озеро Lake	Площадь водного зеркала, га Water-surface area, ha	Максимальная глубина, м Maximum depth, m	Прозрачность, м Water transparency, m	Грунты в зоне литорали Soils in littoral zone	TDS, мг/л TDS, mg/l	pH	Зарастание, % Plant overgrowth, %	Трофический статус Trophic status	Тип Lake type
Порженское Porzhenskoye	68	3	1.5–2.0	Илистые Silty	320–378	7.1–7.5	44.7	Эвтрофное Eutrophic	Проточное Flowing
Большее Bolsheye	180	7.0	2.0	Илистые, илисто-песчаные Silty, silty-sandy	238–320	7.3–7.7	14.8	Мезотрофное Mesotrophic	Проточное Flowing
Почозеро Pochozero	290	.	2.0	Торфянистые, или- стые, илисто-песча- ные Peaty, silty, silty-sandy	172–280	7.0–7.3	14.4	Мезотрофное Mesotrophic	Проточное Flowing
Озера заповедника "Пинежский" Lakes of the Pinezhsky Nature Reserve									
Железное Zheleznoye	10.5	17.5	4.0	Торфянистые, или- стые Peaty, silty	20–20.2	6.5–6.7	4.3	Олиготроф- ное Oligotrophic	Сточное Sewage
Кумичево Kumichevo	16.0	1.8	До дна	Торфянистые Peaty	499–530	7.1–7.3	4.9	Эвтрофное Eutrophic	Проточное Flowing
Першков- ское Pershkovskoye	47.8	10.2	2.8	Илистые Silty	780–920	7.4–8.1	12.1	Мезотрофное Mesotrophic	Проточное Flowing
Восточное Паловое Eastern Palovoye	5.2	25.0	4.5	Торфянистые, илисто-песчаные Peaty, silty-sandy	33–43	7.3–7.4	6.1	Олиготроф- ное Oligotrophic	Проточное Flowing
Северное Паловое Northern Palovoye	8.7	16.0	2.2	Торфянистые, илисто-песчаные Peaty, silty-sandy	33–60	7.4	5.1	Олиготроф- ное Oligotrophic	Проточное Flowing
Южное Паловое Southern Palovoye	19.4	20.9	2.5	Торфянистые, илисто-песчаные Peaty, silty-sandy	33–69	7.3–7.4	5.9	Олиготроф- ное Oligotrophic	Проточное Flowing
Ераськино Eraskino	11.0	.	До дна	Илисто-песчаные Silty-sandy	1035	7.6–7.7	4.0	Олиготроф- ное Oligotrophic	Проточное Flowing

Примечание. Данные площади, глубины и прозрачности для озер Пинежского государственного заповедника приведены по Н.Г. Баянову (1998).
Note. The data on the area, depth and transparency for the lakes of the Pinezhsky State Reserve are given according to N.G. Bayanov (1998).

Таблица 2. ²Список флоры и условия обитания макрофитов в озерах Архангельской области
Table 2. Checklist of flora and habitat conditions of macrophytes in the lakes of the Arkhangelsk Region

Таксоны Taxa	Экотип Ecotype	Мр	БВ	Пч	Бш	Пж	Дл	Чр	Вд	Тр	Мс	Нг	Сг	БЛ	Жл	Пл	Км	Пш	Ер	Группа по TDS Group by TDS	Группа рН Group by pH
		О	О	М	М	Э	Э	М	М	М	М	М	О	О	О	О	Э	М	О		
<i>Characeae</i>																					
<i>Chara aspera</i>	I	3	1	.	500—>1000	7.0—8.1
<i>Chara strigosa</i>	I	2	3	1	.	200—1000	7.0—8.1
<i>Chara subspinoso</i>	I	3	3	500—>1000	7.6—8.1
<i>Chara virgata</i>	I	.	.	.	1	3	.	1	0—500	7.0—7.5
<i>Nitella flexilis</i>	I	.	.	.	1	1	200—500	7.0—7.5
<i>Nitella opaca</i>	I	.	.	.	1	1	200—500	7.0—7.5
<i>Batrachospermataceae</i>																					
<i>Batrachospermum</i> sp.	I	1	0—200	7.0—7.5
<i>Sphagnaceae</i>																					
<i>Sphagnum centrale</i> C. E. O. Jansen	III	2	.	.	.	0—200	7.0—7.5
<i>Sphagnum flexuosum</i> Dozy & Molk.	III	3	0—200	6.1—6.9
<i>Sphagnum riparium</i> Ångström	III	.	1	3	0—200	6.1—6.9
<i>Fontinaliaceae</i>																					
<i>Fontinalis antipiperitica</i> Hedw.	I	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	.	1	2	1	20—1035	6.1—8.1
<i>Fontinalis dalecarlica</i> Bruch & Schimp.	I	.	3	0—200	6.1—6.9
<i>Fontinalis hypnoides</i> Hartm.	III	.	1	2	.	20—1035	6.1—8.1
<i>Amblistigiaceae</i>																					
<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	IV	1	.	7.6—8.1
<i>Calliergon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	III	2	200—500	7.0—7.5
<i>Calliergon megalophyllum</i>	IV	.	.	.	3	200—500	7.0—7.5

²Таблица 2 выполнена на основе таблицы 4 монографии В. Г. Папченко (2001).
The Table 2 is based on the monograph of V.G. Papchenkov (2001).

Таблица 2. Продолжение

Таксоны Taxa	Экотип Ecotype	Мр	БВ	Пч	Бш	Пж	Дл	Чр	Вд	Тр	Мс	Нг	Сг	БЛ	Жл	Пл	Км	Пш	Ер	Группа по TDS Group by TDS	Группа рН Group by рН
		О	О	М	М	Э	Э	М	М	М	М	О	О	Э	Э	О	О	Э			
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	IV	.	.	1	.	3	0–500	6.3–7.4
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp) Hedenäs	III	3	3	.	.	200–1000	7.0–7.5
<i>Scorpidium scorpioides</i> (Hedw.) Limpr.	III	3	.	.	500–1000	7.0–7.5
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Schimp.) Loeske	III	2	3	.	.	200–1000	7.0–7.5
<i>Warnstorfia fluitans</i> (Hedw.) Loeske	I	3	.	.	3	3	.	.	2	3	3	.	1	1	20–1035	6.1–8.1
<i>Warnstorfia trichophylla</i> (Warnst.) Tuom. & T. J. Kop.	III	3	3	3	.	.	.	0–500	6.3–7.4
<i>Fissidentaceae</i>																					
<i>Fissidens fontanus</i> (Bach. Pyl.) Steud.	I	1	200–500	7.0–7.5
<i>Isoëtaceae</i>																					
<i>Isoëtes lacustris</i> L.	I	2	.	1	.	.	2	0–200	7.0–8.1
<i>Isoëtes echinospora</i> Durieu	I	2	1	0–200	7.0–8.1
<i>Equisetaceae</i>																					
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	II	.	5	5	5	5	5	5	4	3	5	5	5	3	3	0–500	6.3–7.4
<i>Equisetum palustre</i> L.	IV	.	1	2	.	.	.	0–200	6.3–7.4
<i>Nymphaeaceae</i>																					
<i>Nymphaea candida</i> C. Presl	I	.	2	4	5	3	5	5	3	1	4	3	1	1	0–500	6.1–8.1
<i>Nymphaea tetragona</i> Georgi	I	3	1	.	.	.	3	.	.	.	0–500	7.0–7.5
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sm.	I	2	3	5	5	5	5	5	4	4	5	5	5	5	3	4	1	1	.	20–1035	6.1–8.1
<i>Nuphar pumila</i> (Timm.) DC.	I	2	3	3	.	.	.	1	1	.	20–1035	7.0–8.1
<i>Ceratophyllaceae</i>																					

Таблица 2. Продолжение

Таксоны Taxa	Экотип Ecotype	Мр	БВ	Пч	Бш	Пж	Дл	Чр	Вд	Тр	Мс	Нг	Сг	БЛ	Жл	Пл	Км	Пш	Ер	Группа по TDS Group by TDS	Группа рН Group by рН
		О	О	М	М	Э	Э	М	М	О	М	О	О	Э	М	О	Э	М			
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	I	1	1	1	.	.	.	1	1	0-500	7.0-7.5
<i>Ranunculaceae</i>																					
<i>Ranunculus eradicator</i> (Laest.) Johans.	I	.	.	1	1	.	.	1	1	0-500	7.0-7.5
<i>Ranunculus kauffmannii</i> Clerc	I	3	3	1	500-1000	7.0-8.1
<i>Ranunculus lingua</i> L.	III	.	.	3	3	3	1	.	.	3	0-500	7.0-7.5
<i>Caltha palustris</i> L.	III	.	2	3	2	3	.	.	2	3	.	.	.	1	20-1035	6.1-8.1	
<i>Polygonaceae</i>																					
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) Delarbre	I	3	1	3	3	3	3	3	4	3	3	2	2	1	.	3	.	.	0-500	6.3-7.4	
<i>Lobeliaceae</i>																					
<i>Lobelia dortmanna</i> L.	I	3	2	.	1	3	2	5	0-200	7.0-8.1	
<i>Brassicaceae</i>																					
<i>Subularia aquatica</i> L.	I	200-500	7.0-7.5
<i>Rosaceae</i>																					
<i>Comarum palustre</i> L.	III	3	3	3	3	3	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	3	2	20-1035	6.3-7.4	
<i>Geum rivale</i> L.	V	.	.	1	0-200	6.3-7.4
<i>Haloragaceae</i>																					
<i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC.	I	3	.	1	1	1	.	3	0-200	7.0-8.1	
<i>Myriophyllum sibiricum</i> Kom.	I	.	.	1	2	5	2	3	.	.	2	1	3	1	.	1	3	3	20-1035	7.0-8.1	
<i>Myriophyllum verticillatum</i> L.	I	2	500-1000	7.0-8.1
<i>Primulaceae</i>																					
<i>Lisimachia thyrsiflora</i> L.	III	.	.	1	1	1	1	1	2	3	.	1	1	1	3	3	.	1	20-1035	6.3-7.4	
<i>Hippuridaceae</i>																					
<i>Hippuris vulgaris</i> L.	II	.	.	1	1	2	3	2	3	200-1000	7.0-8.1
<i>Apiaceae</i>																					

Таблица 2. Продолжение

Таксоны Taxa	Экотип Ecotype	Мр	БВ	Пч	Бш	Пж	Дл	Чр	Вд	Тр	Мс	Нг	Сг	БЛ	Жл	Пл	Км	Пш	Ер	Группа по TDS Group by TDS	Группа рН Group by рН
		О	О	М	М	Э	Э	Э	М	М	М	О	М	О	О	О	Э	М	О		
<i>Cicuta virosa</i> L.	III	.	1	3	3	3	1	.	2	2	2	2	20–1035	6.1–8.1
<i>Sium latifolium</i> L.	III	.	1	.	3	.	.	.	2	2	0–500	6.3–7.4
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	III	.	1	1	2	3	1	1	2	1	2	2	.	1	3	4	.	1	.	20–1035	6.3–7.4
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne	I	3	.	.	.	0–200	7.0–7.5
<i>Utricularia minor</i> L.	I	.	.	.	1	1	.	.	1	1	2	.	.	.	0–500	7.0–8.1
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	I	.	.	1	1	2	.	.	1	2	1	1	1	20–1035	7.0–8.1
<i>Callitriche hermaphroditica</i> L.	I	.	1	1	0–200	6.3–7.4
<i>Butomus umbellatus</i> L.	II	1	200–500	7.0–7.5
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	II	.	.	3	.	2	.	.	1	3	1	0–500	7.0–7.5
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	II	.	.	.	1	1	200–500	7.0–7.5
<i>Sagittaria natans</i> Pall.	II	3	200–500	7.0–7.5
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	I	3	3	2	1	.	1	5	1	2	20–1035	7.0–8.1
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	I	.	.	1	1	2	200–500	7.0–8.1
<i>Stratiotes aloides</i> L.	I	.	.	.	1	3	1	.	1	2	0–500	7.0–7.5
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb.	I	1	.	.	1	1	.	.	2	1	20–1035	7.0–8.1
<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieber	I	.	.	3	1	3	3	3	2	1	1	1	1	.	20–1035	7.0–8.1
<i>Potamogeton compressus</i> L.	I	1	1	1	1	0–500	7.0–8.1

Таблица 2. Продолжение

Таксоны Taxa	Экотип EcoType	Мр	БВ	Пч	Бш	Пж	Дл	Чр	Вд	Тр	Мс	Нг	Сг	БЛ	Жл	Пл	Км	Пш	Группа по TDS Group by TDS	Группа рН Group by рН	
		О	О	М	М	Э	М	Э	М	О	О	Э	О	О	О	Э	М	О			
<i>Potamogeton friesii</i> Rupr.	I	.	.	2	.	2	1	1	1	1	.	2	20–1035	7.0–8.1
<i>Potamogeton gramineus</i> L.	I	1	.	3	4	4	.	1	3	2	.	1	0–500	6.2–8.1	
<i>Potamogeton lucens</i> L.	I	.	.	3	4	3	5	5	.	.	3	1	2	1	0–500	7.0–8.1	
<i>Potamogeton natans</i> L.	I	.	.	4	3	5	3	4	4	3	3	3	1	.	2	.	.	.	0–500	6.1–8.1	
<i>Potamogeton obtusifolius</i> Mert. & W.D.J. Koch	I	1	2	500–1000	7.0–8.1	
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	I	.	.	3	3	3	3	4	.	3	.	1	0–500	7.0–8.1	
<i>Potamogeton praelongus</i> Wulfen	I	1	.	3	1	1	5	5	.	.	.	1	.	1	0–500	7.0–8.1	
<i>Stuckenia filiformis</i> (Pers.) & Börner	I	2	2	200–500	7.0–7.5	
<i>Stuckenia pectinata</i> (L.) Börner	I	1	3	500–1000	7.0–8.1	
<i>Cyperaceae</i>																					
<i>Carex acuta</i> L.	III	.	1	3	2	5	5	3	3	3	3	1	.	5	3	3	3	4	2	20–1035	6.1–8.1
<i>Carex aquatilis</i> Wahlenb.	III	1	5	.	1	2	4	5	3	.	2	4	5	1	.	.	.	4	2	20–1035	6.1–8.1
<i>Carex limosa</i> L.	V	2	0–200	6.1–6.9
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	V	2	.	1	.	0–200	7.0–7.5
<i>Carex rostrata</i> Stokes	III	.	1	3	5	5	.	.	4	3	1	.	.	.	3	4	3	1	2	20–1035	6.1–8.1
<i>Carex vesicaria</i> L.	III	.	.	.	2	5	.	.	3	3	3	3	3	1	.	20–1035	6.3–7.4
<i>Schoenoplectus lacustris</i> (L.) Palla	II	3	1	4	5	4	5	5	4	.	5	5	5	.	.	1	.	.	0–500	6.3–7.4	
<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> (C.C. Gmel.) Palla	II	2	2	500–1000	7.0–8.1	
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. & Schult.	III	500–1000	7.6–8.1
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. & Schult.	II	.	.	1	2	200–500	7.0–7.5	
<i>Eleocharis quinqueflora</i> (Hartmann) O. Schwarts	II	3	.	500–1000	7.0–7.5	
<i>Poaceae</i>																					

Таблица 2. Окончание

Таксоны Taxa	Экотип Ecotype	Мр	БВ	Пч	Бш	Пж	Дл	Чр	Вд	Тр	Мс	Нг	Сг	Бл	Жл	Пл	Км	Пш	Ер	Группа по TDS Group by TDS	Группа рН Group by рН
		О	О	М	М	Э	М	М	М	О	О	О	О	М	О	О	О	Э	М		
<i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin.	V	1	2	.	.	.	0–200	7.0–7.5
<i>Phalaroides arundinaceus</i> (L.) Rauschert.	V	.	1	2	3	2	.	20–1035	6.3–7.4
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	II	4	5	5	5	5	5	4	4	4	5	5	5	3	.	.	2	3	.	20–1035	6.3–7.4
<i>Araceae</i>																					
<i>Calla palustris</i> L.	III	1	0–200	7.0–7.5
<i>Lemnaceae</i>																					
<i>Lemna minor</i> L.	I	.	.	1	1	.	1	.	200–1000	7.0–7.5
<i>Lemna trisulca</i> L.	I	.	.	1	1	3	3	3	1	200–1000	7.0–8.1
<i>Typhaceae</i>																					
<i>Sparganium angustifolium</i> Michx.	II	.	1	2	1	3	1	3	3	2	5	4	1	2	.	3	.	.	.	0–500	6.1–8.1
<i>Sparganium emersum</i> Rehmann	II	.	1	1	1	1	.	.	1	.	2	.	.	.	0–500	6.1–8.1
<i>Sparganium gramineum</i> Georgi	II	3	.	.	.	1	.	1	0–200	7.0–8.1
<i>Sparganium hyperboreum</i> Laest. ex Beurl.	II	500–1000	7.6–8.1
<i>Sparganium natans</i> L.	II	.	.	1	1	.	.	.	4	1	.	1	.	.	.	1	3	.	.	20–1035	7.0–7.5
<i>Typha latifolia</i> L.	II	.	.	.	1	1	200–500	7.0–7.5
Всего видов	94	14	24	34	43	52	27	24	39	28	20	26	16	19	14	27	26	30	24	.	.
Total species																					

Сокращения. Экотипы: I – гидрофиты, II – гелофиты, III – гигрогелофиты, IV – гигрофиты, V – гигромезофиты. Названия озер: Мр – Мураканское, БВ – Большое Выгозеро, Пч – Почозеро, Бш – Большое, Пж – Порженское, Дл – Долгое, Чр – Черное, Вд – Вендозеро, Тр – Торосозеро, Мс – Масельское, Нг – Наглимозеро, Сг – Саргозеро, Бл – Большое Лебяжье, Жл – Железное, Пл – система Паловых озер, Км – Кумичево, Пш – Першковское, Ер – Ераськино. Трофический статус: О – олиготрофные, М – мезотрофные, Э – эвтрофные. TDS – общая минерализация воды. Классы частоты встречаемости видов: 1 – редко (1–5%), 2 – изредка (спорадично) (6–15%), 3 – умеренно (16–30%), 4 – часто (31–50%), 5 – очень часто > 50%.

Abbreviations. Ecotypes: I – hydrophytes, II – helophytes, III – hygrophelophytes, IV – hygrophytes, V – hygromesophytes. Abbreviations of lake names: Мр – Murakanskoye, БВ – Bolshoye Vygozero, Пч – Sargozero, Бш – Bolshoye Lebyazhje, Жл – Zheleznoye, Пл – system of Palovye Lakes, Км – Kumichevo, Пш – Pershkovskoye, Ер – Eraskino. Trophic status: О – oligotrophic, М – mesotrophic, E – eutrophic. TDS – total mineralization of water. Species frequency classes: 1 – rarely (1–5%), 2 – occasionally (sporadically) (6–15%), 3 – moderately (16–30%), 4 – frequently (31–50%), 5 – very frequently > 50%.

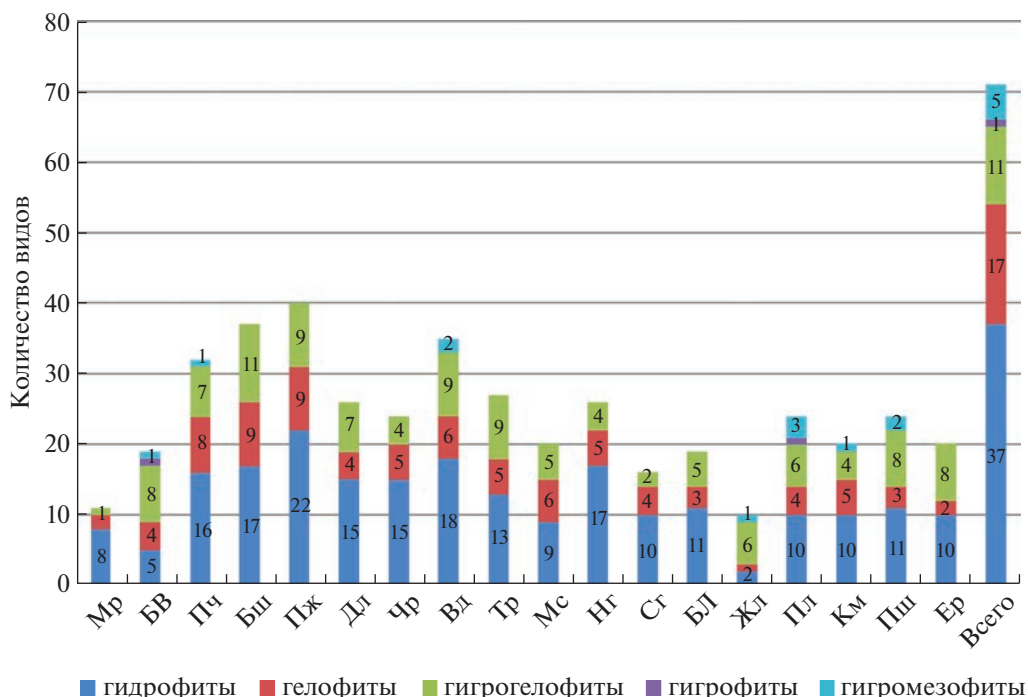


Рис. 1. Число видов сосудистых растений разных экотипов в озерах Архангельской области.
 Fig. 1. The number of vascular plant species of different ecological groups in the lakes of the Arkhangelsk Region.

мхов относятся к экотипу гиgroфитов по отношению к водной среде обитания — *Drepanocladus aduncus*, *Calliergon megalophyllum*, *C. cordifolium*.

Большим видовым богатством отличаются эвтрофные озера с хорошо выраженной литоралью. Так, в эвтрофном оз. Порженское на территории национального парка “Кенозерский” отмечено 52 вида макрофитов из разных систематических групп, из них 40 — сосудистые растения. Меньше видов отмечено в озерах олиготрофного трофического статуса. Из них в крупном оз. Мураканское и небольшом оз. Железное отмечено по 14, в крупном оз. Большое Выгозеро — 23 вида (табл. 2).

Видовой состав и количество видов гидрофитов слабо зависит от трофического статуса озер. Так в эвтрофном озере Порженское их насчитывается 22 вида, в олиготрофном оз. Наглимозере — 17, мезотрофном Вендозере — 18 видов. Однако погруженные в воду гидрофиты отсутствуют в озерах с низкой прозрачностью воды. Они не обнаружены в Большом Выгозере с прозрачностью воды 1 м, где произрастает лишь 4 вида растений с плавающими листьями — *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Persicaria amphibia*, *Sparganium angustifolium*.

В крупном олиготрофном оз. Мураканское только 6 видов погруженных в воду растений — гидатофитов, немного растений в нем приходится и на другие экотипы. Несмотря на большую прозрачность озера, почти по всей его акватории

преобладают песчаные и каменисто-песчаные грунты, озеро открыто для ветров северных направлений, часты волнения, что неблагоприятно сказывается на развитии макрофитов, те же факторы ограничивают развитие сообществ гидрофитов с плавающими листьями в оз. Большое Выгозеро (Moseev et al., 2021a). На воздушно-водные растения — гелофиты приходится 17 видов, во всех озерах — 1–9 видов. Меньше всего гелофитов — 2 вида: *Phragmites australis* и *Schoenoplectus lacustris* — в олиготрофном оз. Мураканском с его открытыми для ветров пространствами и прибрежным положением вдоль берега Белого моря. Больше гелофитов насчитывается в эвтрофном оз. Порженское — 9, а также в мезотрофных озерах Большое и Почозеро, соответственно — 8 и 9 видов. Общее количество гигрогелофитов составляет 11 видов, во всех озерах — 1–11. Как показывают наблюдения, меньше всего гигрогелофитов в олиготрофных озерах с прозрачной водой, в оз. Мураканское — 1 вид: *Carex aquatilis*, в оз. Наглимозере — 4: *Carex aquatilis*, *C. acuta*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsiflora*. Больше всего видов растений этой группы в мезотрофном оз. Большое — 11. Но в целом число видов и видовой состав гигрогелофитов слабо изменяется в озерах, разных по трофическому статусу, происхождению и степени минерализации вод. В литоральную зону озер проникают немногие виды гигромезофитов — *Carex nigra*, *C. limosa*, *Geum rivale*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Phalaris arundinacea*, во всех озерах в зо-

не литорали насчитывается по 1–3 вида гигромезофитов.

Анализ списка видов растений всех систематических групп по фактору минерализации показал, что большое количество видов макрофитов (19) обитают в озерах с низкой минерализацией вод, это – сосудистые растения: *Ranunculus trichophyllum*, *Calla palustris*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Carex limosa*, *C. nigra*, *Callitriche hermaphroditica*, *Equisetum palustre*, *Geum rivale*, *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Sparganium gramineum*, *Utricularia intermedia*; мхи: *Fontinalis dalecarlica*, *Sphagnum centrale*, *S. flexuosum*, *S. riparium*; водоросли: *Batrachospermum* sp. Это в основном виды олиготрофных озер. Из них некоторые являются индикаторами чистых и мягких вод: *Calla palustris*, *Geum rivale*, *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Ranunculus trichophyllus*, *Sparganium gramineum* (Szankowski, Klosowski, 1996; Hellsten, 2002). Из них – *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum* тяготеют к произрастанию в озерах с высокой прозрачностью воды – Мураканское, Большое Лебяжье, Наглимозеро, Саргозеро, Масельское, напротив *Fontinalis dalecarlica* является доминирующим видом оз. Большое Выгозеро с низкой прозрачностью.

Всего 22 вида относятся к переходной группе макрофитов и обитают в водах ледниковых озер разных трофических статусов с низкой и средней минерализацией (до 500 мг/л) – сосудистые растения: *Alisma plantago-aquatica*, *Ceratophyllum demersum*, *Equisetum fluviatile*, *Nymphaea candida*, *N. tetragona*, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton compressus*, *P. gramineus*, *P. lucens*, *P. natans*, *P. perfoliatus*, *P. praelongus*, *Ranunculus lingua*, *Schoenoplectus lacustris*, *Sium latifolium*, *Sparganium angustifolium*, *S. emersum*, *Stratiotes aloides*, *Utricularia minor*; мхи: *Drepanocladus aduncus*, *Warnstorfia trichophylla*; водоросли: *Chara virgata*.

Для эвтрофных и мезотрофных озер со средней минерализацией больше характерны – сосудистые растения: *Butomus umbellatus*, *Eleocharis palustris*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Potamogeton filiformis*, *Ranunculus eradicator*, *Sagittaria natans*, *S. sagittifolia*, *Subularia aquatica*, *Typha latifolia*; мхи: *Calliergon giganteum*, *C. megalophyllum*, *Fissidens fontanus*; водоросли: *Nitella flexilis*, *N. opaca*.

Большая доля макрофитов приходится на эврибионты, обитающие как в ледниковых, так и в карстовых озерах с существенно отличающейся минерализацией вод от 20 до 1035 мг/л – высшие сосудистые растения: *Caltha palustris*, *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*, *Cicuta virosa*, *Cotmarum palustre*, *Elodea canadensis*, *Lemna minor*, *Menyanthes trifoliata*, *Myriophyllum sibiricum*, *Nuphar lutea*, *N. pumila*, *Phalaris arundinacea*, *Phragmites*

australis, *Potamogeton alpinus*, *P. berchtoldii*, *P. friesii*, *Sparganium natans*, *Utricularia vulgaris*; мхи: *Fontinalis antipyretica*, *F. hypnoides*, *Warnstorfia fluitans*. Это виды с широкой экологической валентностью, произрастание которых практически не зависит от трофического статуса озер. Многие, из них, являясь гигрогеллофитами и гелофитами, не зависят от прозрачности вод.

Небольшое количество видов (всего 6) – обитатели озер со средней и повышенной минерализацией вод, но встречаются как в эвтрофных ледниковых озерах, так и в карстовых озерах разных трофических статусов – высшие растения: *Hippuris vulgaris*, *Lemna minor*, *L. trisulca*; мхи: *Scorpidium cossonii*, *Warnstorfia exannulata*; водоросли: *Chara strigosa*.

Ряд видов отмечен только в карстовых озерах Пинежского заповедника, с высокой и повышенной минерализацией вод. Это – высшие сосудистые растения: *Eleocharis acicularis*, *E. quinqueflora*, *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton obtusifolius*, *Ranunculus kauffmannii*, *Sparganium hyperboreum*, *Stuckenia pectinata*; мхи: *Calliergon cordifolium*, *Scorpidium scorpioides*; водоросли: *Chara aspera*, *C. subspinosa*. Такие макрофиты могут служить индикаторами озер с повышенной минерализацией вод, что также показано в работе (Moseev, Vragin, 2018).

Распределение видового состава макрофитов по фактору pH показывает, что большинство видов следует отнести к группам растений нейтрофилов и нейтро-алкалифилов, обитающих соответственно при pH воды от 7.0 до 7.5 и 7.0–8.0. Такой размах pH свойственен водам северных озер (Kokryatskaya et al., 2012; Shirokova et al., 2020). Нейтрофилы представлены следующими сосудистыми растениями: *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Calla palustris*, *Carex nigra*, *Ceratophyllum demersum*, *Eleocharis palustris*, *E. quinqueflora*, *Lemna minor*, *Nymphaea tetragona*, *Potamogeton filiformis*, *Ranunculus eradicator*, *R. lingua*, *Sagittaria sagittifolia*, *S. natans*, *Sparganium natans*, *Stratiotes aloides*, *Subularia aquatica*, *Typha latifolia*, *Utricularia intermedia*; водными мхами: *Calliergon giganteum*, *C. megalophyllum*, *Fissidens fontanus*, *Scorpidium cossonii*, *S. scorpioides*, *Sphagnum centrale*, *Warnstorfia exannulata*; водорослями: *Batrachospermum* sp., *Chara virgata*, *Nitella flexilis*, *N. opaca*. Нейтро-алкалифильные виды обитают в водах с более широкой изменчивостью pH воды от 7.0 и до 8.1. К ним относятся следующие высшие растения: *Elodea canadensis*, *Hippuris vulgaris*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lemna trisulca*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum*, *M. sibiricum*, *M. verticillatum*, *Nuphar pumila*, *Potamogeton alpinus*, *P. berchtoldii*, *P. compressus*, *P. friesii*, *P. lucens*, *P. obtusifolius*, *P. perfoliatus*, *P. praelongus*, *Ranunculus kauffmannii*, *Schoenoplectus tabernaemontani*, *Sparganium gramineum*, *Stuckenia pectinata*,

Utricularia minor, *U. vulgaris*; водоросли: *Chara aspera*, *C. strigosa*. К ним принадлежит большинство видов группы гидатофитов, причем почти все представители рода *Potamogeton*. Ацидофильных видов в исследованных озерах немного. Это водно-болотные мхи гигрогелофиты: *Sphagnum flexuosum* и *S. riparium*, осока — *Carex limosa*, больше приуроченная к слабокислым водам низинных болот (Egorova, 1999), и единственный истинно-водный мох *Fontinalis dalecarlica*, который, как показывают некоторые исследования, способен выдерживать также экстремальные условия обитания при pH = 5.2 (Chemersis, 2004). По сравнению с ацидофилами в озерах возрастает количество представителей переходной группы ацидо-нейтрофилов, обитающих при pH от 6.3 до 7.4 — это высшие сосудистые растения: *Callitriche hermaphroditica*, *Carex vesicaria*, *Equisetum fluviatile*, *E. palustris*, *Geum rivale*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyr-siflora*, *Persicaria amphibia*, *Phalaris arundinacea*, *Phragmites australis*, *Schoenoplectus lacustris*, *Sium latifolium*; мхи: *Drepanocladus aduncus*, *Warnstorfia trichophylla*.

Небольшое количество макрофитов является представителями группы алкалофильных видов, это — *Calliergon cordifolium*, *Chara subspinoso*, *Eleocharis acicularis*, *Sparganium hyperboreum*. Всего 15 видов имеют широкий экологический оптимум по фактору pH от 6.2 до 8.1: сосудистые растения — *Caltha palustris*, *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. rostrata*, *Cicuta virosa*, *Comarum palustris*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton gramineus*, *P. natans*, *Sparganium angustifolium*, *S. emersum*; мхи — *Fontinalis antipyretica*, *F. hypnoides*, *Warnstorfia fluitans*.

В составе водной флоры озер отмечено 10 охраняемых видов макрофитов, внесенных в Красную книгу Архангельской области (Red..., 2020), — сосудистые растения: *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Nymphaea candida*, *N. tetragona*, *Sparganium gramineum*; водные мхи — *Fissidens fontanus*, *Fontinalis hypnoides*, *F. dalecarlica*; харовые водоросли — *Chara aspera*, *C. strigosa*, *C. subspinoso*, *C. virgata*. Из них 4 вида макрофитов внесены в Красную книгу России (Red... Russian Federation..., 2008), это — *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Chara strigosa*.

Большинство охраняемых макрофитов являются стенобионтными видами, уязвимыми к изменениям в окружающей среде, в том числе к антропогенному воздействию, о чем можно судить по их исчезновению в пригородных водоемах Архангельской агломерации, где проявляется повышенная антропогенная нагрузка (Moseev, 2020). Виды *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum* — это индикаторы слабоминерализованных вод олиготрофных озер с почти нейтральной pH, а водный мох *Fontinalis dalecarlica* можно признать индикатором слабокислых вод с низкой минерализацией.

Графическая интерпретация результатов упорядочивания флористических описаний неметрическим многомерным шкалированием отображает взаимное расположение описаний озер на основе флористического сходства—различия по коэффициенту Брея—Кертиса (рис. 2). Нахождение реальных экологических факторов, максимально приближенных к построенным гипотетическим осям, оказалось невозможным в анализируемом массиве данных. Характерные, хорошо отличимые группы озер, сходные по флористическому составу, на рисунке в виде кластеров не выделяются, однако, прослеживается постепенный переход во взаимном расположении точек описаний: эвтрофные озера → мезотрофные озера → олиготрофные озера. И соответствующая степень их минерализации. На фоне закономерного перехода выделяется Першковское озеро — сильно минерализованное мезотрофное, с довольно богатым видовым составом, эвтрофное озеро Кумичево и олиготрофное озеро Ераськино, где видовой состав беднее, но повышенная минерализация. Некоторые отличия в видовом составе отмечаются также у глубоких олиготрофных карстовых озер заповедника “Пинежский” — Железное и Паловые, которые отделяются от массива ледниковых озер. Наибольшее флористическое сходство у озер Долгое и Черное (средне минерализованные, эвтрофные), наименьшее у Большого (средне минерализованное, мезотрофное) и Кумичево (сильно минерализованное, эвтрофное).

ОБСУЖДЕНИЕ

На особо охраняемых территориях Архангельской области повышенным видовым богатством отличаются малые эвтрофные озера — 34 вида в среднем: оз. Порженское — 52 вида и мезотрофные озера — 30 видов: Большое — 43, Почозеро — 34 вида, Вендозеро — 39 видов, меньше видов обитает в олиготрофных озерах — 22. Такие данные по числу видов в озерах разных трофических статусов согласуются с данными для озер стран Северной Европы — Норвегии, Дании, Швеции и Финляндии (Rørslett, 1991).

В составе экотипов большинство видов водных сосудистых растений озер ООПТ Архангельской области — 37 (57%) являются гидрофитами — истинно водными растениями, погруженными в воду, 17 (25%) видов приходится на гелофиты, 11 (16%) на гигрогелофиты и 1 вид отнесен к гидрофитам. Такое соотношение экотипов сближает флоры озер Архангельской области с другими озерами таежной зоны Восточно-Европейской равнины, находящимися в Республиках Карелия (Kravchenko, 2007; Teteryuk, 2008, 2012) и Коми, на юге Финляндии (Toivonen, Huttonen, 1995) и близко к озерам средней полосы России (Borisova

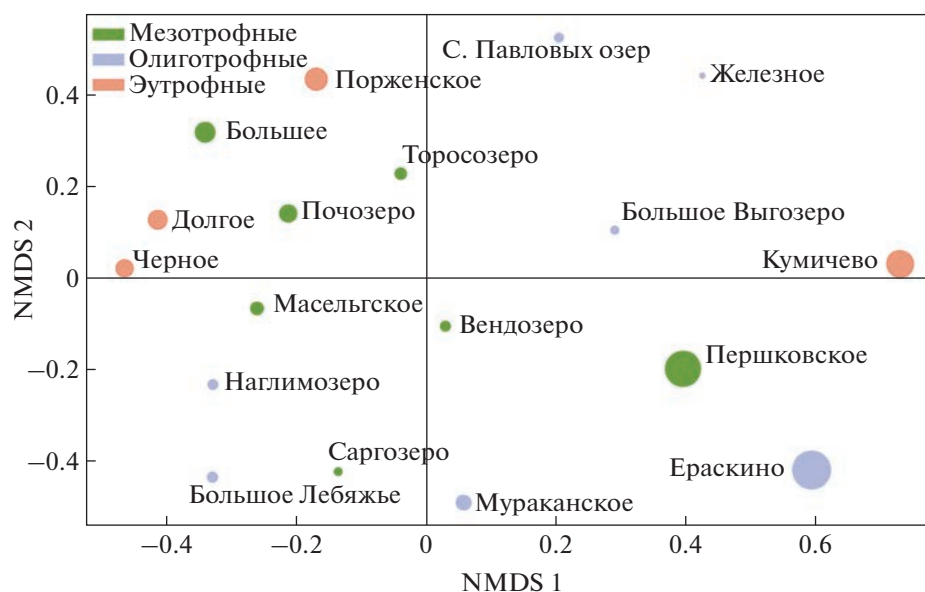


Рис. 2. Графическая интерпретация результатов упорядочивания флористических описаний озер неметрическим многомерным шкалированием (с использованием расстояния Брея–Кёртиса).

Обозначения: Размер точки – степень минерализации озера: чем больше точка, тем больше минерализация.

Fig. 2. Graphical interpretation of the results of ordering the floristic descriptions of lakes by non-metric multidimensional scaling (using the Bray–Curtis distance).

Legend: The dot sizes reflect the degree of the lake mineralization: the larger the dot, the greater the mineralization.

et al., 2013; Shcherbakov et al., 2015, 2018) (рис. 3). Повышенное количество гидрофитов – 83 вида, отмечено в озерах Северной Европы (Rørslett, 1991; Murphy, 2002), но здесь авторами охвачена заметно большая территория исследований. В олиготрофных озерах Северной Европы с темной водой отмечено небольшое число видов гидрофитов (Murphy, 2002), что согласуется с нашими исследованиями в оз. Большое Выгозеро с заболоченным водосбором на Онежском полуострове. В Финляндии такие виды как *Alisma plantago-aquatica*, *Hippuris vulgaris*, *Potamogeton gramineus*, *P. berchtoldii*, *P. perfoliatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Typha latifolia* являются обитателями эвтрофных и мезотрофных озер (Nurminen, 1979; Rørslett, 1991), что согласуется с нашими данными для озер Порженское, Большое, Вендозеро, Масельгское национального парка “Кенозерский”. Гелофиты – *Butomus umbellatus*, *Sparganium erectum* отмечены в эвтрофных озерах, что также согласуется с нашими данными для оз. Порженское. Гидрофит – *Myriophyllum alterniflorum* в Северной Европе обитает в олиготрофных водоемах, что характерно и для оз. Мураканское, где он расселяется с обилием 15–20% в зоне литорали. Гидрофиты – *Hydrocharis morsus-ranae* и *Lemna minor* тяготеют к эвтрофным водам и больше характерны для оз. Порженское и эвтрофируемых мелководий озер Почозеро и Большое Кенозерского парка. К эвтрофным озерам Северной Европы тяготеют *Callitriche hermaphroditica*, *Elodea canadensis*, *Myrio-*

phyllum verticillatum, *Ceratophyllum demersum* (Nurminen, 1979; Rørslett, 1991). Однако, как показывают наши исследования на ООПТ Архангельской области, они встречаются в озерах разных трофических статусов. Индифферентны к обитанию в озерах разных трофических статусов *Carex rostrata*, *Equisetum fluviatile*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Phragmites australis*, *Utricularia vulgaris* (Nurminen, 1979; Rørslett, 1991), что подтверждается нашими исследованиями для озер Архангельской области.

В озерах Северной Европы большинство макрофитов предпочитает воды низкой и средней минерализации от 200 до 500 мг/л (Murphy, 2002). В наших исследованиях выявлено, что многие макрофиты могут обитать в водах повышенной минерализации до 1000 и даже более мг/л, что характерно для карстовых озер заповедника Пинежский. Но большое число видов макрофитов эврибионтны к фактору минерализации, что особенно касается гелофита – *Phragmites australis*, проективное покрытие которого и встречаемость остаются высокими при любой минерализации вод.

К растениям мягких вод можно отнести виды, обитающие в водах озер с общей минерализацией от 0–200 мг/л: *Isoetes lacustris*, *I. echinospora*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum*, образующих сообщества в озерах Скандинавии (Murphy, 2002). В Северной Европе к озерам с мягкой водой тяготеют нимфейные – *Nymphaea alba*, *N. candida*, *Nuphar lutea*, *N. pumila*. Однако, как показы-

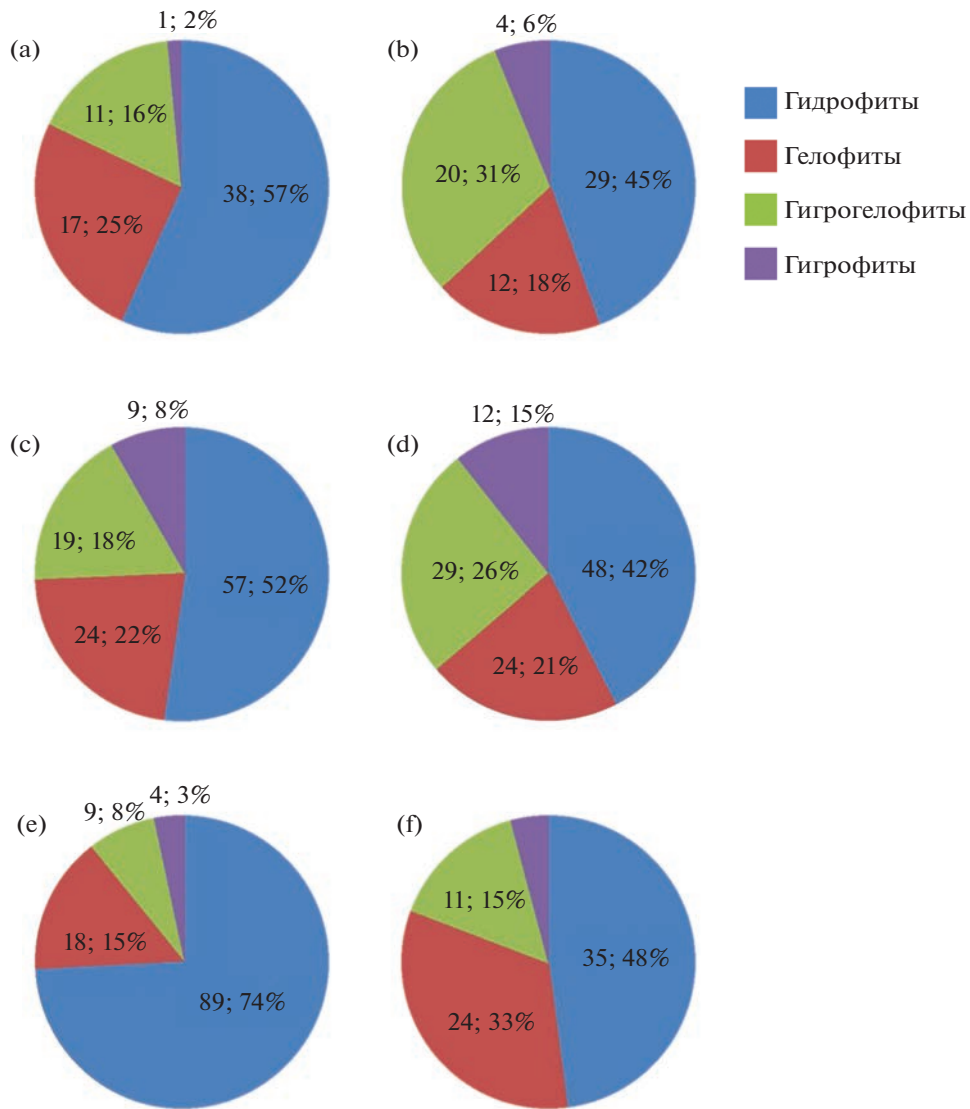


Рис. 3. Соотношение числа видов разных экологических групп из озер Архангельской области с озерами других регионов: а) Архангельская область, б) Республика Коми, в) Республика Карелия, д) Смоленская область (средняя полоса России), е) Северная Европа (лесная зона), ф) юг Финляндии.

Fig. 3. The ratio of the number of species of different ecological groups in the lakes of the Arkhangelsk Region to the lakes of other regions: a) Arkhangelsk Region, b) Komi Republic, c) Republic of Karelia, d) Smolensk Region (Central Russia), e) North Europe (forest zone), f) South Finland.

вают наши исследования, представители рода *Nuphar* обычны на мелководьях карстовых озер Пинежского заповедника с повышенной минерализацией вод – Першковское, Кумичево, т.е. по сути, являются эврибионтными к фактору минерализации. В эвтрофных озерах с повышением минерализации увеличивается покрытие рясковых, а также *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides* (Rørslett, 1991; Murphy, 2002), что наблюдалось в Порженском и Долгом озерах. Однако наибольшее разнообразие макрофитов наблюдалось в широких диапазонах минерализации озерных вод – 1–500 мг/л – 22 вида и 1–1020 мг/л – 24, что также согласуется с данными для озер Швеции,

где наибольшее разнообразие макрофитов наблюдалось в озерах с величиной электропроводности³ – 34–1103 μScm^{-1} .

Одним из основных факторов, влияющих на видовое богатство озер, является pH (Iversen, 1929; Rørslett, 1991). Среднее число видов в олиготрофных озерах с заболоченным водосбором: Большое Выгозеро, Саргозеро и Железное с pH воды ниже 7.0 ед., оказалось равно 18, но в озерах с pH 7.0 и выше достигает 30. Предполагается, что в кислых озерах флора, как правило, бедна

³Электропроводность воды – величина, очень тесно связанная с общей минерализацией, с понижением минерализации электропроводность также уменьшается.

(Rørslett, 1991), но закисление среды само по себе не может являться фактором, полностью угнетающим все макрофиты, так как существуют индифферентные виды, которые хорошо развиваются при низкой рН, в наших исследованиях это многие гигрогеллофиты — *Caltha palustris*, *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. rostrata*, *Cicuta virosa*, *Comarum palustris*, ряд гигрофитов — *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton gramineus*, *P. natans* и некоторые гелофиты — *Sparganium angustifolium*, *S. emersum*. Хорошо переносят кислую среду такие мхи как *Fontinalis antipyretica*, *F. dalecarlica*, *F. hypnoides*, *Sphagnum flexuosum*, *S. riparium*, *Warnstorfia fluitans*.

Все виды харовых водорослей отмечены только в водах с рН не ниже 7.0, т.е. являются нейтрофильными — *Chara virgata*, *Nitella flexilis*, *N. opaca*, нейтро-алкалофильными — *Chara strigosa*, *C. aspera* и алкалофильными, как *C. subspinosa*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Озера особо охраняемых природных территорий Архангельской области отличаются по происхождению, минерализации вод, величине рН, что способствует различию видового состава их растительности. Нами проанализировано распределение 94 видов макрофитов в 18 озерах заповедных территорий Архангельской области. Из них 72 вида сосудистых растений, 16 видов мхов и 7 видов водорослей. Видовое богатство озер соответствует закономерности, отраженной во введении данной статьи — “Видовой состав макрофитов зависит от трофического статуса озер и повышается от озер с ультраолиготрофным статусом к озерам с эвтрофным статусом”.

Из проанализированных экологических групп макрофитов зоны литорали озер на “ядро” водной флоры озер, в которое объединены истинно водные растения — гидрофиты, приходится 37 видов сосудистых растений. Из них чаще встречаются: *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Persicaria amphibia*, *Sparganium angustifolium*, *Potamogeton natans*, *Potamogeton lucens*, *Myriophyllum sibiricum*.

По фактору общей минерализации воды большинство видов макрофитов (54) тяготеют к водам с низкой и средней минерализацией. Лишь 12 видов отмечены только в карстовых озерах с повышенной и высокой минерализацией вод, а наиболее специфичны для вод с такой минерализацией: *Ranunculus kauffmannii*, *Eleocharis quinqueflora*, *Stuckenia pectinata*, *Schoenoplectus tabernaemontani*, *Chara aspera*, обнаруженные и в прибрежных водах Белого моря (Moseev, Sergienko, 2016; Nurminen, 1979; Rørslett, 1991). Эти виды можно принять как индикаторы высокоминерализованных водоемов для севера Восточно-Европейской равнины.

Изменчивость рН в водах озер обычно небольшая, в среднем от 7.0 до 8.0. Анализ по фактору рН показывает, что большинство макрофитов являются обитателями вод с реакцией среды, близкой к нейтральной, от 7.0 до 7.5 или нейтрофилами — 31 вид и нейтро-алкалифилами — 27 видов, обитающими в условиях с рН от 7.0 до 8.0. Индифферентны по отношению к рН 12 видов сосудистых растений из разных экологических групп по отношению к водной среде обитания и 2 вида водных мхов.

Меньше других видов зависят от общей минерализации вод и рН: *Caltha palustris*, *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. rostrata*, *Cicuta virosa*, *Comarum palustre*, *Eloдея canadensis*, *Fontinalis antipyretica*, *F. hypnoides*, *Lemna minor*, *Menyanthes trifoliata*, *Myriophyllum sibiricum*, *Nuphar lutea*, *Phalaris arundinacea*, *Phragmites australis*, *Potamogeton alpinus*, *P. berchtoldii*, *P. friesii*, *Utricularia vulgaris*, *Warnstorfia fluitans*, на что указывает их широкий спектр обитания в озерах разного происхождения, трофического статуса и степени минерализации на территории Архангельской области.

Для видов олиготрофных озер, тяготеющих к мягким водам с минерализацией от 0 до 200 мг/л, эвтрофикация, ведущая к повышению минерализации, может представлять угрозу для развития. К ним относятся и охраняемые в России — *Isoetes lacustris*, *I. echinospora*, *Lobelia dortmanna*, поэтому показатели общей минерализации и рН воды должны быть приоритетными при наблюдении за качеством вод в озерах, где они обитают.

В настоящее время степень изученности растений-макрофитов и их сообществ в озерах Архангельской области невелика и включает в основном природоохранные территории. Только дальнейшее изучение водной флоры области позволит детально оценить влияние экологических факторов среды на макрофиты, дать более широкие обоснования для внесения видов водных растений под охрану и определения их охранных статусов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Alyokin] Алейкин О.А. 1970. Основы гидрохимии. Л. 444 с.
- Arts H.P.G. 2002. Deterioration of atlantic soft water macrophyte communities by acidification, eutrophication and alkalisation. — *Aquatic Botany*. 73: 373–393. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00031-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00031-1)
- [Bayanov] Баянов Н.Г. 1998. Озера Пинежского заповедника. — Изв. РАН. Серия географическая. 2: 113–120.
- [Bayanov, Kuznetsova] Баянов Н.Г., Кузнецова М.А. 1997. Гидробиологическая характеристика озер Пинежского заповедника. — Наземные и водные экосистемы. Сб. научных трудов. Нижний Новгород. С. 64–73.

- [Borisova et al.] Борисова Е.А., Шилов М.П., Щербачев А.В., Курганов А.А. 2013. Флора озер Савинского района Ярославской области. — Бюллетень Брянского отделения РБО. 2 (2): 20–27.
- [Chemeris] Чемерис Е.В. 2004. Растительный покров истоковых ветландов Верхнего Поволжья. Рыбинск. 158 с.
- [Chemeris, Bobrov] Чемерис Е.В., Бобров А.А. 2020. Продуктивность рдестов (*Potamogeton*, *Stuckenia*, *Potamogetonaceae*) в реках севера Европейской России. — Водные ресурсы. 47 (1): 114–120. <https://doi.org/10.31857/S0321059620010198>
- [Chupakova] Чупакова А.В. 2007. По заповедным озерам (Гидробиологические исследования в Пинежском государственном заповеднике). — В сб.: Биоразнообразие, охрана и рациональное использование ресурсов севера. Матер. XI Перфильевских научн. чтений. Архангельск. С. 183–188.
- [Dvoryankin] Дворянкин Г.А. 2016. Рыбы Кенозерского национального парка. Архангельск. 100 с.
- [Egorova] Егорова Т.В. 1999. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб, Сент-Луис. 772 с.
- [Glushenkov] Глушников О.В. 2015. Водная флора и синтаксономический состав водной растительности некоторых озер Национального парка “Онежское Поморье”. — Научные труды Государственного природного заповедника “Присурский”. Чебоксары. 3: 102–112.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org/>; searched on 10 March 2022.
- Hellsten S.K. 2002. Aquatic macrophytes as indicators of water-level regulation in Northern Finland. — Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen. 28 (2): 601–606. <https://doi.org/10.1080/03680770.2001.11901786>
- Hunter J.D. 2007. Matplotlib: A 2D Graphics Environment. — Computing in Science and Engineering. 9 (3): 90–95. <https://doi.org/>. 55 <https://doi.org/10.1109/MCSE.2007>
- Iversen J. 1929. Studien über die pH-Verhältnisse dänischer Gewässer und ihren Einfluss auf die Hydrophyten-Vegetation — Bot. Tidsskr. 40 (4): 277–333.
- [Kokryatskaya et al.] Кокрятская Н.М., Забелина С.А., Саввичев А.С., Морева О.Ю., Воробьева Т.Я. 2012. Сезонные биогеохимические и микробиологические исследования малых озер таежной зоны северо-запада России (Архангельская область). — Водные ресурсы. Сер. Качество и охрана вод, экологические аспекты. 39 (1): 78–91.
- [Kravchenko] Кравченко А.В. Конспект флоры Карелии. 2007. Петрозаводск, Карельский научный центр РАН Редакционно-издательский отдел. 404 с.
- [Moseev] Мосеев Д.С. 2020. Распространение высших макрофитов антропогенных местообитаний в естественных водоемах Архангельской области. — В. сб.: Гидробиотика — 2020. Материалы IX Междунар. науч. конф. по водным макрофитам. Борок. С. 119–120.
- [Moseev, Bragin] Мосеев Д.С., Брагин А.В. 2018. Макрофиты зоны литорали озер в карстовых ландшафтах Пинежского заповедника и их роль в жизни водоплавающих птиц. — В сб.: Труды Архангельского центра РГО. Вып. 6: сборник научных статей. Архангельск. С. 295–304.
- [Moseev, Drovkina] Мосеев Д.С., Дровкина С.И. 2017. К водной флоре сосудистых растений озер национального парка “Кенозерский” (Архангельская область). — Бот. журн. 102 (12): 1633–1649. <https://doi.org/10.1134/S0006813617120043>
- [Moseev, Sergienko] Мосеев Д.С., Сергиенко Л.А. 2016. Растительный покров осолоняемых приливных устьев малых рек юго-востока Двинского залива Белого моря. — Ученые записки Петрозаводского гос. ун-та. Серия Биологические науки. 155 (2): 25–38.
- [Moseev et al.] Мосеев Д.С., Крашенинников А.В., Брагин А.В., Лохов А.С. 2021a. Пространственная структура растительности крупных озер Онежского полуострова (на примере озер Мураканское и Большое Выгозеро). — Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. 95 (98): 41–51. <https://doi.org/10.47021/0320-3557-2021-41-5>
- [Moseev et al.] Мосеев Д.С., Сергиенко Л.А., Лещев А.В., Брагин А.В., Романов Р.Е., Чуракова Е.Ю. 2021b. Редкие растительные сообщества озер и эстуариев рек Архангельской области. — *Turczaninowia*. 24 (3): 138–162. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.3.11>
- Murphy K.J. 2002. Plant communities and plant diversities in soft — water lakes of northern Europe. — *Aquatic Botany*. 73: 325–350. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00028-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00028-1)
- [Nauchno...] Научно-прикладной справочник по климату СССР. Архангельская и Вологодская области, Коми АССР. Кн. 1. Многолетние данные. Серия 3. Ч. 1–6. 1989. Вып. 1. Л. 484 с.
- [Naumenko et al.] Науменко М.А., Севастьянов Д.В., Дудакова Д.С., Дудаков М.О., Родионова Н.В., Протопопова Е.В. 2017. Озеро Большое Выгозеро: первые ландшафтно-лимнологические исследования на Онежском полуострове Белого моря. — Географический вестник. Серия: Гидрология. 41 (2): 43–57. <https://doi.org/10.17072/2079-7877-2017-2-43-57>
- Nurminen L. 1979. Macrophyte species composition reflecting water quality changes in adjacent water bodies of lake Hiidenvesi, SW Finland. — *Ann. Not. Fennici*. 40: 199–208.
- [Papchenkov] Папченков В.Г. 2001. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль. 200 с.
- [Protokol...] Протокол заседания совета по редким и находящимся под угрозой исчезновения животным, растениям и иным организмам на территории Архангельской области. Архангельск. № 8. От 20 апреля 2021 г.
- [Rasporov] Распопов И.М. 1985. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л. 200 с.

- Raspopov I.M., Andronikova I.N., Dotsenko O.N., Kurashov E.A., Letanskaya G.I., Rychkova M.A., Tchernykh O.A., Vorontsov F.F., Panov V.E., Teshch I.V. 1996. Littoral zone of Lake Ladoga: ecological state evaluation. — *Hydrobiologia*. 322 (1–3): 39–47. <https://doi.org/10.1007/BF00031803>
- [Razumovskaya et al.] Разумовская А.В., Кучеров И.Б., Пучнина Л.В. 2011. Сосудистые растения национального парка “Кенозерский” (Аннотированный список видов). Северодвинск. 162 с.
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for Statistical.
- [Red...] Красная книга Архангельской области. 2008. Архангельск. 351 с.
- [Red...] Красная книга Архангельской области. 2020. Архангельск. 478 с.
- [Red... Russian Federation...] Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Repkina et al.] Репкина Т.Ю., Кублицкий Ю.А., Леонтьев П.А., Зарецкая Н.Е., Беличенко А.Е., Романенко Ф.А., Шилова О.С., Перетрухина А.О., Щербаков Д.А., Яковлева А.П. 2019. Озера Летнего берега Белого моря: механизмы и хронология изоляции. — В кн.: География: развитие науки и образования. Т. I. Коллективная монография по материалам ежегодной Всероссийской с междунар. участием науч.-практ. конф. LXXII Герценовские чтения. СПб. С. 337–342.
- Rørslett B. 1991. Principal determinants of aquatic macrophyte richness in northern European lakes. — *Aquatic Botany*. 39 (1–2): 173–193. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(91\)90031-Y](https://doi.org/10.1016/0304-3770(91)90031-Y)
- [Salazkin] Салазкин А.А. 1976. Основные типы озер гумидной зоны СССР и их биопродуктивная характеристика. Известия ГосНИОРХ. Т. 108. 191 с.
- [Shcherbakov] Щербаков А.В., Панасенко Н.Н., Любезнова Н.В. 2018. Список сосудистых растений Брянской области — Фиторазнообразии Восточной Европы. XII (2): 128–137. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10015>
- [Shcherbakov et al.] Щербаков А.В., Решетникова Н.М., Нестерова Н.И. 2015. Конспект флоры сосудистых растений Северо-запада Смоленской области. — Фиторазнообразии Восточной Европы. IX (2): 4–31.
- [Shirokova et al.] Широкова Л.С., Чупаков А.В., Кокрятская Н.М., Титова К.В., Климов С.И., Забелина С.А., Морева О.Ю., Воробьева Т.Я., Покровский О.С. 2020. Многолетняя изменчивость малых озер юга Архангельской области под влиянием природных и антропогенных факторов (на примере Ротковецких озер). — В сб.: Глобальные проблемы Арктики и Антарктики. Сб. научных материалов Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 90-летию со дня рождения акад. Николая Павловича Лаверова. С. 614–619.
- [Sviridenko] Свириденко Б.Ф. 2000. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск. 196 с.
- Szankowski M., Klosowski S. 1996. Habitat variability of the phytocoenoses of Isoeto-Lobelietum in Poland. — *Fragmenta Floristica et Geobotanica*. 41: 255–267.
- Szmeja J. 1987. The structure of a population of *Lobelia dortmanna* L. along gradient of increasing depth in an oligotrophic lake. — *Aquatic Botany*. 28: 1–13. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(87\)90052-0](https://doi.org/10.1016/0304-3770(87)90052-0)
- [Tetryuk] Тетерюк Б.Ю. 2008. Водная и прибрежно-водная растительность озера Донты (Республика Коми). — *Раст. России*. 4: 76–96. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2008.12.76>
- [Tetryuk] Тетерюк Б.Ю. 2012. Редкие растительные сообщества древних озер европейского северо-востока России. — *Теоретическая и прикладная экология*. 2: 105–111.
- The Plant List. [2022]. URL: www.theplantlist.org/ (Дата обращения 20.12.2022)
- Toivonen H., Huttunen P. 1995. Aquatic macrophytes and ecological gradients in 57 small lakes in southern Finland. — *Aquatic Botany*. 51 (3–4): 197–221. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(95\)00458-C](https://doi.org/10.1016/0304-3770(95)00458-C)
- [Vekhov] Вехов Н.В. 1994. Макрофиты озер северной части национального парка “Кенозерский” и прилегающих территорий. — *География и природные ресурсы*. 4: 95–103.
- [Vekhov] Вехов Н.В. 1998. Флора озер Кенозерского национального парка и их переувлажненных побережий (Архангельская область). — *Бот. журн.* 83 (11): 93–106.
- [Vekhov] Вехов Н.В. 2000. Гидрофильные растения южной части Кенозерского национального парка (Архангельская обл.). — *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 4: 69–74.
- [Zinovieva, Durnikin] Зиновьева А.Е., Дурникин Д.А. 2012. Влияние активной реакции воды pH на распределение водных и прибрежно-водных растений в водоемах юга Обь-Иртышского междуречья. — *Известия Алтайского гос. ун-та*. 3–2 (75): 21–24.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при материальной поддержке со стороны администраций ФГБУ “Национальный парк “Кенозерский” и ФГБУ заповедник “Пинежский”, а также при поддержке гранта № 02/2021-Р ВОО “Русское географическое общество” “Белое море – Ворота в Арктику. Загадки пернатых мигрантов”. Авторы благодарят за помощь в определении видов водных сосудистых растений к.б.н., ведущего научного сотрудника лаборатории ландшафтной экологии и охраны лесных экосистем Института леса КарНЦ РАН Алексея Васильевича Кравченко, за помощь в определении водных мхов к.б.н., старшего научного сотрудника лаборатории биоресурсов и этнографии Института биогеографии и генетических ресурсов ФИЦКИА им. Н.П. Лаверова РАН Елену Юрьевну Чуракову, за помощь в определении водорослей к.б.н., старшего научного сотрудника лаборатории альгологии БИН РАН им. В.Л. Комарова Романова Романа Евгеньевича.

MACROPHYTES OF THE LITTORAL ZONE IN LAKES OF SPECIALLY PROTECTED NATURAL AREAS OF THE ARKHANGELSK REGION

D. S. Moseev^{a,#}, T. A. Parinova^{b,##}, A. G. Volkov^b,
A. V. Bragin^c, and L. A. Sergienko^d

^a*Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences
Nachimovsky Ave., 36, Moscow, 117997, Russia*

^b*Lomonosov Northern (Arctic) Federal University
Severnaya Dvina Emb., 17, Arkhangelsk, 163002, Russia*

^c*FSBI "National Park "Kenozersky"
Severnaya Dvina Emb., 78, Arkhangelsk, 163001, Russia*

^d*Petrozavodsk State University, Institute of Biology, Ecology of Agricultural Technologies
Lenin Str., 33, Petrozavodsk, 185910, Russia*

[#]*e-mail: viking029@yandex.ru*

^{##}*e-mail: t.parinova@narfu.ru*

The article analyzes distribution of 94 species of aquatic plants in 18 lakes, different in size, origin, trophic status, hydrological and hydrochemical conditions. Macrophytes and their communities were studied in 11 large and small lakes in the Kenozersky National Park, in 2 large lakes in the Onezhskoye Pomorye National Park, and in 5 small lakes in the Pinezhsky State Nature Reserve. The eutrophic lake Porzhenskoye in the Kenozersky National Park stands out with the greatest species number, 52 species. Fewer species of macrophytes were identified in oligotrophic lakes. It is shown that the majority of aquatic plants of the Arkhangelsk Region inhabit narrow range from low to medium total dissolved solids – 54 species. Eurybiont species, occurring in a large range of total dissolved solids from 1 to 1020 mg/l, show a great species diversity – 24 species. Only 11 species tend to grow in karst lakes with elevated level of total dissolved solids from 500 to 1020 mg/l – vascular plants: *Ranunculus kauffmannii*, *Eleocharis acicularis*, *E. quinqueflora*, *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton obtusifolius*, *Stuckenia pectinata*, *Sparganium hyperboreum*; mosses: *Calliergon cordifolium*, *Scorpidium scorpioides*; algae: *Chara aspera*, *C. subspinoso*. The majority of species in the lakes of specially protected natural areas of the Arkhangelsk Region, growing in a narrow water pH range, are neutrophytes – 31 and neutro-alkalophytes – 27. Thirteen protected species of macrophytes were discovered in the flora of lakes in the Arkhangelsk Region – *Chara aspera*, *C. strigosa*, *C. subspinoso*, *C. virgata*, *Fissidens fontanus*, *Fontinalis dalecarlica*, *F. hypnoides*, *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Nymphaea candida*, *N. tetragona*, *Sparganium gramineum*.

Keywords: Arkhangelsk Region, aquatic plants, pH, lakes, total dissolved solids, protected species

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was supported financially by the administrations of the Federal State Budget Institution "Kenozero National Park" and the Federal State Budgetary Institution "Pinezhsky Nature Reserve", as well as the grant No. 02/2021-R "The White Sea – Gateway to the Arctic. Mysteries of feathered migrants" from the All-Russian Public Organization "Russian Geographical Society".

The authors thank Aleksey Vasilyevich Kravchenko, Candidate of Biological Sciences, leading researcher at the Laboratory of Landscape Ecology and Protection of Forest Ecosystems of the Forest Institute of the Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, for help in identifying aquatic vascular plant species; Elena Yurievna Churakova, Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher at the Laboratory of Bio-Resources and Ethnography of the Institute of Biogeography and Genetic Resources of the N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, for help in identifying aquatic mosses; Roman Evgenievich Romanov, Senior Researcher at the Laboratory of

Algology of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, for assistance in identifying algae.

REFERENCES

- Alyokin O.A. 1970. Fundamentals of hydrochemistry. Leningrad. 444 p. (In Russ.).
- Arts H.P.G. 2002. Deterioration of atlantic soft water macrophyte communities by acidification, eutrophication and alkalisation. – *Aquatic Botany*. 73: 373–393. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00031-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00031-1)
- Bayanov N.G. 1998. Lakes of the Pinezhsky Nature Reserve. – *Izvestiya of the Russian Academy of Sciences. Geographical Series*. 2: 113–120 (In Russ.).
- Bayanov N.G., Kuznetsova M.A. 1997. Hydrobiological characteristics of the lakes of the Pinezhsky Reserve. – *Terrestrial and water ecosystems. Collection of scientific works*. Nizhny Novgorod. P. 64–73 (In Russ.).
- Borisova E.A., Shilov M.P., Shcherbakov A.V., Kurganov A.A. 2013. Lake flora of the Savino District of the Ivanovo Region. – *Bulletin of Bryansk dpt. of RBS*. 2 (2): 20–27 (In Russ.).

- Chemeris E.V. 2004. Vegetation cover of the source wetlands of the Upper Volga Region. Rybinsk. 158 p. (In Russ.).
- Chemeris E.V., Bobrov A.A. 2020. Production of pondweeds (*Potamogeton*, *Stuckenia*, *Potamogetonaceae*) in rivers in the North of European Russia. — *Water Resources*. 47 (1): 171–177 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0321059620010198>
- Chupakova A.V. 2007. On protected lakes (Hydrobotanical research in the Pinezhsky State Reserve). — Biodiversity, protection and rational use of northern resources. Proceedings XI Perfiliev scientific readings. Arkhangelsk. P. 183–188 (In Russ.).
- Dvoryankin G.A. 2016. Fishes of the Kenozersky National Park. Arkhangelsk. 100 p. (In Russ.).
- Egorova T.V. 1999. Sedges (*Carex* L.) of Russia and adjacent states (within the former USSR). SPb, Saint Louis. 772 p. (In Russ.).
- Gigevich G.S., Vlasov B.P., Vynaev G.V. 2001. Recommendations for the protection and rational use of higher aquatic plants. Recommendations 0212.4-99. — Collection of regulatory documents on environmental issues. Minsk. 31: 18–78 (In Russ.).
- Glushenkov O.V. 2015. Aquatic flora and syntaxonomic composition of aquatic vegetation of some lakes of the Onega Pomorie National Park. — Scientific works of the Prisursky State Natural Reserve. 3 (1): 102–112 (In Russ.).
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>; searched on 10 March 2022.
- Hellsten S.K. 2002. Aquatic macrophytes as indicators of water-level regulation in Northern Finland. — Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen. 28 (2): 601–606.
<https://doi.org/10.1080/03680770.2001.11901786>
- Hunter J.D. 2007. Matplotlib: A 2D Graphics Environment. — *Computing in Science and Engineering*. 9 (3): 90–95.
<https://doi.org/10.1109/MCSE.2007.55>
- Iversen J. 1929. Studien über die pH-Verhältnisse dänischer Gewässer und ihren Einfluss auf die Hydrophyten-Vegetation. — *Bot. Tidsskr.* 40 (4): 277–333.
- Kokryatskaya N.M., Zabelina S.A., Savvichev A.S., Moreva O.Yu., Vorobyova T.Ya. 2012. Seasonal biogeochemical and microbiological studies of small lakes in the taiga zone of northwestern Russia (Arkhangelsk Region). — *Water resources. Series "Water quality and protection, environmental aspects"*. 39 (1): 78–91 (In Russ.).
- Kravchenko A.V. 2007. A compendium of Karelian flora (vascular plant). Petrozavodsk. 404 p. (In Russ.).
- Moseev D.S. Distribution of higher macrophytes of anthropogenic habitats in natural water bodies of the Arkhangelsk Region. — Proceedings of IX International scientific conference on aquatic macrophytes Hydrobotany 2020, Borok, Russia, 17–21 October, 2020. P. 119–120 (In Russ.).
- Moseev D.S., Bragin A.V. 2018. Macrophytes of the littoral zone of lakes in the karst landscapes of the Pinezhsky Nature Reserve, and their role in the life of waterfowl. — Proceedings of the Arkhangelsk Center of the Russian Geographical Society: collection of scientific articles. Iss. 6. Arkhangelsk. P. 295–304 (In Russ.).
- Moseev D.S., Drovnina S.I. 2017. To the aquatic flora of vascular plants of the lakes located in the Kenozersky National Park (Arkhangelsk Region). — *Bot. Zhurn.* 102 (12): 1633–1649 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813617120043>
- Moseev D.S., Sergienko L.A. 2016. Vegetation cover of salinized tidal estuaries of small rivers in the southeast of the Dvina Bay of the White Sea. — *Scientific notes of the Petrozavodsk State University. Series Biological Science*. 2 (155): 25–38 (In Russ.).
- Moseev D.S., Krashennikov A.V., Bragin A.V., Lokhov A.S. 2021. Spatial structure of vegetation of large lakes of the Onega Peninsula (On the example of Murakhanskoe and Bolshoe Vygozero lakes). — *Transactions of the Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*. 95 (98): 41–51 (In Russ.).
<https://doi.org/10.47021/0320-3557-2021-41-51>
- Moseev D.S., Sergienko L.A., Leshchev A.V., Bragin A.V., Romanov R.E., Churakova E.Yu. Rare plant communities of lakes and river estuaries of the Arkhangelsk Region. — *Turczaninowia*. 24 (3): 138–162 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.3.11>
- Murphy K.J. 2002. Plant communities and plant diversities in soft – water lakes of northern Europe. — *Aquatic Botany*. 73: 325–350.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00028-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00028-1)
- Nauchno-prikladnoy spravochnik po klimatu SSSR. Arkhangel'skaya i Vologodskaya oblasti, Komi ASSR. Kn. 1. Mnogoletniye dannyye. Seriya 3. CH. 1–6. 1989. Vyp. 1. L. 484 s. [Scientific and applied guide to the climate of the USSR. Arkhangelsk and Vologda regions, Komi ASSR. Book 1. Multiyear data. 1989. Ser. 3. Parts 1–6. Vol. 1. Leningrad. 484 p.] (In Russ.).
- Naumenko M.A., Sevast'yanov D.V., Dudakova D.S., Dudakov M.O., Rodionova N.V., Protopopova E.V. 2017. Lake Bolshoe Vygozero: the first landscape-limnological studies on the Onega Peninsula of the White Sea. — *Geographical Bulletin. Series "Hydrology"*. 41 (2): 43–57 (In Russ.).
<https://doi.org/10.17072/2079-7877-2017-2-43-57>
- Nurminen L. 1979. Macrophyte species composition reflecting water quality changes in adjacent water bodies of lake Hiidenvesi, SW Finland. — *Ann. Not. Fennici*. 40: 199–208.
- Papchenkov V.G. 2001. Vegetation cover of water bodies and streams of the Middle Volga Region. Yaroslavl: International University of business and new technologies. 200 p. (In Russ.).
- Protokol of the meeting of the council for rare and endangered animals, plants and other organisms in the Arkhangelsk Region. Arkhangelsk. No. 8. April 20, 2021 (In Russ.).
- Raspopov I.M. 1985. Higher aquatic vegetation of large lakes of the North-West of the USSR. Leningrad. 200 p. (In Russ.).
- Raspopov I.M., Andronikova I.N., Dotsenko O.N., Kurashov E.A., Letanskaya G.I., Rychkova M.A., Tchernykh O.A., Vorontsov F.F., Panov V.E., Telesh I.V. 1996. Littoral zone of Lake Ladoga: ecological state evaluation. — *Hydrobiologia*. 322 (1–3): 39–47 (In Russ.).

- Russ.).
<https://doi.org/10.1007/BF00031803>
- Razumovskaya A.V., Kucherov I.B., Puchnina L.V. 2011. Vascular plants of the Kenozersky National Park (Annotated list of species). Severodvinsk. 162 p. (In Russ.).
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for Statistical.
- Red Data Book of the Arkhangelsk Region. 2008. Arkhangelsk. 351 p. (In Russ.).
- Red Data Book of the Arkhangelsk Region. 2020. Arkhangelsk. 478 p. (In Russ.).
- Red Data Book of Russian Federation (plant and fungi). 2008. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Repkina T.Yu., Kublitskiy Y.A., Leontev P.A., Zaretskaya N.E., Belichenko A.E., Romanenko F.A., Shilova O.S., Peretrukhina A.O., Sherbakov D.A., Yakovleva A.P. 2019. Lakes of Letniy (Summer) coast of the White Sea: Mechanism and chronology of isolation. Preliminary data. – Collective monograph on the materials of annual All-Russian with the international participation, Scientific-Practical Conference LXXII Herzen readings 18–21 April 2019, devoted to the 150 anniversary since the birth of V.L. Komarov, to the 135 anniversary since the birth of P.V. Gurevich, to the 90 anniversary since the birth of V.S. Zhekulin. St.-Peterburg. P. 337–342 (In Russ.).
- Rørslett B. 1991. Principal determinants of aquatic macrophyte richness in northern European lakes. – Aquatic Botany. 39 (1–2): 173–193.
[https://doi.org/10.1016/0304-3770\(91\)90031-Y](https://doi.org/10.1016/0304-3770(91)90031-Y)
- Salazkin A.A. 1976. Main types of lakes in the humid zone of the USSR and their bioproductive characteristics. – Izvestia GosNIORKh. Vol. 108. 191 p. (In Russ.).
- Shcherbakov A.V., Panasenko N.N., Luybeznova N.V. 2018. Checklist of vascular aquatic plants of Bryansk Region. – Phytodiversity of Eastern Europe. XII (2): 128–137 (In Russ.).
<https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10015>
- Shcherbakov A.V., Reshetnikova N.M., Nesterova N.M. 2015. Summary of flora of aquatic vascular plants in the North-West of Smolensk Region. – Phytodiversity of Eastern Europe. IX (2): 4–31 (In Russ.).
- Shirokova L.S., Chupakov A.V., Kokryatskaya N.M., Titova K.V., Klimov S.I., Zabelina S.A., Moreva O.Yu., Vorobieva T.Ya., Pokrovsky O.S. 2020. Long-term variability of small lakes in the south of the Arkhangelsk Region under the influence of natural and anthropogenic factors (on the example of the Rotkovetsky lakes). – Global problems of the Arctic and Antarctic. Collection of scientific materials of the All-Russian Conference with international participation, dedicated to the 90th anniversary of the birth of Acad. Nikolay Pavlovich Laverov. P. 614–619 (In Russ.).
- Sviridenko B.F. 2000. Flora and vegetation of reservoirs of Northern Kazakhstan. Omsk. 196 p. (In Russ.).
- Szankowski M., Klosowski S. 1996. Habitat variability of the phytocoenoses of Isoeto-Lobelietum in Poland. – Fragmenta Floristica et Geobotanica. 41: 255–267.
- Szmeja J. 1987. The structure of a population of *Lobelia dortmanna* L. along gradient of increasing depth in an oligotrophic lake. – Aquatic Botany. 28: 1–13.
[https://doi.org/10.1016/0304-3770\(87\)90052-0](https://doi.org/10.1016/0304-3770(87)90052-0)
- Teteryuk B.Yu. 2008. Aquatic and coastal aquatic vegetation of Lake Donty (Republic of Komi). – Vegetation of Russia. 4: 76–96 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/vegus/2008.12.76>
- Teteryuk B.Yu. 2012. Rare plant communities of ancient lakes in the European northeast of Russia. – Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2: 105–111 (In Russ.).
- The Plant List. Available at: <http://www.theplantlist.org/> (accessed 20.12.2022).
- Toivonen H., Huttunen P. 1995. Aquatic macrophytes and ecological gradients in 57 small lakes in southern Finland. – Aquatic Botany. 51 (3–4): 197–221.
[https://doi.org/10.1016/0304-3770\(95\)00458-C](https://doi.org/10.1016/0304-3770(95)00458-C)
- Vekhov N.V. 1994. Macrophytes of lakes in the northern part of the Kenozero National Park and its adjacent territories. – Geography and Natural Resources. 4: 95–103 (In Russ.).
- Vekhov N.V. 1998. Flora of lakes of the Kenozero National Park and its waterlogged coasts (Arkhangelsk Region). – Bot. Zhurn. 83 (11): 93–106 (In Russ.).
- Vekhov N.V. 2000. Hydrophilic plants in the southern part of the Kenozero National Park (Arkhangelsk Region). – Bull. Moscow Soc. Natur. Biol. Ser. 4: 69–74 (In Russ.).
- Zinovyeva A.E., Durnikin D.A. 2012. Effect of salinity and total hardness of water on the distribution of hydrophytes in the ecosystems (on an example of the water reservoirs of the south part of the Ob-Irtysh Interfluve). – Bulletin of the Altai State University. 3–1 (75): 33–36 (In Russ.).

ИСКОПАЕМЫЕ ДРЕВЕСИНЫ *XENOXYLON* (CONIFERALES) ИЗ НИЖНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ АРХИПЕЛАГА ЗЕМЛЯ ФРАНЦА-ИОСИФА

© 2023 г. М. А. Афонин^{1,2*}, Д. В. Громыко¹

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

²Федеральный научный центр Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
пр-т 100 лет Владивостоку, 159, Владивосток, 690022, Россия

*e-mail: mafonin@binran.ru

Поступила в редакцию 27.03.2023 г.

После доработки 29.05.2023 г.

Принята к публикации 06.06.2023 г.

По анатомическим признакам ископаемых древесин из нижнемеловых вулканогенно-осадочных отложений островов Мак-Культа и Солсбери архипелага Земля Франца-Иосифа описаны виды мезозойского рода *Xenoxylon* (Coniferales): *X. phyllocladoides* и *X. jakutiense*. Ископаемые древесины с этих островов изучены впервые, при этом древесина *X. jakutiense* указывается впервые для островной части Арктики. Наличие абиетоидной поровости на радиальных стенках трахеид указывает на принадлежность этих видов к группе “*phyllocladoides*” *sensu* Philippe et al. (2013), дивергировавшей от предковых форм *Xenoxylon* в ранней юре. Обнаружение ископаемых древесин *X. phyllocladoides* и *X. jakutiense* в нижнемеловых отложениях как на островной, так и на материковой частях арктического региона России подтверждает выводы по другим типам растительных макроостатков об установлении флористических связей между Землей Франца-Иосифа и севером Сибирской платформы в раннем мелу.

Ключевые слова: анатомия древесины, голосеменные, меловой период, мезозойская эра, Арктика

DOI: 10.31857/S0006813623060029, **EDN:** UPTVGT

Род *Xenoxylon* Gothan предложен В. Готаном (Gothan, 1905) для ископаемых древесин хвойных, которые впервые были описаны С. Крамером (Cramer, 1868) как *Pinites latiporosus* Cramer и *P. pauciporosus* Cramer из предположительно верхнеюрских отложений архипелага Шпицберген. Многочисленные находки ископаемой древесины *Xenoxylon* указываются из мезозойских отложений по всему Северному полушарию (Philippe et al., 2013; Afonin et al., 2022). Однако, несмотря на большое количество находок, систематическое положение *Xenoxylon* среди хвойных до сих пор остается дискуссионным. А.В. Ярмоленко (Yarmolenko, 1933), И.В. Бэйли (Bailey, 1953), И.А. Шилкина и Р. Худайбердыев (Shilkina, Khudayberdyev, 1971) и многие другие исследователи на основании большого сходства в анатомическом строении древесины предполагали, что хвойные с древесиной типа *Xenoxylon* близки к современному монотипному семейству *Sciadopityaceae*. В.Д. Нашокин (Nashchokin, 1968) считал, что древесина *Xenoxylon* имеет черты сходства с древесиной современных представителей не только семейства *Sciadopityaceae*, но и *Podocarpaceae*. Л. Мариновский с соавторами (Marynowski

et al., 2008), проведя органо-геохимический анализ образцов ископаемой древесины *Xenoxylon* из юрских отложений Польши, установили, что этот род, возможно, близок к семействам *Cupressaceae* и *Podocarpaceae*. Несколько позднее М. Филипп с соавторами (Philippe et al., 2013) высказали предположение, что представители *Xenoxylon* могли входить в состав вымершего семейства хвойных *Miroviaceae*.

В представленной работе по анатомическим признакам ископаемых древесин из нижнемеловых отложений островов Мак-Культа и Солсбери архипелага Земля Франца-Иосифа описываются виды *Xenoxylon phyllocladoides* Gothan и *X. jakutiense* Shilkina. Ископаемые древесины с этих островов исследованы впервые. До настоящего времени древесные остатки на архипелаге Земля Франца-Иосифа были описаны из верхнетриасовых–нижнемеловых отложений островов Альджер, Винер-Нейштадт, Галля, Грэм-Белл, Гукера, Джексона, Земля Александры, Мак-Клинтонка, Нортбрук, Хейса, Циглера и Чамп (Seward, 1919; Høeg, 1932; Fedin, 1943; Shilkina, 1960, 1967; Snigirevskaya, Fefilova, 2007; Afonin, Gromyko, 2021; Afonin et al., 2022). В 60-е годы прошлого

столетия И.Н. Свешникова и Л.Ю. Буданцев (Sveshnikova, Budantsev, 1969) собрали и изучили богатейшую коллекцию ископаемых растений, состоящую в основном из листовых отпечатков беннеттитовых и хвойных, из местонахождения на острове Солсбери, откуда происходит исследованная нами древесина *X. jakutiense*.

Ископаемая древесина *X. phyllocladoides* ранее была описана из юрских отложений Польши (Gothan, 1906), Шпицбергена (Gothan, 1910; Reolid et al., 2010) и Гренландии (Oh et al., 2015, suppl.), юрских и нижнемеловых отложений Земли Франца-Иосифа (Afonin et al., 2022) и Восточной Сибири (Shilkina, Khudayberdyev, 1971; Afonin, 2019), а также из нижнемеловых отложений Земли Короля Карла (Gothan, 1907) и российского Дальнего Востока (Afonin, Philippe, 2014; Afonin, 2019). Ископаемая древесина *X. jakutiense* до сих пор указывалась только из двух местонахождений на материковой части Арктического региона России, а именно из нижнемеловых отложений на реках Буолкалах и Зырянка в Северо-Восточной Сибири (Shilkina, 1986).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованные ископаемые древесины были обнаружены сотрудниками Всероссийского научно-исследовательского института геологии и минеральных ресурсов Мирового океана имени академика И.С. Грамберга (г. Санкт-Петербург) в нижнемеловых вулканогенно-осадочных отложениях на юго-западном побережье острова Мак-Культа (коллекция № 570, образец № 82) и на мысе Ковальи острова Солсбери (коллекция № 570, образец № 90) архипелага Земля Франца-Иосифа (рис. 1). В.Д. Дибнер (Dibner, 1961, 1970), один из первых исследователей геологии островов российской Арктики, выделил со значительной степенью условности для нижнемеловых вулканогенно-осадочных отложений Земли Франца-Иосифа готерив-аптскую свиту бухты Тихой и апт-альбскую свиту Солсбери. В 2002 году Е.М. Макарьева предложила для вулканогенно-осадочных образований Земли Франца-Иосифа новое стратиграфическое подразделение – армитиджскую свиту, которая на некоторых островах архипелага расчленяется на нижнюю и верхнюю подсвиты (Viskunova et al., 2004; Dymov et al., 2006, 2011). На мысе Ковальи острова Солсбери представлена апт-альбская верхняя подсвита армитиджской свиты (свита Солсбери, по В.Д. Дибнеру), а на острове Мак-Культа – нерасчлененные образования армитиджской свиты (Dibner, 1961, 1970; Dymov et al., 2006, 2011). Возраст армитиджской свиты установлен как готерив-альбский по палеоботаническим и палинологическим данным, а также по радиоизотопному датированию (Viskunova et al., 2004; Dymov et al., 2006, 2011).

При изучении ископаемых древесин использовалась методика изготовления прозрачных шлифов из плотной минерализованной древесины, изложенная в работе А.Ф. Гаммерман с соавторами (Gammerman et al., 1946). Всего было изготовлено шесть шлифов, по три шлифа на каждый образец в трех взаимно перпендикулярных плоскостях: поперечной, радиальной и тангентальной. Микроскопическое изучение шлифов и микрофотографирование анатомических структур проводилось с помощью светового биологического микроскопа “AxioScop” производства “Carl Zeiss” на базе Ботанического института им. В.Л. Комарова (БИН) РАН (г. Санкт-Петербург).

Описание анатомического строения древесины выполнено с использованием терминологии, изложенной в работе А.А. Яценко-Хмелевского (Yatsenko-Khmelevsky, 1954), IAWA Committee (2004), а также М. Филиппа и М.К. Бамфорд (Philippe, Bamford, 2008).

Коллекция № 570 хранится в БИН РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Coniferales

Pod Xenoxylon Gothan, 1905

Xenoxylon phyllocladoides Gothan, 1906

Описание анатомического строения. Кольца прироста отчетливые, приблизительно 2–3.5 мм шириной, иногда сильно смяты; переход от ранней древесины к поздней от резкого до постепенного (рис. 2а). Поздняя древесина часто составляет незначительную часть кольца прироста и образована 2–8 слоями толстостенных уплощенных в радиальном направлении трахеид. Смоляные ходы и тяжелая паренхима отсутствуют.

Лучи однорядные, изредка с короткими двурядными участками (рис. 2е, ф). Высота лучей 1–12 (26) клеток, 11–343 (в среднем 168) мкм. Горизонтальные и тангентальные стенки клеток лучей гладкие, непористые (рис. 2б–д). На тангентальных стенках трахеид изредка встречаются однорядные, округлые, свободно расположенные поры, 8–10 мкм в диаметре (рис. 2ф).

На радиальных стенках трахеид ранней древесины однорядные, округлые и овальные, свободно и сближено расположенные поры, 18–22 мкм в диаметре; изредка встречаются уплощенные поры в сомкнутом расположении, 14–18 × 22–28 мкм в размере (рис. 2б–д). Радиальный размер трахеид ранней древесины 19–34 (в среднем 25) мкм. На полях перекреста одна, изредка две овальные и косоэллиптические, простые или слегка окаймленные поры оконцевого типа (рис. 2б–д); размер пор 14–17 × 19–30 мкм. В трахеидах иногда встречаются тиллы.

Сравнение и обоснование определения. Исследованная ископаемая древесина характеризуется

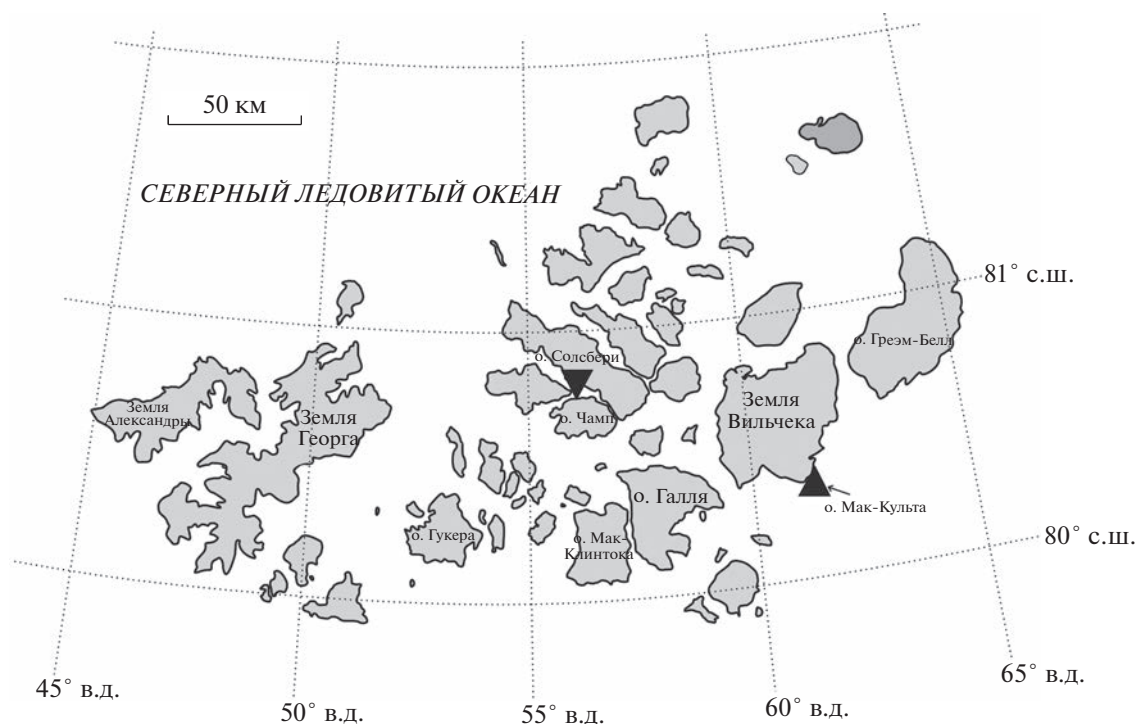


Рис. 1. Карта-схема местонахождений ископаемых древесин *Xenoxylon* на островах Мак-Культа (▲) и Солсбери (▼) архипелага Земля Франца-Иосифа.

Fig. 1. Map showing *Xenoxylon* fossil wood localities on the Mac-Cult (▲) and Salisbury islands (▼) of the Franz Josef Land Archipelago.

наличием отчетливых колец прироста, гладких стенок клеток лучей, оконцевых пор на полях перекреста, а также отсутствием смоляных ходов и лучевых трахеид. Наличие такого набора анатомических признаков древесины свидетельствует о принадлежности изученной ископаемой древесины к роду *Xenoxylon*. Среди известных представителей *Xenoxylon* наибольшее сходство у исследованного нами образца ископаемой древесины наблюдается с древесиной *X. phyllocladoides* из группы “*phyllocladoides*” (Gothan, 1906; Philippe et al., 2013). Это сходство отмечается в наличии в основном округлых и овальных, свободно и сближено расположенных, изредка уплощенных сомкнутых пор на радиальных стенках трахеид, редких пор на тангентальных стенках трахеид, простых или слегка окаймленных пор оконцевого типа на полях перекреста (Gothan, 1906; Philippe et al., 2013). От других видов *Xenoxylon* из группы “*phyllocladoides*” (*X. hopeiense* Chang, *X. huttonianum* (Witham) Philippe et Hayes и *X. jakutiense*) изученная нами ископаемая древесина отличается отсутствием тяжелой паренхимы или крассул, либо по форме и размеру оконцевых пор на полях перекреста (Philippe et al., 2013).

Материал. Образец № 570–82.

Местонахождение. Остров Мак-Культа, архипелаг Земля Франца-Иосифа, армитиджская свита, нижний мел, готерив-альб.

Xenoxylon jakutiense Shilkina, 1986

Описание анатомического строения. Кольца прироста отчетливые, 1–4 мм шириной; переход от ранней древесины к поздней от резкого до постепенного (рис. 3а). Поздняя древесина часто составляет незначительную часть кольца прироста и образована 2–6 слоями толстостенных уплощенных в радиальном направлении трахеид. Смоляные ходы и тяжелая паренхима отсутствуют.

Лучи однорядные, изредка с короткими двурядными участками (рис. 3е, ф). Высота лучей 1–20(44) клетки, 12–485 (в среднем 151) мкм. Клетки лучей иногда заполнены смолистым содержимым. Горизонтальные и тангентальные стенки клеток лучей гладкие, непористые (рис. 3б–д). На тангентальных стенках трахеид изредка встречаются однорядные, округлые, свободно расположенные поры, 8–12 мкм в диаметре (рис. 3ф).

На радиальных стенках трахеид ранней древесины однорядные, округлые и овальные, свободно и сближено расположенные поры, 18–22 мкм в диаметре (рис. 3б, с); реже встречаются уплощенные поры в сомкнутом расположении, 14–18 × 22–28 мкм в размере (рис. 3б, с). Между порами на радиальных стенках трахеид часто встречаются отчетливо выраженные крассулы (рис. 3б, с). Радиальный размер трахеид ранней древесины 20–48 (в среднем 33) мкм. На полях перекреста одна, изредка две крупные поры оконцевого типа

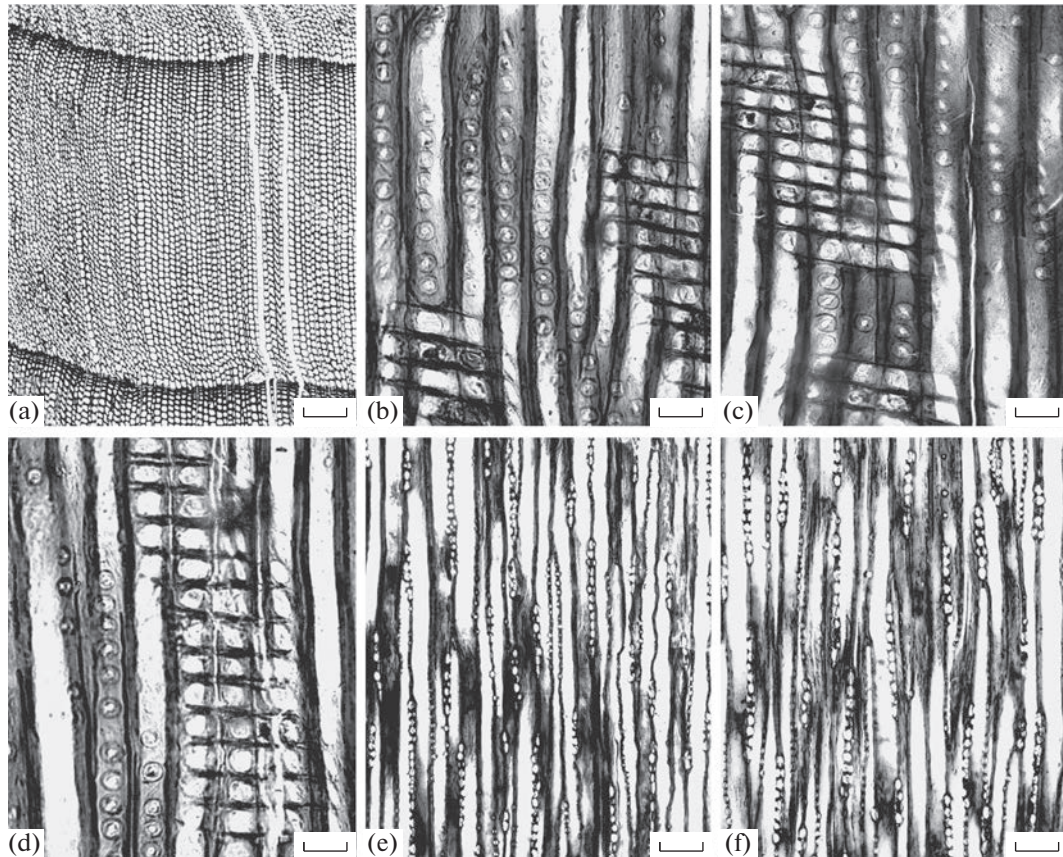


Рис. 2. a–f – *Xenoxylon phyllocladoides*, образец № 570–82, остров Мак-Культа, архипелаг Земля Франца-Иосифа, армитиджская свита, готерив-альб. a – поперечный срез, кольца прироста (масштабная линейка = 180 мкм); b–d – радиальные срезы, однорядные поры на стенках трахеид, оконцевые поры на полях перекреста (масштабная линейка = 30 мкм); e – тангентальный срез, однорядные лучи (масштабная линейка = 80 мкм); f – тангентальный срез, однорядные лучи, поры на стенках трахеид (масштабная линейка = 80 мкм).

Fig. 2. a–f – *Xenoxylon phyllocladoides*, specimen no. 570–82, Mac-Cult Island, Franz Josef Land Archipelago, Armitidzh Formation, Hauterivian-Albian. a – transverse section, growth rings (scale bar = 180 μm); b–d – radial sections, pits on the walls of tracheids, window-like cross-field pits (scale bar = 30 μm); e – tangential section, uniseriate rays (scale bar = 80 μm); f – tangential section, uniseriate rays, pits on the walls of tracheids (scale bar = 80 μm).

(рис. 3b–d); размер пор $12–18 \times 19–34$ мкм. В трахеидах иногда встречаются тиллы.

Сравнение и обоснование определения. Исследованная ископаемая древесина характеризуется наличием отчетливых колец прироста, гладких стенок клеток лучей, оконцевых пор на полях перекреста, а также отсутствием смоляных ходов и лучевых трахеид. Наличие такого набора анатомических признаков древесины позволяет отнести изученную ископаемую древесину к роду *Xenoxylon*. Среди известных представителей *Xenoxylon* исследованная ископаемая древесина полностью отождествима с древесиной *X. jakutiense* из группы “*phyllocladoides*” (Shilkina, 1986; Philippe et al., 2013). Этот вид характеризуется наличием в основном округлых и овальных, свободно расположенных, изредка уплощенных, сближенных или сомкнутых пор на радиальных стенках трахеид, красул между порами на радиальных стенках трахеид, редких пор на тангентальных стенках

трахеид, простых пор оконцевого типа на полях перекреста (Shilkina, 1986; Philippe et al., 2013). Вид *X. jakutiense* близок по анатомическому строению к видам *X. hopeiense*, *X. huttonianum* и *X. phyllocladoides* из группы “*phyllocladoides*”, однако, отличается от последних отсутствием тяжелой паренхимы, наличием красул, либо по форме и размеру оконцевых пор на полях перекреста (Philippe et al., 2013).

Материал. Образец № 570-90.

Местонахождение. Мыс Ковальи, остров Солсбери, архипелаг Земля Франца-Иосифа, армитиджская свита, верхняя подсвита, нижний мел, апт-альб.

ОБСУЖДЕНИЕ

Представители рода *Xenoxylon* были очень многочисленны и широко распространены в Северном полушарии с позднего триаса по ранний

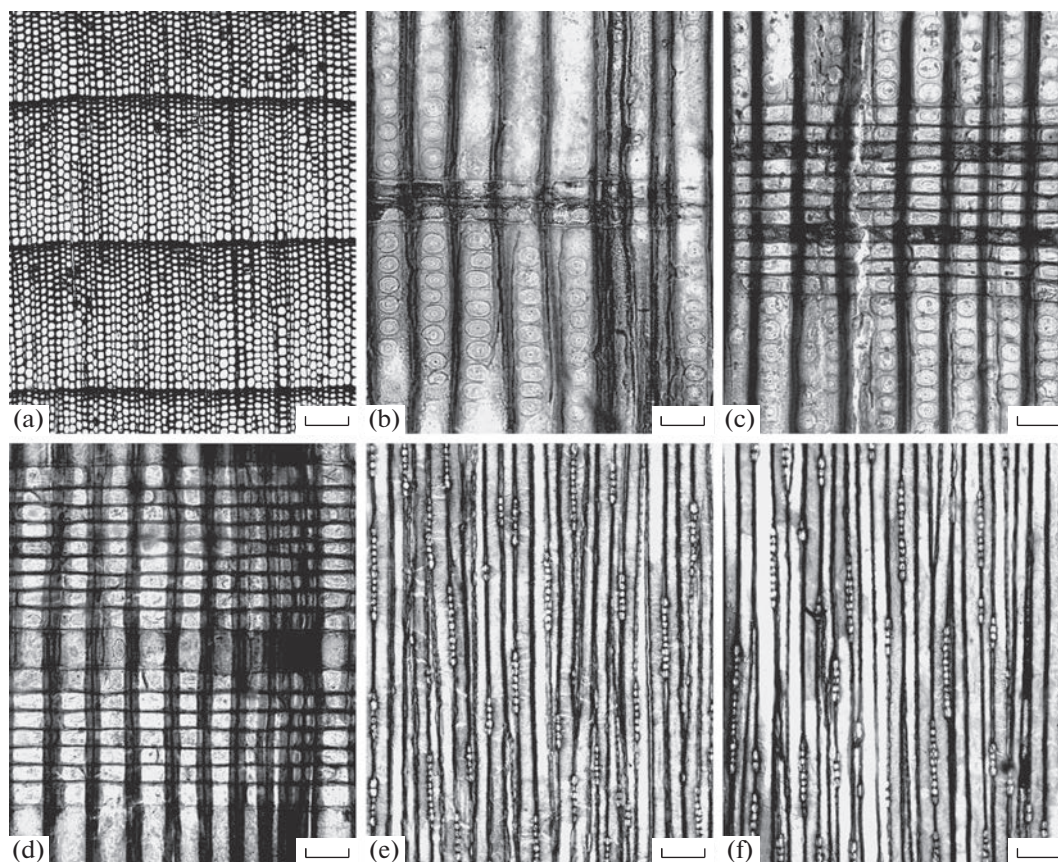


Рис. 3. a–f – *Xenoxylon jakutiense*, образец № 570–90, мыс Ковальи, остров Солсбери, архипелаг Земля Франца-Иосифа, армитиджская свита, верхняя подсвита, апт-альб. a – поперечный срез, кольца прироста (масштабная линейка = 180 мкм); b, c – радиальные срезы, однорядные поры на стенках трахеид, оконцевые поры на полях перекреста, крассулы (масштабная линейка = 28 мкм); d – радиальный срез, оконцевые поры на полях перекреста (масштабная линейка = 28 мкм); e – тангентальный срез, однорядные лучи (масштабная линейка = 80 мкм); f – тангентальный срез, однорядные лучи, поры на стенках трахеид (масштабная линейка = 80 мкм).

Fig. 3. a–f – *Xenoxylon jakutiense*, specimen no. 570–90, Kavali Cape, Salisbury Island, Franz Josef Land Archipelago, Armitidzh Formation, Upper Subformation, Aptian-Albian. a – transverse section, growth rings (scale bar = 180 μm); b, c – radial sections, uniseriate pits on the walls of tracheids, window-like cross-field pits, crassulae (scale bar = 28 μm); d – radial section, window-like cross-field pits (scale bar = 28 μm); e – tangential section, uniseriate rays (scale bar = 80 μm); f – tangential section, uniseriate rays, pits on the walls of tracheids (scale bar = 80 μm).

мел включительно, полностью исчезнув в конце позднего мела (Philippe et al., 2009; Philippe et al., 2013; Afonin et al., 2022). М. Филипп с соавторами (Philippe et al., 2013) провели таксономическую и номенклатурную ревизию этого рода и разделили его виды на три неформальные анатомические группы: группа “latiporosum” (виды *X. conchylia-num* Fliche, *X. latiporosum* (Cramer) Gothan, *X. peideensis* Zheng et Zhang, *X. watarianum* M. Nishida et Nishida и *X. yixianense* Zhang et Shang), группа “meisteri” (виды *X. fuxinense* Ding, *X. huolinhense* Ding, *X. japonicum* Vogellehner ex Suzuki et Terada, *X. liaoningense* Duan et Wang, *X. meisteri* Palibin et Jarmolenko, *X. nariwaense* Yamazaki et al. и *X. suljunctense* Shilkina et Chudajberdiev) и группа “phyllocladoides” (виды *X. hopeiense*, *X. huttonianum*, *X. jakutiense* и *X. phyllocladoides*). Эти три группы *Xenoxylon* в основном отличаются по форме и расположению

пор на радиальных стенках трахеид. Для представителей группы “latiporosum” характерна поровость радиальных стенок трахеид, представленная однорядными, сильно уплощенными порами в сомкнутом расположении (Philippe et al., 2013). В.Р. Мюллер-Штоль (Müller-Stoll, 1951) рассматривал этот тип поровости как самостоятельный, ксеноксильный тип. Возможно, данный тип поровости, неизвестный среди современных растений, является одной из переходных стадий к абиеитоидной поровости современного типа. У видов из группы “meisteri” также в основном встречается ксеноксильная поровость, но иногда присутствует типичная араукариоидная поровость, представленная двурядными порами в очередном расположении (Philippe et al., 2013). Для видов из группы “phyllocladoides” в основном характерна абиеитоидная поровость современного типа, при

которой однорядные поры расположены в свободном и сближенном расположении, а двурядные – в супротивном расположении (Philippe et al., 2013).

Первые представители *Xenoxylon* из групп “latiporosum” и “meisteri” появились в позднем триасе, а из группы “phyllocladoides” – в ранней юре (Philippe et al., 2009; Philippe et al., 2013; Afonin et al., 2022). Исходя из геологической истории рода *Xenoxylon*, можно предположить, что виды из группы “phyllocladoides” с абиегоидной поровостью радиальных стенок трахеид, включая описанные в настоящей работе *X. phyllocladoides* и *X. jakutiense*, произошли от анцестральных *Xenoxylon* из групп “latiporosum” и “meisteri” с араукариоидной и ксеноксиальной поровостью радиальных стенок трахеид.

И.Н. Свешникова и Л.Ю. Буданцев (Sveshnikova, Budantsev, 1969) описали из нижнемеловых отложений острова Солсбери многочисленные отпечатки крупнолистных беннеттитовых и хвойных, отождествляемых с таксонами материковой части Арктики, что, по их мнению, может свидетельствовать об установлении флористических связей Земли Франца-Иосифа с севером Сибирской платформы. Ископаемые древесины *X. phyllocladoides* и *X. jakutiense* ранее были описаны из нижнемеловых отложений на материковой части Северо-Восточной Сибири (Shilkina, Khudayberdyev, 1971; Shilkina, 1986; Afonin, 2019). Таким образом, литературные данные и результаты, полученные в настоящей работе, по ископаемым древесинам *X. phyllocladoides* и *X. jakutiense* подтверждают выводы по другим типам растительных макроостатков об установлении флористических связей между островной и материковой частями Арктики в раннем мелу.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственных заданий № 122011900029-7 (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург) и № 121031500274-4 (Федеральный научный центр Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, г. Владивосток).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Afonin M.A. 2019. *Xenoxylon* (Coniferales) fossil woods from the Jurassic and Cretaceous deposits of Siberia and the Russian Far East. – *Paleontol. J.* 53: 89–104.
- Afonin M., Gromyko D. 2021. First record of *Ginkgoxylon* (Ginkgoales) fossil wood in the Lower Cretaceous of the Arctic region. – *Cretac. Res.* 125: ID 104868.
- Afonin M., Philippe M. 2014. Fossil woods from the Lower Cretaceous (Albian) of Kamchatka Peninsula, Russian Far East. – *Cretac. Res.* 50: 110–119.
- Afonin M., Philippe M., Gromyko D. 2022. New data on the geographic and stratigraphic range of the Mesozoic

fossil wood genera *Protocedroxylon* and *Xenoxylon* in the Arctic region. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 302: ID 104667.

- Bailey I.W. 1953. Evolution of the tracheary tissue of land plants. – *Amer. J. Bot.* 40: 4–8.
- Cramer C. 1868. Fossile Hölzer der Arktischen Zone. – In: *Flora fossilis arctica – Die fossile Flora der Polarländer*, Zürich. P. 167–180.
- [Dibner] Дибнер В.Д. 1961. Меловые отложения Земли Франца-Иосифа. – *Труды НИИГА.* 125: 61–74.
- [Dibner] Дибнер В.Д. 1970. Острова Баренцева моря: Земля Франца-Иосифа и остров Виктория. – В кн.: *Геология СССР. XXVI. Острова Советской Арктики.* М. С. 60–108.
- [Думов et al.] Дымов В.А., Качурина Н.В., Костева Н.Н., Макарьев А.А., Макарьева Е.М., Погорельский А.И., Сахарова К.А., Серов Е.К., Старк А.Г., Шкатов Е.П. 2006. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1:1000000 (новая серия). Лист U-37-40 – Земля Франца-Иосифа (северные острова). Объяснительная записка. Санкт-Петербург. 272 с.
- [Думов et al.] Дымов В.А., Качурина Н.В., Макарьев А.А., Макарьева Е.М., Орлов В.В., Старк А.Г. 2011. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1: 1000000 (третье поколение). Лист U-41-44 – Земля Франца-Иосифа (восточные острова). Объяснительная записка. Санкт-Петербург. 220 с.
- [Fedin] Федин А.Х. 1943. Новый род ископаемого хвойного *Papaninia involucrata* Fedin. – *Доклады АН СССР.* 41: 365–367.
- [Gammerman et al.] Гаммерман А.Ф., Никитин А.А., Николаева Л.Т. 1946. Определитель древесин по микроскопическим признакам. М.-Л. 143 с.
- Gothan W. 1905. Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. – *Abhandlungen der Königlich Preussischen Geologischen Landesanstalt.* 44: 1–108.
- Gothan W. 1906. Fossile Hölzer aus dem Bathonien von Russisch-Polen. – *Verh. Russ.-Kais. Mineral. Ges.* 44: 435–458.
- Gothan W. 1907. Die fossilen Hölzer von König Karls Land. – *Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar.* 42: 1–44.
- Gothan W. 1910. Die fossilen Hölzreste von Spitzbergen. – *Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar.* 45: 1–56.
- Høeg O.A. 1932. Notes on some Arctic fossil wood, with a redescription of *Cupressinoxylon polyommatum*, Cramer. – *Norges Svalbard-Og Ishavs-Undersøkelser.* 17: 1–9.
- IAWA Committee. 2004. IAWA List of Microscopic Features for Softwood Identification. – *IAWA J.* 25 (1): 1–70.
- Marynowski L., Philippe M., Zaton M., Hauteville Y. 2008. Systematic relationships of Mesozoic wood genus *Xenoxylon*: integrative biomolecular and palaeobotanical approach. – *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 247: 177–189.
- Müller-Stoll W.R. 1951. Mikroskopie des zersetzten und fossilisierten Holzes. – *Handb. Mikr. Techn.* 5 (2): 727–816.

- [Nashchokin] Нащокин В.Д. 1968. Ископаемые древесины из меловых, третичных и четвертичных отложений Средней Сибири. М. 175 с.
- Oh C., Philippe M., Kim K. 2015. *Xenoxylon* synecology and palaeoclimatic implications for the Mesozoic of Eurasia. — *Acta Palaeontol. Pol.* 60: 245–256.
- Philippe M., Bamford M.K. 2008. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 148: 184–207.
- Philippe M., Jiang H.-E., Kim K., Oh C., Gromyko D., Harland M., Paik I.-S., Thevenard F. 2009. Structure and diversity of the Mesozoic wood genus *Xenoxylon* in Far East Asia: implications for terrestrial palaeoclimates. — *Lethaia.* 42 (4): 393–406.
- Philippe M., Thévenard F., Nosova N., Kim K., Naugolnykh S. 2013. Systematics of a palaeoecologically significant boreal Mesozoic fossil wood genus, *Xenoxylon* Gothan. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 193: 128–140.
- Reolid M., Philippe M., Nagy J., Abad I. 2010. Exceptional preservation of phosphatic wood remains of the Brentskardhaugen Bed (Middle Jurassic) from Svalbard (Boreal Realm). — *Facies.* 56: 549–566.
- Selmeier A., Grosser D. 2011. Lower Cretaceous conifer driftwood from the Sverdrup Basin, Canadian Arctic Archipelago. — *Zitteliana.* 51: 19–35.
- Seward A.C. 1919. Fossil plants, IV. London. 543 p.
- [Shilkina] Шилкина И.А. 1960. Древесина нового рода и вида хвойных из нижнемеловых отложений Земли Франца-Иосифа. — *Палеонтол. журн.* 1: 113–117.
- [Shilkina] Шилкина И.А. 1967. Ископаемые древесины Земли Франца-Иосифа. — В кн.: Палеоботаника. Т. VI. Л. С. 29–50.
- [Shilkina] Шилкина И.А. 1986. Ископаемые древесины Северной Евразии. — В кн.: Проблемы палеоботаники. Л. С. 150–157.
- [Shilkina, Khudayberdiyev] Шилкина И.А., Худайбердыев Р. 1971. Новые находки и обзор родов *Protocedroxylon* и *Xenoxylon*. — В кн.: Палеоботаника Узбекистана. Т. II. Ташкент. С. 117–134.
- [Snigirevskaya, Fefilova] Снигиревская Н.С., Фефилова Л.А. 2007. Новое местонахождение окаменелых древесин *Xenoxylon* (Pinopsida incertae sedis) в мезозойских отложениях Земли Франца-Иосифа, датированных миоспорами, и его значение. — *Труды ВНИИ Океангеология.* 211: 111–118.
- [Sveshnikova, Budantsev] Свешникова И.Н., Буданцев Л.Ю. 1969. Ископаемые флоры Арктики. I. Палеозойские и мезозойские флоры Западного Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и острова Новая Сибирь. Л. 130 с.
- [Viskunova et al.] Вискунова К.Г., Зинченко А.Г., Кийко О.А., Козлов С.А., Костин Д.А., Лопатин Б.Г., Макарьев А.А., Макарьева Е.М., Маркина Н.В., Пенедюк Е.В., Повышева Л.Г., Устинов Н.В., Шипилов Э.В., Шкарубо С.И., Юрьева И.В., Яковлева Т.В. 2004. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1 : 1000000 (новая серия). Лист U-37-40 — Земля Франца-Иосифа (южные острова). Объяснительная записка. СПб. 170 с.
- [Yarmolenko] Ярмоленко А.В. 1933. Опыт применения анатомии вторичной древесины ствола к объяснению филогении хвойных. — *Сов. ботаника.* 6: 46–63.
- [Yatsenko-Khmelevsky] Яценко-Хмелевский А.А. 1954. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.-Л. 337 с.

XENOXYLON (CONIFERALES) FOSSIL WOODS FROM THE LOWER CRETACEOUS DEPOSITS OF THE FRANZ JOSEF LAND ARCHIPELAGO

M. A. Afonin^{a,b,#} and D. V. Gromyko^a

^a*Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia*

^b*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch RAS
Stoletiya Vladivostoka Ave., 159, Vladivostok, 690022, Russia*

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

Fossil wood species *Xenoxylon phyllocladoides* and *X. jakutiense* of the Mesozoic genus *Xenoxylon* (Coniferales) are described from the Lower Cretaceous volcano-sedimentary deposits of Mac-Cult and Salisbury islands of the Franz Josef Land Archipelago. Fossil woods from Mac-Cult and Salisbury islands are described for the first time. Record of *X. jakutiense* from Salisbury Island represents the first record of this species from the island part of the Arctic. The presence of abietinean pitting on the radial walls of tracheids indicates that these species belong to the “phyllocladoides” group *sensu* Philippe et al. (2013), evolved from ancestral forms of *Xenoxylon* in the Early Jurassic. The discovery of *X. phyllocladoides* and *X. jakutiense* fossil woods in the Lower Cretaceous deposits both on the island and mainland parts of the Russian Arctic confirms the conclusions about floristic links between Franz Josef Land and the northern part of the Siberian Platform in the Early Cretaceous.

Keywords: wood anatomy, gymnosperms, Cretaceous, Mesozoic, Arctic

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to the anonymous reviewers for their valuable comments and suggestions. The study was carried out within the framework of the state assignments no. 122011900029-7 (Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia) and no. 121031500274-4 (Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia).

REFERENCES

- Afonin M.A. 2019. *Xenoxylon* (Coniferales) fossil woods from the Jurassic and Cretaceous deposits of Siberia and the Russian Far East. — *Paleontol. J.* 53: 89–104.
- Afonin M., Gromyko D. 2021. First record of *Ginkgoxylon* (Ginkgoales) fossil wood in the Lower Cretaceous of the Arctic region. — *Cretac. Res.* 125: ID 104868.
- Afonin M., Philippe M. 2014. Fossil woods from the Lower Cretaceous (Albian) of Kamchatka Peninsula, Russian Far East. — *Cretac. Res.* 50: 110–119.
- Afonin M., Philippe M., Gromyko D. 2022. New data on the geographic and stratigraphic range of the Mesozoic fossil wood genera *Protocedroxylon* and *Xenoxylon* in the Arctic region. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 302: ID 104667.
- Bailey I.W. 1953. Evolution of the tracheary tissue of land plants. — *Am. J. Bot.* 40: 4–8.
- Cramer C. 1868. Fossile Hölzer der Arktischen Zone. — In: *Flora fossilis arctica – Die fossile Flora der Polarländer*, Zürich. P. 167–180.
- Dibner V.D. 1961. Cretaceous deposits of Franz Josef Land. — *Proceed. NIIGA.* 125: 61–74 (In Russ.).
- Dibner V.D. 1970. The Barents Sea islands: Franz Josef Land and Victoria Island. — In: *Geology of the USSR. XXVI. Soviet Arctic islands*. Moscow. P. 60–108 (In Russ.).
- Dymov V.A., Kachurina N.V., Kosteva N.N., Makariev A.A., Makarieva E.M., Pogorelsky A.I., Sakharova K.A., Serov E.K., Stark A.G., Shkatov E.P. 2006. State Geological Map of the Russian Federation. Scale 1 : 1000000 (New Series). Sheet U-37-40 – Franz Josef Land (northern islands). Explanatory Note. Saint Petersburg. 272 p. (In Russ.).
- Dymov V.A., Kachurina N.V., Makariev A.A., Makarieva E.M., Orlov V.V., Stark A.G. 2011. State Geological Map of the Russian Federation. Scale 1 : 1000000 (third generation). Sheet U-41-44 – Franz Josef Land (eastern islands). Explanatory Note. Saint Petersburg. 220 p. (In Russ.).
- Fedin A.Kh. 1943. New genus of fossil conifer *Papaninia involucrata* Fedin. — *Doklady AN SSSR.* 41: 365–367 (In Russ.).
- Gammerman A.F., Nikitin A.A., Nikolaeva L.T. 1946. Guide to wood identification based on characteristic microscopical features. Moscow-Leningrad. 143 p. (In Russ.).
- Gothan W. 1905. Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. — *Abhandlungen der Königlich Preussischen Geologischen Landesanstalt.* 44: 1–108.
- Gothan W. 1906. Fossile Hölzer aus dem Bathonien von Russisch-Polen. *Verh. – Russ.-Kais. Mineral. Ges.* 44: 435–458.
- Gothan W. 1907. Die fossilen Hölzer von König Karls Land. — *Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar.* 42: 1–44.
- Gothan W. 1910. Die fossilen Hölzreste von Spitzbergen. — *Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar.* 45: 1–56.
- Høeg O.A. 1932. Notes on some Arctic fossil wood, with a redescription of *Cupressinoxylon polyommatum*, Cramer. — *Norges Svalbard-Og Ishavs-Undersøkelse.* 17: 1–9.
- IAWA Committee. 2004. IAWA List of Microscopic Features for Softwood Identification. — *IAWA J.* 25(1): 1–70.
- Marynowski L., Philippe M., Zaton M., Hauteville Y. 2008. Systematic relationships of Mesozoic wood genus *Xenoxylon*: integrative biomolecular and palaeobotanical approach. — *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 247: 177–189.
- Müller-Stoll W.R. 1951. Mikroskopie des zersetzten und fossilisierten Holzes. — *Handb. Mikr. Techn.* 5 (2): 727–816.
- Nashchokin V.D. 1968. Fossil woods from the Cretaceous, Tertiary and Quaternary deposits of Middle Siberia. Moscow. 175 p. (In Russ.).
- Oh C., Philippe M., Kim K. 2015. *Xenoxylon* synecology and palaeoclimatic implications for the Mesozoic of Eurasia. — *Acta Palaeontol. Pol.* 60: 245–256.
- Philippe M., Bamford M.K. 2008. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 148: 184–207.
- Philippe M., Jiang H.-E., Kim K., Oh C., Gromyko D., Harland M., Paik I.-S., Thevenard F. 2009. Structure and diversity of the Mesozoic wood genus *Xenoxylon* in Far East Asia: implications for terrestrial palaeoclimates. — *Lethaia.* 42(4): 393–406.
- Philippe M., Thévenard F., Nosova N., Kim K., Naugolnykh S. 2013. Systematics of a palaeoecologically significant boreal Mesozoic fossil wood genus, *Xenoxylon* Gothan. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 193: 128–140.
- Reolid M., Philippe M., Nagy J., Abad I. 2010. Exceptional preservation of phosphatic wood remains of the Brentskardhaugen Bed (Middle Jurassic) from Svalbard (Boreal Realm). — *Facies.* 56: 549–566.
- Selmeier A., Grosser D. 2011. Lower Cretaceous conifer driftwood from the Sverdrup Basin, Canadian Arctic Archipelago. — *Zitteliana.* 51: 19–35.
- Seward A.C. 1919. Fossil plants, IV. London. 543 p.
- Shilkina I.A. 1960. Wood of a new genus and species from the Lower Cretaceous deposits of Franz Josef Land. — *Paleontol. J.* 1: 113–117 (In Russ.).
- Shilkina I.A. 1967. Fossil woods from the Franz Josef Land. — In: *Paleobotanika. Vol. VI. Leningrad.* P. 29–50 (In Russ.).
- Shilkina I.A. 1986. Fossil woods of Northern Eurasia. — In: *Problemy Paleobotaniki. Leningrad.* P. 150–155 (In Russ.).
- Shilkina I.A., Khudayberdiyev R. 1971. New records and review of the genera *Protocedroxylon* and *Xenoxylon*. — In:

- Paleobotanika Uzbekistana. Vol. II. Tashkent. P. 117–133 (In Russ.).
- Snigirevskaya N.S., Fefilova L.A. 2007. New locality of *Xenoxylon* fossil woods (*Pinopsida incertae sedis*) in the Mesozoic deposits of Franz Josef Land, dated by miospores, and its significance. – *Proceed. VNIIOkean-geol.* 211: 111–118 (In Russ.).
- Sveshnikova I.N., Budantsev L.Yu. 1969. Fossil floras of the Arctic. Part 1. Paleozoic and Mesozoic floras of West Spitsbergen, Franz Josef Land and New Siberian Island. Leningrad. 130 p. (In Russ.).
- Viskunova K.G., Zinchenko A.G., Kiyko O.A., Kozlov S.A., Kostin D.A., Lopatin B.G., Makariev A.A., Makarieva E.M., Markina N.V., Pedenyuk E.V., Povyshva L.G., Ustinov N.V., Shipilov E.V., Shkarubo S.I., Yurieva I.V., Yakovleva T.V. 2004. State Geological Map of the Russian Federation. Scale 1: 1000000 (New Series). Sheet T-37-40 – Franz Josef Land (southern islands). Explanatory Note. Saint Petersburg. 170 p. (In Russ.).
- Yarmolenko A.V. 1933. Experience of using anatomy of secondary wood of trunk for the explanation of phylogeny of conifers. – *Sovet. Bot.* 6: 46–63 (In Russ.).
- Yatsenko-Khmelevsky A.A. 1954. Fundamentals and methods of anatomical investigation of wood. Moscow-Leningrad: 337 p. (In Russ.).

ДОПОЛНЕНИЕ К ЛИХЕНОФЛОРЕ КЕРЖЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (НИЖЕГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ). II

© 2023 г. И. Н. Урбанавичене^{1,*}, Г. П. Урбанавичус^{2,**}

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

²Институт проблем промышленной экологии Севера, ФИЦ КНЦ РАН
Академгородок, 14а, Апатиты, Мурманская обл., 184209, Россия

*e-mail: urbanavichene@gmail.com

**e-mail: g.urban@mail.ru

Поступила в редакцию 06.04.2023 г.

После доработки 30.05.2023 г.

Принята к публикации 06.06.2023 г.

На основе полевых исследований авторов в 2022 г. приводятся сведения о 23 видах, новых для лихенофлоры Керженского заповедника. Из них, новыми для Нижегородской области являются 17 видов и 4 рода (*Icmadophila*, *Intralichen*, *Lichenostigma*, *Veizdaea*). Впервые для европейской части России приводится вид *Arthonia calcicola*; вид *Biatora fallax* — новый для средней полосы европейской части России. В аннотациях представлена информация об экологии и местонахождении; приведены данные о распространении наиболее редких видов.

Ключевые слова: *Arthonia calcicola*, *Biatora fallax*, лишайники, новые находки, распространение

DOI: 10.31857/S0006813623060108, **EDN:** UOKSQU

Благодаря работам М.Г. Шараповой (Пресняковой) по изучению лишайников Нижегородской области на начальном этапе исследований для этого региона было выявлено около 300 видов (Presnyakova, 2001; Sharapova, 2001). В те же годы для территории Керженского заповедника были опубликованы сведения о 205 выявленных видах лишайников (Urbanavichene, Urbanavichus, 2001). В результате, изученная лихенофлора Нижегородской области к 2001 г. насчитывала около 385 видов.

Настоящая публикация является продолжением исследований авторов по лихенофлоре Керженского заповедника и Нижегородской области (Urbanavichene, Urbanavichus, 2021b, 2022; Urbanavichus, Urbanavichene, 2020, 2022a). В результате этого лихенофлора Керженского заповедника пополнилась почти 200 новыми видами, а известное разнообразие лихенофлоры Нижегородской области составило около 550 видов. Для уточнения числа видов в составе лихенофлоры Керженского заповедника и Нижегородской области необходимо проведение ревизии ранее собранных коллекций из-за существенных изменений представлений об объеме многих таксонов в результате современных молекулярно-генетических исследований.

Сборы образцов лишайников в 2022 г. проведены в ходе полевых работ на территории Кер-

женского заповедника, главным образом, в долинах рек Вишня, Малая и Большая Черные. Географические координаты фиксировались с помощью навигатора Garmin GPSmap 62s в системе WGS84. Камеральная обработка собранно-

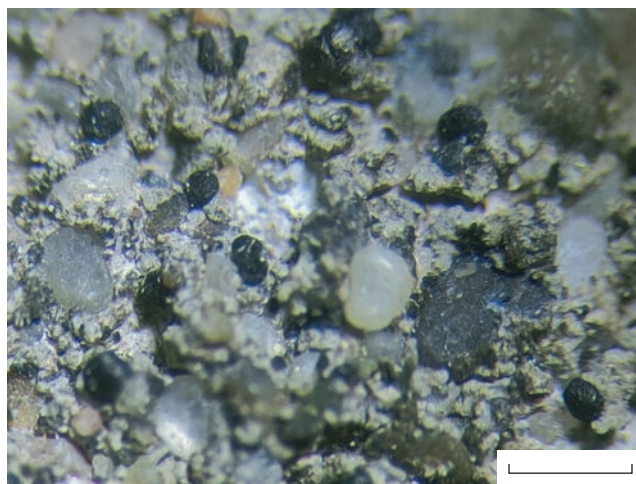


Рис. 1. *Arthonia calcicola* на искусственном антропогенном субстрате (бетоне). Линейка: 500 мкм.

Fig. 1. *Arthonia calcicola* on an artificial anthropogenic substrate (concrete). Scale bar: 500 μ m.



Рис. 2. *Biatora fallax* на коре *Tilia cordata*. Линейка: 1 мм.

Fig. 2. *Biatora fallax* on the bark of *Tilia cordata*. Scale bar: 1 mm.

го материала проведена в лаборатории лишайнологии и бриологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Состав лишайниковых веществ изучен методом высокоэффективной тонкослойной хроматографии (НПТЛС) (Agur et al., 1993) в системах растворителей А и С. Номенклатура цитируемых таксонов дана согласно последней сводке лишайников и лихенофильных грибов Фенноскандии (Westberg et al., 2021). Определенные образцы хранятся в лишайнологическом гербарии БИН РАН (LE).

В результате определения собранной коллекции лишайников выявлено 23 вида, ранее не зарегистрированных в лишайнофлоре Керженского заповедника. Впервые обнаружены в Нижегородской области 17 видов. *Arthonia calcicola* Nyl. — новый для европейской части России; *Biatora fallax* Nepp — обнаружен впервые в средней полосе европейской части России; находка *Verrucaria fuscoatroides* Servit является второй для средней полосы европейской части России. Четыре рода — *Icmadophila* Trevis., *Intralichen* D. Hawksw. et M.S. Cole, *Lichenostigma* Hafellner и *Vezdaea* Tscherm. Woess et Poelt — новые для Нижегородской области.

В аннотированном списке для каждого вида указаны местонахождения и субстрат, на котором вид обитает. Для лихенофильных грибов указаны лишайники-хозяева. Для видов, новых для средней полосы европейской части России и европейской части России, приведены сведения о находках в России в целом; для видов, новых для Нижегородской области — сведения о ближайших местонахождениях в сопредельных регионах. Принятые условные обозначения и сокращения: + — нелихенизированный сапро-

трофный гриб; * — нелихенизированный лихенофильный гриб; кв. — квартал.

Новый вид для европейской части России

Arthonia calcicola Nyl. — кв. 93, сосняк лишайниковый на буграх на месте гари 2010 г., 56.49611° с.ш., 45.13322° в.д., на старом бетонном столбе, 3 V 2022. В России вид ранее был известен только из Республики Адыгея, Северо-западный Кавказ (Urbanavichus, Urbanavichene, 2014). От близкого кальцефильного эпилитного вида *Arthonia fusca* (A. Massal.) Nepp отличается плоскими апотециями, зелено-черной окраской эпитеция, низким гимением и меньшим размером спор с клетками неравной величины (Wirth et al., 2013).

Новый вид для средней полосы европейской части России

Biatora fallax Nepp — кв. 76, правый берег р. Вишня, пойменный лес, 56.52383° с.ш., 44.84560° в.д., на коре *Quercus robur* L., 7 V 2022; кв. 100, темнохвойно-широколиственный лес, 56.50646° с.ш., 44.78391° в.д., на коре *Tilia cordata* Mill., 9 V 2022. Содержит агропсин и гирофоровую кислоту. В европейской части России был известен из Ленинградской области, Республик Карелия и Коми (Hermansson et al., 2006; Fadeeva, 2007; Kuznetsova et al., 2007). Внешне похожие соредиозные виды рода *Biatora* Ach. отличаются, главным образом, составом лишайниковых метаболитов: *B. efflorescens* (Hedl.) Räsänen содержит только агропсин, *B. chrysantha* (Zahlbr.) Printzen — только гирофоровую кислоту.

Новые виды для Нижегородской области

Bacidia biatorina (Körb.) Vain. — кв. 87, кордон “Черноречье”, сосново-березовый лес с единичными осинами и ивами, 56.50478° с.ш., 45.02117° в.д., на коре *Salix caprea* L., 4 V 2022; кв. 100, темнохвойно-широколиственный лес, 56.50827° с.ш., 44.78009° в.д., на коре *Tilia cordata*, 9 V 2022. В европейской части России был известен из Ярославской и Брянской областей (Gerasimova, 2016; Muchnik et al., 2019), недавно обнаружен в Костромской области (Urbanavichus, Urbanavichene, 2022б).

Biatora chrysantha (Zahlbr.) Printzen — кв. 100, темнохвойно-широколиственный лес, 56.50646° с.ш., 44.78391° в.д., на коре *Tilia cordata*, 9 V 2022; там же, темнохвойно-широколиственный лес, 56.50827°N, 44.78009° в.д., на коре *Tilia cordata*, 9 V 2022. Содержит гирофоровую кислоту (НПТЛС). Ближайшее местонахождение известно из Костромской области (Urbanavichus, Urbanavichene, 2022б).

Biatora veteranorum Coppins et Sérus. — кв. 103/104 (просека), старовозрастный сосняк

среди заболоченного леса, 56.49691° с.ш., 44.85003° в.д., на коре *Salix caprea*, 8 V 2022. Только недавно был впервые указан для европейской части России из Костромской области (Urbanavichus, Urbanavichene, 2022b).

Calicium parvum Tibell — кв. 103/104 (просека), старовозрастный сосняк среди заболоченного леса, 56.49691° с.ш., 44.85003° в.д., на коре *Pinus silvestris* L., 8 V 2022. Ближайшие местонахождения известны из Костромской области (Kuznetsova, Skazina, 2010; Urbanavichene, Urbanavichus, 2023).

**Chaenothecopsis consociata* (Nádv.) A.F.W. Schmidt — кв. 100, темнохвойно-широколиственный лес, 56.50827° с.ш., 44.78009° в.д., на талломе *Chaenotheca chrysocephala* (Turner ex Ach.) Th. Fr., растущей на коре *Tilia cordata*, 9 V 2022. Ближайшие местонахождения известны из Костромской области (Kuznetsova, Skazina, 2010; Urbanavichene, Urbanavichus, 2021a).

Coenogonium luteum (Dicks.) Kalb et Lücking — кв. 75, правый берег р. Вишня, пойменный лес, 56.51751° с.ш., 44.83256° в.д., на коре *Tilia cordata*, 7 V 2022. Ближайшие местонахождения известны из Республики Марий Эл (Bogdanov, 2015) и Костромской области (Urbanavichene, Urbanavichus, 2021a).

Icmadophila ericetorum (L.) Zahlbr. — кв. 105, сосняк зеленомошный вдоль дороги (без координат), на почве, 8 V 2022. Новый род для Нижегородской области. Ближайшие местонахождения известны из Республики Марий Эл (Богданов, 2015) и Костромской области (Urbanavichus, Urbanavichene, 2022b).

**Intralichen lichenicola* (M.S. Christ. et D. Hawksw.) D. Hawksw. et M.S. Cole — кв. 114, берег р. М. Черная, черноольховый лес, 56.50055° с.ш., 45.03376° в.д., на апотециях *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr., растущей на старом бетоне, 2 V 2022; кв. 118, заболоченный сосняк вдоль дороги, 56.49701° с.ш., 45.10664° в.д., на апотециях *Candelariella aurella*, растущей на старом бетоне, 3 V 2022. Новый род для Нижегородской области. Ближайшие местонахождения известны из Республики Мордовия (Urbanavichene, Urbanavichus, 2016) и Костромской области (Urbanavichene, Urbanavichus, 2021a).

**Lichenostigma maureri* Hafellner — кв. 100, темнохвойно-широколиственный лес, 56.44369° с.ш., 44.78391° в.д., на коре *Tilia cordata*, 9 V 2022. Новый род для Нижегородской области. Ближайшие местонахождения известны из Владимирской (Zhurbenko, Zhdanov, 2013) и Костромской областей (Urbanavichus, Urbanavichene, 2022b).

Micarea melanobola (Nyl.) Coppins — кв. 103/104 (просека), старовозрастный сосняк среди заболоченного леса, 56.49691° с.ш., 44.85003° в.д., на древесине, 8 V 2022. Содержит микареевую кислоту (НРТЛС). Только недавно указан впервые для России из Костромской области (Urbanavi-

chene, Urbanavichus, 2021a); известен также из Ленинградской области (Stepanchikova et al., 2022).

Mycoblastus alpinus (Fr.) Th. Fr. ex Hellb. — кв. 100, темнохвойно-широколиственный лес, 56.50646° с.ш., 44.78391° в.д., на древесине сухой ветки ели, 9 V 2022. Содержит атранорин, планиковую и усниновую кислоты (НРТЛС). Ближайшие местонахождения известны из Костромской области (Kuznetsova, Skazina, 2010; Urbanavichene, Urbanavichus, 2023).

Porina borrieri (Trevis.) D. Hawksw. et P. James — кв. 76, правый берег р. Вишня, пойменный лес, 56.52383° с.ш., 44.84560° в.д., на коре *Quercus robur*, 7 V 2022. Ближайшее местонахождение известно из Республики Мордовия (Urbanavichene, Urbanavichus, 2016).

Verrucaria fusca Pers. — кв. 121, урочище Криуль, правый берег р. Б. Черная, пустошь на месте бывшего поселения, 56.49414° с.ш., 45.14688° в.д., на старом фундаменте, 3 V 2022. Редкий в равнинных условиях кальцефильный вид; ближайшие местонахождения известны из Рязанской области (Muchnik, Koporeva, 2012) и Республики Татарстан (Malysheva, Smirnov, 1982).

Verrucaria fuscoatroides Servit — кв. 114, берег р. М. Черная, черноольховый лес, 56.50055° с.ш., 45.03376° в.д., на бетоне в основании старого бетонного моста через р. М. Черная, 2 V 2022. Вторая находка для средней полосы европейской части России; ранее был известен из Московской области (Muchnik et al., 2022).

Vezdaea retigera Poelt et Döbbeler — кв. 94, левый берег р. Б. Черная, черноольховый лес, 56.49536° с.ш., 45.15247° в.д., на талломе *Peltigera rufescens* (Weiss) Humb., на заросшем мхами старом бетонном мосту через р. М. Черная, 3 V 2022. Новый род для Нижегородской области. Ближайшее местонахождение известно из Республики Мордовия (Urbanavichene, Urbanavichus, 2016).

Виды, ранее известные в Нижегородской области, впервые найденные на территории Керженского заповедника

+*Chaenothecopsis debilis* (Turner et Borrer ex Sm.) Tibell — кв. 103/104 (просека), старовозрастный сосняк среди заболоченного леса, 56.49691° с.ш., 44.85003° в.д., на древесине сухостоя, 8 V 2022. Ранее для Нижегородской области приводился из Ичалковского заказника (Presnyakova, 2001).

Cladonia cervicornis (Ach.) Flot. — кв. 121, урочище Криуль, правый берег р. Б. Черная, пустошь на месте бывшего поселения, 56.49414° с.ш., 45.14688° в.д., на почве, 3 V 2022. Ранее приводился из Нижегородского Заволжья (Sharapova, 2001).

Cladonia glauca Flörke — кв. 114, берег р. М. Черная, черноольховый лес, 56.50055° с.ш., 45.03376°

в.д., на валеже, 2 V 2022. Ранее для Нижегородской области приводился из заказника “Кленовик” (Presnyakova, 2001).

Cladonia macrophylla (Schaer.) Stenh. — кв. 102, сосняк лишайниковый в окрестностях пос. Рустай (без координат), на почве, 6 V 2022. Ранее приводился из Нижегородского Заволжья (Shararova, 2001).

Lecanora expallens Ach. — кв. 114, берег р. М. Черная, черноольховый лес, 56.50055° с.ш., 45.03376° в.д., на коре *Sorbus aucuparia* L., 2 V 2022. Содержит тиофановую и усниновую кислоты (HPTLC). Ранее приводился из Нижегородского Заволжья (Shararova, 2001).

Micarea anterior (Nyl.) Hedl. — кв. 78, сосняк лишайниковый вдоль дороги (без координат), на древесине валежа, 8 V 2022. Ранее приведенное для Нижегородского Заволжья указание (Shararova, 2001), как вида, обитающего на коре деревьев ивы и осины, является сомнительным. По мнению специалистов, это облигатный эпиксильный вид, обитающий исключительно на древесине хвойных пород (Kantelinen et al., 2022).

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем искреннюю признательность руководству и сотрудникам заповедника “Керженский” за помощь в организации полевых исследований. Авторы также благодарны Z. Palice (Институт Ботаники Чешской Академии наук, Прухоница) за проверку определения образцов *Biatora fallax*. Работа И.Н. Урбанавичене проведена в рамках плановой темы БИН РАН № 121021600184-6 “Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Arup U., Ekman S., Lindblom L., Mattsson J.-E. 1993. High performance thin layer chromatography (HPTLC), an improved technique for screening lichen substances. — *Lichenologist*. 25 (1): 61–71. <https://doi.org/10.1006/lich.1993.1018>
- [Bogdanov] Богданов Г.А. 2015. Аннотированный список лишайников заповедника. — Научные труды Государственного природного заповедника “Большая Кокшага”. 7: 206–244 с.
- [Fadeeva et al.] Фадеева М.А., Голубкова Н.С., Виткайнен О., Аhti Т. 2007. Конспект лишайников и лишенофильных грибов Республики Карелия. Петрозаводск. 194 с.
- [Gerasimova] Герасимова Ю.В. 2016. *Bacidia absistens* (Nyl.) Arnold (Ramalinaceae, Lecanorales) в России: номенклатура, описание, экология и распространение. — *Turczaninowia*. 19 (3): 88–93. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.19.3.5>
- [Hermansson et al.] Херманссон Я.-О., Пыстина Т.Н., Ове-Ларссон Б., Журбенко М.П. 2006. Лишайники и лишенофильные грибы Печеро-Ильчского заповедника. — Флора и фауна заповедников. Вып. 109. М. 79 с.
- Kantelinen A., Printzen C., Poczai P. 2022. Lichen speciation is sparked by a substrate requirement shift and reproduction mode differentiation. — *Scientific Reports* 12: 11048.
- Kuznetsova E., Ahti T., Himelbrant D. 2007. Lichens and allied fungi of the Eastern Leningrad Region. — *Norrinia*. 16: 1–62.
- [Kuznetsova, Skazina] Кузнецова Е.С., Сказина М.А. 2010. К изучению лишайников Костромской области. — *Новости сист. низш. раст.* 44: 200–209.
- [Malysheva, Smirnov] Малышева Н.В., Смирнов А.Г. 1982. Определитель лишайников Татарской АССР. Казань. 148 с.
- [Muchnik, Konoreva] Мучник Е.Э., Конорева Л.А. 2012. Дополнения к флоре лишайников Рязанской области. — *Новости сист. низш. раст.* 46: 174–189.
- Muchnik E.E., Konoreva L.A., Chesnokov S.V., Paukov A.G., Tsurykau A., Gerasimova J.V. 2019. New and otherwise noteworthy records of lichenized and lichenicolous fungi from central European Russia. — *Herzogia*. 32 (1): 111–126. <https://doi.org/10.13158/heia.32.1.2019.111>
- Muchnik E.E., Tsurykau A., Otte V., Breuss O., Gerasimova J.V., Cherepenina D.A. 2022. New and otherwise noteworthy records of lichenized and lichenicolous fungi from central European Russia II. — *Herzogia*. 35 (2): 494–509. <https://doi.org/10.13158/heia.35.2.2022.494>
- [Presnyakova] Преснякова М.Г. 2001. Новые виды лишайников Нижегородской области. — *Новости сист. низш. раст.* 35: 200–202.
- [Shararova] Шарарова М.Г. 2001. К лишенофлоре Нижегородского Заволжья. — *Новости сист. низш. раст.* 34: 206–212.
- [Stepanchikova et al.] Степанчикова И.С., Гимельбрант Д.Е., Чесноков С.В., Конорева Л.А., Тимофеева Е.А. 2022. Современная и историческая лишенобиота Карельского перешейка: пример предлагаемой особо охраняемой природной территории Моторное-Заостровье (Ленинградская область, Россия). — *Новости сист. низш. раст.* 56 (2): 371–404. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2022.56.2.371>
- [Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2001. Лишайники Керженского заповедника. — В кн.: Труды государственного природного заповедника “Керженский”. Т. 1. Нижний Новгород. С. 149–171.
- [Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2016. Лишенофлора Мордовского заповедника (аннотированный список видов). — Флора и фауна заповедников. Вып. 126. М. 41 с.
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2021a. Additions to the lichen flora of the Kologriv Forest Reserve and Kostroma Region. — *Turczaninowia*. 24 (2): 28–41. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.2.4>
- [Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2021б. Дополнения к лишенофлоре Керженского заповедника и Нижегородской обла-

- сти. – Новости сист. низш. раст. 55 (1): 195–213.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2021551.195>
- [Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2022. Дополнение к лихенофлоре Керженского заповедника. – Бот. журн. 107 (7): 687–694.
<https://doi.org/10.31857/S0006813622070109>
- [Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2023. К лихенофлоре Мантуровского кластера заповедника “Кологривский лес” (Костромская область, Россия). – Новости сист. низш. раст. 57 (1): 83–105.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2023.57.1.83>
- Urbanavichus G., Urbanavichene I. 2014. An inventory of the lichen flora of Lagonaki Highland (NW Caucasus, Russia). – *Herzogia* 27 (2): 285–319.
<https://doi.org/10.13158/hea.27.2.2014.285>
- Urbanavichus G., Urbanavichene I. 2020. Four lichen species new for Russia. – *Folia Cryptogamica Estonica*. 57: 5–8.
<https://doi.org/10.12697/fce.2020.57.02>
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N. 2022a. First records of lichenized and lichenicolous fungi for the lichen flora of Russia and Eastern Europe. – *Nature Conservation Research*. 7 (2): 95–97.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2022.024>
- [Urbanavichus, Urbanavichene] Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н. 2022б. Ядро заповедника “Кологривский лес” (Россия) – горячая точка биоразнообразия лишайников южной тайги в Восточной Европе. – *Nature Conservation Research*. 7 (3): 46–63.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2022.029>
- Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. 2021. Santesson’s Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala. 933 p.
- Wirth V., Hauck M., Schultz M. 2013. Die Flechten Deutschlands. Band 1. Stuttgart. 672 p.
- Zhurbenko M.P., Zhdanov I.S. 2013. *Melaspilea galligena* sp. nov. and some other lichenicolous fungi from Russia. – *Folia Cryptogamica Estonica*. 50: 89–99.
<https://doi.org/10.12697/fce.2013.50.12>

ADDITION TO THE LICHEN FLORA OF THE KERZHENSKIY RESERVE (NIZHNY NOVGOROD REGION). II

I. N. Urbanavichene^{a,#} and G. P. Urbanavichus^{b,##}

^a*Komarov Botanical Institute RAS*

Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

^b*Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Science Centre RAS*

Akademgorodok, 14a, Apatity, Murmansk Region, 184209, Russia

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

^{##}*e-mail: g.urban@mail.ru*

23 species new to the lichen flora of the Kerzhenskiy Reserve are recorded based on the authors’ field research in 2022. 17 species and 4 genera (*Icmadophila*, *Intralichen*, *Lichenostigma*, *Vezdaea*) are new to the Nizhny Novgorod Region. Among them, *Arthonia calcicola* is reported for the first time for the European Russia, and *Biatora fallax* is new to the Central European Russia. The information about the localities, ecology and distribution of mentioned species is provided.

Keywords: Arthonia calcicola, Biatora fallax, lichens, new findings, distribution

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to the Reserve administration for help in organizing field studies. The work of I.N. Urbanavichene was carried out within the framework of the State Research Program of the Komarov Botanical Institute of RAS no. 121021600184-6 “Flora and taxonomy of algae, lichens and bryophytes in Russia and phytogeographically important regions of the world”. We thank Z. Palice (Institute of Botany Academy of Sciences, Průhonice, Czech Republic) for revision of our identification of *Biatora fallax*.

REFERENCES

- Arup U., Ekman S., Lindblom L., Mattsson J.-E. 1993. High performance thin layer chromatography (HPTLC), an improved technique for screening lichen substances. – *Lichenologist*. 25 (1): 61–71.
<https://doi.org/10.1006/lich.1993.1018>
- Bogdanov G.A. 2015. Annotated list of lichens of the reserve. – *Scientific papers of the State Nature Reserve “Bolshaya Kokshaga”* 7: 206–244 (In Russ.).
- Fadeeva M.A., Golubkova N.S., Vitikainen O., Ahti T. 2007. *Konspekt lishainikov i likhenofil’nykh gribov Respubliki Kareliya [Conspectus of lichens and lichenicolous fungi of the Republic of Karelia]*. Petrozavodsk. 194 p. (In Russ.).
- Gerasimova J.V. 2016. *Bacidia absistens* (Nyl.) Arnold (Ramilinaceae, Lecanorales) in Russia: nomenclature, description, ecology, and distribution. – *Turczaninowia*. 19 (3): 88–93 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.19.3.5>
- Hermansson J., Pystina T.N., Ove-Larsson B., Zhurbenko M.P. 2006. Lishayniki i likhenofil’nyye griby Pecherolychskogo zapovednika. [Lichens and lichenicolous

- fungi of Pechero-Ilychskiy Reserve]. — Flora i fauna zapovednikov. Vyp. 109. Moscow. 79 p. (In Russ.).
- Kantelinen A., Printzen C., Poczai P. 2022. Lichen speciation is sparked by a substrate requirement shift and reproduction mode differentiation. — Scientific Reports. 12: 11048.
- Kuznetsova E., Ahti T., Himelbrant D. 2007. Lichens and allied fungi of the Eastern Leningrad Region. — Norr-linia. 16: 1–62.
- Kuznetsova E.S., Skazina M.A. 2010. Contribution to the lichen studying of the Kostroma Region. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 44: 200–209 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2010.44.200>
- Malysheva N.V., Smirnov A.G. 1982. Key to lichens of the Tatarskaya ASSR. Kazan'. 148 p. (In Russ.).
- Muchnik E.E., Konoreva L.A. 2012. Addition to the lichen flora of Ryazan Region (Central Russia). — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 46: 174–189 (In Russ.).
- Muchnik E.E., Konoreva L.A., Chesnokov S.V., Paukov A.G., Tsurukau A., Gerasimova J.V. 2019. New and otherwise noteworthy records of lichenized and lichenicolous fungi from central European Russia. — Herzogia. 32 (1): 111–126. <https://doi.org/10.13158/heia.32.1.2019.111>
- Muchnik E.E., Tsurukau A., Otte V., Breuss O., Gerasimova J.V., Cherepenina D.A. 2022. New and otherwise noteworthy records of lichenized and lichenicolous fungi from central European Russia II. — Herzogia. 35 (2): 494–509. <https://doi.org/10.13158/heia.35.2.2022.494>
- Presnyakova M.G. 2001. New lichen species of the Nizhnii Novgorod Region. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 35: 200–202 (In Russ.).
- Sharapova M.G. 2001. To lichen flora of the Nizhegorodskoe Zavolzh'e. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 34: 206–212 (In Russ.).
- Stepanchikova I.S., Himelbrant D.E., Chesnokov S.V., Konoreva L.A., Timofeeva E.A. 2022. Modern and historical lichen biota of Karelian Isthmus: the case of Motornoe-Zaostrovje proposed protected area (Leningrad Region, Russia). — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 56 (2): 371–404. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2022.56.2.371>
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2001. Lishayniki Kerzhenskogo zapovednika [Lichens of the Kerzhenskiy Reserve]. — In: Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Kerzhenskiy". Vol. 1. Nizhnii Novgorod. P. 149–171 (In Russ.).
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2016. The lichen flora of the Mordovskii Reserve (an annotated species list). — Flora i fauna zapovednikov. Vyp. 126. Moscow. 41 p. (In Russ.).
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2021a. Additions to the lichen flora of the Kologriv Forest Reserve and Kostroma Region. — Turczaninowia. 24 (2): 28–41. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.2.4>
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2021b. Additions to the lichen flora of the Kerzhenskiy Nature Reserve and Nizhny Novgorod Region. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 55 (1): 195–213 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.1.195>
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2022. Addition to the lichen flora of the Kerzhenskiy Reserve (Nizhny Novgorod Region). — Bot. Zhurn. 107 (7): 687–694 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813622070109>
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2023. To the lichen flora of the Manturovskii cluster of the Kologriv Forest Reserve (Kostroma Region, Russia). — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 57 (1): 83–105 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2023.57.1.83>
- Urbanavichus G., Urbanavichene I. 2014. An inventory of the lichen flora of Lagonaki Highland (NW Caucasus, Russia). — Herzogia 27 (2): 285–319. <https://doi.org/10.13158/heia.27.2.2014.285>
- Urbanavichus G., Urbanavichene I. 2020. Four lichen species new for Russia. — Folia Cryptogamica Estonica. 57: 5–8. <https://doi.org/10.12697/fce.2020.57.02>
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N. 2022a. First records of lichenized and lichenicolous fungi for the lichen flora of Russia and Eastern Europe. — Nature Conservation Research. 7 (2): 95–97. <https://doi.org/10.24189/ncr.2022.024>
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N. 2022b. The core of the Kologriv Forest State Nature Reserve (Russia) is a hotspot of lichen biodiversity in the southern taiga of Eastern Europe. — Nature Conservation Research. 7 (3): 46–63. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2022.029>
- Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. 2021. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala. 933 p.
- Wirth V., Hauck M., Schultz M. 2013. Die Flechten Deutschlands. Band 1. Stuttgart. 672 p.
- Zhurbenko M.P., Zhdanov I.S. 2013. *Melaspilea galligena* sp. nov. and some other lichenicolous fungi from Russia. — Folia Cryptogamica Estonica. 50: 89–99. <https://doi.org/10.12697/fce.2013.50.12>

СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ПРИ ВЫДЕЛЕНИИ ГЕНОМНОЙ ДНК ИЗ РАСТЕНИЙ: ПУТИ РЕШЕНИЯ

© 2023 г. У. А. Галактионова^{1,2}, В. Н. Большаков¹, М. Ю. Тиходеева², О. Н. Тиходеев^{2,*,**}

¹ООО Вега ГК Алкор Био

Железнодорожный проспект 40А, Санкт-Петербург, 192148, Россия

²Санкт-Петербургский государственный университет

Университетская наб., 7/9/11, Санкт-Петербург, 199034, Россия

*e-mail: tikhodeyev@mail.ru

**e-mail: o.tihodeev@spbu.ru

Поступила в редакцию 08.12.2022 г.

После доработки 28.05.2023 г.

Принята к публикации 06.06.2023 г.

Важную роль в современных ботанических исследованиях играют различные молекулярно-генетические методы: секвенирование генома, ПЦР, AFLP-анализ и т.п. Эти методы требуют использования высококачественной (т.е. хорошо очищенной и не деградировавшей) геномной ДНК. Однако выделение такой ДНК из растений осложнено широким спектром органических соединений, загрязняющих ДНК и резко снижающих ее качество. В результате протоколы выделения ДНК из растений обычно отличаются трудоемкостью, большими затратами времени и требуют приобретения дорогостоящих реагентов, большинство из которых производится за рубежом. При массовом выделении ДНК из растительного материала перечисленные недостатки имеют большое значение, особенно с учетом текущих проблем с импортом. Более того, не существует универсального протокола, пригодного для любых видов растений и любых вариантов используемого растительного материала: в разных случаях приходится применять разные протоколы и зачастую вводить в них дополнительные модификации. К перспективным путям преодоления этих проблем относится поиск упрощенных методов выделения ДНК из растений, а также использование специально подготовленного исходного материала.

Ключевые слова: геномная ДНК растений, протоколы выделения ДНК, вторичные метаболиты, полифенолы, полисахариды, СТАВ, поливинилпирролидон, *Myrica gale* L.

DOI: 10.31857/S0006813623060030, EDN: ZLLHZC

В различных областях современной биологии, включая ботанику, широко применяют анализ геномной ДНК. К соответствующим методам относятся Саузерн-блот, ПЦР-анализ, RAPD-анализ, AFLP-анализ, секвенирование и целый ряд других (Hadrys et al., 1992; Vos et al., 1995; Arif, 2010; Soltis, Doyle, 2012). В этих методах часто используют энзиматические реакции (рестрикцию, амплификацию, лигирование, модификацию ДНК), эффективность которых может значительно снижаться в присутствии разнообразных ингибиторов. Поэтому непременным условием успешности анализа является получение высококачественных препаратов геномной ДНК.

Для некоторых объектов это не представляет проблемы. Так, серьезные успехи в выделении качественной ДНК из вирусов, бактерий, животных и грибов были достигнуты еще в середине прошлого века (см. Schmidt, 1950). Но на растения эти успехи не распространялись. Первые

протоколы выделения ДНК из растений были разработаны только в 70-х годах (см. Grisvard, Guille, 1973). Это связано с тем, что растительные клетки содержат целый ряд соединений, резко снижающих качество выделяемой ДНК (Couch, Fritz, 1990; Fang et al., 1992; Ziegenhagen et al., 1993; Luro, Laigret, 1995; Barnwell et al., 1998; Aggarwal et al., 2022). Соответственно, эпоха молекулярно-генетического анализа началась для растений на несколько десятилетий позже, чем для других биологических объектов.

К настоящему времени разработано множество протоколов, позволяющих выделять геномную ДНК из растений. Но большинство из них имеет существенные недостатки. Это либо потребность в особых мерах безопасности в связи с использованием вредных реактивов (фенола, хлороформа, 2-меркаптоэтанола), либо реактивы довольно высокой стоимости (СТАВ или магнитные наночастицы), либо необходимость приме-

нения дополнительного оборудования (термостатов, устройств для измельчения растительного материала и т.п.). При массовом выделении ДНК из растительного материала такие нюансы имеют большое значение, особенно с учетом текущей внешнеполитической обстановки.

Настоящий обзор посвящен ключевым проблемам, возникающим при выделении геномной ДНК из растений, а также поиску путей преодоления этих проблем.

БАЗОВАЯ СХЕМА ВЫДЕЛЕНИЯ ГЕНОМНОЙ ДНК

Хотя протоколы выделения геномной ДНК для разных объектов существенно различаются (Wink, 2006; Kitchoni et al., 2011; Dhaliwal, 2013; Elkins, 2013; Dairawan, Shetty, 2020), общая схема довольно консервативна. Обычно она состоит из трех этапов, каждый из которых важен для рассматриваемой проблемы.

На первом этапе гомогенизируют исследуемый образец и обеспечивают лизирование содержащихся в нем клеток, т.е. разрушают клеточные оболочки и ядерные мембраны. При этом необходимо инактивировать ферменты, способные разрушить ДНК в процессе выделения. Мы не будем останавливаться на протоколах, предназначенных для выделения ДНК из окаменелостей, донных отложений, почвы и т.п. (Daniel, 2005; Parducci et al., 2017; Bailleul, Li, 2021). Ограничимся лишь теми ситуациями, когда в качестве исследуемого образца выступают непосредственно организмы, ткани или клетки – либо живые, либо предварительно фиксированные. Процедура их гомогенизации сравнительно проста. Так, при выделении ДНК из клеток крови достаточно использовать лизирующий буфер, главными компонентами которого являются NaOH, SDS и EDTA (Tapia-Tussell et al., 2005; Dhaliwal, 2013; Elkins, 2013; расшифровка названий используемых реактивов и их роль в процессе выделения ДНК представлены в таблице 1). Если же образец имеет более плотную структуру (например, содержит клеточные стенки), его дополнительно измельчают при помощи ступок, шариковых гомогенизаторов или иного оборудования со сходным предназначением (Garrett et al., 2002; Aggarwal et al., 2022).

На втором этапе лизат очищают от клеточного дебриса (компонентов разрушенных клеточных оболочек и ядерных мембран), а также от содержащихся в цитоплазме белков. Даже сравнительно небольшие концентрации белков могут приводить к быстрому разрушению ДНК или ингибированию энзиматических реакций, необходимых для молекулярно-генетического анализа (Couch, Fritz, 1990; Fang et al., 1992; Ziegenhagen et al., 1993; Luro, Laigret, 1995; Barnwell et al., 1998; Ag-

garwal et al., 2022). Методы соответствующей очистки весьма разнообразны (Tapia-Tussell et al., 2005; Dhaliwal, 2013; Elkins, 2013; Dairawan, Shetty, 2020). Идеальным вариантом является ультрацентрифугирование в градиенте CsCl с отбором фракции ДНК (Grisvard, Guille, 1973; Carpi et al., 2011; Cseke et al., 2012), но это весьма трудоемко и недешево. Простейший способ очистки лизата от белков – высаливание хлоридом или ацетатом натрия, в результате чего белки денатурируют и переходят в нерастворимую форму (Takahashi and Nagano, 1984; Miller et al., 1988; Kaiser et al., 1994). Полученный осадок удаляют центрифугированием, а ДНК остается растворенной в надосадочной жидкости. Однако это не гарантирует хорошей очистки. Более надежный способ удаления белков – экстракция смесью фенола и хлороформа с возможным добавлением изоамилового спирта (Doyle, 1991; Lodhi et al., 1994; Elkins, 2013). ДНК остается в составе водной фазы, а белки уходят в органическую или в осадок. В некоторых случаях дополнительно используют протеиназу К, обеспечивающую деградацию белков (Procunier et al., 1990; Evans, 2001).

Третий этап – окончательная очистка ДНК. Дело в том, что после первичной обработки лизата в нем сохраняются многие нежелательные соединения, особенно низкомолекулярные. Пытаться осадить их – довольно сложная задача, а потому проблему решают обратным путем: переводят ДНК в нерастворимую форму, оставляя нежелательные соединения в растворе. Для этого к очищенному лизату добавляют этанол, центрифугируют полученную смесь и удаляют надосадочную жидкость. Если отсутствуют какие-либо осложняющие факторы, осадок содержит хорошо очищенную ДНК, а также различные типы РНК. Его обычно растворяют в Tris/EDTA буфере или в воде. Полученный раствор ДНК пригоден для длительного хранения и различных вариантов молекулярно-генетического анализа (Wink, 2006; Dhaliwal, 2013; Dairawan, Shetty, 2020).

ХИМИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК, ЗАТРУДНЯЮЩИЕ ВЫДЕЛЕНИЕ И АНАЛИЗ ГЕНОМНОЙ ДНК

Спектр таких компонентов очень широк. В первую очередь это полисахариды, полифенолы и липиды. Кратко рассмотрим перечисленные классы соединений и их влияние на качество выделяемой ДНК.

Полисахариды

Среди характерных для растений полисахаридов главным загрязнителем ДНК является цел-

Таблица 1. Реактивы, широко используемые для выделения ДНК из растений
Table 1. Reagents commonly used for DNA extraction from plants

Обозначение	Расшифровка	Роль при выделении ДНК
Силикагель Silica gel	Высушенный гель из перенасыщенных растворов кремниевых кислот Dried gel from supersaturated silicic acid solutions	Благодаря своей гигроскопичности обеспечивает постепенное высушивание и как следствие — консервирование свежего растительного материала Due to its hygroscopic properties provides gradual drying and thus preservation of fresh plant material
Жидкий азот Liquid nitrogen	—	Обеспечивает мгновенное замораживание и как следствие — консервирование свежего растительного материала Provides instant freezing and thus preservation of fresh plant material
SDS	Додецилсульфат натрия Sodium dodecyl sulfate	Ионный детергент, разрушающий клеточные и ядерные мембраны. Способен связывать белки и полисахариды Ionic detergent that destroys cell and nuclear membranes. Able to bind proteins and polysaccharides
EDTA	Этилендиаминтетрауксусная кислота Ethylenediaminetetraacetic acid	Ингибирует многие нуклеазы, связывая необходимые для их активности ионы Mg^{2+} , и тем самым препятствует деградации ДНК Inhibits various nucleases by binding the Mg^{2+} ions necessary for their activity, and thus prevents DNA degradation
NaOH	—	Создает слабощелочную среду, способствующую стабильности ДНК Creates slightly alkaline conditions that promote DNA stability
Tris-HCl	Трис(гидроксиметил)аминометана гидрохлорид Tris(hydroxymethyl)aminomethane hydrochloride	Выполняет буферную функцию, поддерживая необходимый уровень pH Performs a buffering function thus maintaining the necessary pH level
Соли натрия Sodium salts	Как правило, хлорид или ацетат Chloride or acetate, as a rule	В высоких концентрациях снижают растворимость белков и полисахаридов, удерживая ДНК в растворе In high concentrations reduce solubility of proteins and polysaccharides, keeping DNA in solution
СТАВ	Цетилтриметиламмония бромид Cetyltrimethylammonium bromide	Детергент, разрушающий клеточные и ядерные мембраны. Переводит полисахариды в нерастворимое состояние Detergent that destroys cell and nuclear membranes. Converts polysaccharides into insoluble state
α -амилаза α -amylase	—	Расщепляет крахмал на олигосахариды, не осаждаемые вместе с ДНК Cleaves starch into oligosaccharides that do not co-precipitate with DNA
PVP	Поливинилпирролидон Polyvinylpyrrolidone	Образуют водородные связи с полифенолами, способствуя их удалению из лизата Produce hydrogen bonds with polyphenols, thus promoting their removal from the lysate
PVPP	Поливинилполипирролидон Polyvinylpolypyrrolidone	

Таблица 1. Окончание

Обозначение	Расшифровка	Роль при выделении ДНК
Антиоксиданты Antioxidants	Как правило, β -меркаптоэтанол β -mercaptoethanol, as a rule	Препятствуют окислению полифенолов и их взаимодействию с ДНК Prevent oxidation of polyphenols and their interaction with DNA
Органические растворители Organic solvents	Как правило, смесь фенола, хлороформа и изоамилового спирта в соотношении 25:24:1 A mixture of phenol, chloroform, and isoamyl alcohol in the ratio 25:24:1, as a rule	Вызывают денатурацию белков, обеспечивают удаление липидов из лизата Cause denaturation of proteins, ensure removal of lipids from the lysate
Протеиназа К Proteinase K	—	Обеспечивает деградацию белков Provides protein degradation
Изопропанол Isopropanol	—	В зависимости от состава лизирующего буфера переводит в нерастворимое состояние либо белки, либо ДНК Depending on the lysis buffer composition, transfers either proteins or DNA to insoluble state
Этанол Ethanol	—	Переводит ДНК в нерастворимое состояние Converts DNA to insoluble state

люлоза (Barnwell et al., 1998; Sharma et al., 2002; Aggarwal et al., 2022). Она сохраняется в лизате при очистке от белков, а затем осаждается вместе с ДНК, формируя вязкую желатинизированную гранулу. ДНК, выделенная в составе такой гранулы, малоприспособна для молекулярно-генетического анализа: целлюлоза препятствует проведению молекулярной гибридизации, ингибирует ДНК-полимеразы и ферменты рестрикции (Bi et al., 1996; Barnwell et al., 1998; Tel-zur et al., 1999; Sharma et al., 2002). Соответственно, RAPD-, AFLP- и рестрикционный анализ, секвенирование и даже ПЦР крайне затруднены.

Являясь компонентом растительных клеточных стенок, целлюлоза присутствует в любых тканях растений и вместе с другими полисахаридами составляет до 80% сухого веса (Gunina, Kuzyakov, 2015; Noorbakhsh, Khorasgani, 2022). Это создает серьезные проблемы, для решения которых предложены различные пути. В частности, высокая концентрация NaCl снижает растворимость полисахаридов и тем самым удаляет их из клеточного лизата (Lodhi et al., 1994; Aljanabi, Martinez, 1997; Sharma et al., 2002). Сходного эффекта достигают и при помощи СТАВ (Doyle, Doyle, 1987). Особенно успешным оказалось совместное использование высоких концентраций СТАВ и NaCl (Murray, Thompson, 1980; Aljanabi, Martinez, 1997; Tel-zur et al., 1999). Однако для получения высококачественной ДНК процесс выделения становится многоэтапным, а при большом числе образцов — весьма трудоемким. К тому же СТАВ — довольно дорогой реактив. Наконец, выход ДНК при использовании СТАВ обычно ниже по сравнению с другими методами выделения (Rogers,

Bendich, 1994). В связи с этим, заслуживают серьезного внимания сообщения, что СТАВ, по меньшей мере, в некоторых случаях может быть заменен обычным SDS (Edwards et al., 1991; Ahmed et al., 2009; Kotchoni et al., 2011).

При работе с растениями, богатыми крахмалом (пшеница, ячмень, картофель и т.п.), иногда дополнительно применяют α -амилазу, расщепляющую крахмал до олиго- и моносахаридов, которые не осаждаются вместе с ДНК (Liang et al., 2015).

Полифенолы

Это высокогетерогенный класс соединений, содержащих два или более фенольных остатка. Он охватывает различные фенольные кислоты, флавоноиды, стильбены и лигнаны, общее число которых у растений составляет не менее 8000 веществ (Teplova et al., 2018¹), а по некоторым данным — более 50000 (Vasanth Rupasinghe, 2015). Особенно разнообразны флавоноиды. К ним относятся различные флавоны (в том числе — конденсированные танины), ауроны, катехины, халконы, антоцианы и множество родственных им соединений (Peterson, Dwyer, 1998).

При выделении ДНК любые полифенолы представляют собой серьезную проблему: они не только осаждаются вместе с ДНК, но и могут вступать с ней в необратимые химические реак-

¹ [Teplova et al.] Теплова В.В., Исакова Е.П., Кляйн О.И., Дергачева Д.И., Гесслер Н.Н., Дерябина Ю.И. 2018. Природные полифенолы: биологическая активность, фармакологический потенциал, пути метаболической инженерии. — Прикладная биохимия и микробиология. 54 (3): 215–235.

ции (Couch, Fritz, 1990; John, 1992; Lodhi et al., 1994; Peterson et al., 1997). Загрязненная полифенолами осажденная ДНК имеет буроватый оттенок и непригодна для молекулярно-генетического анализа.

Полифенолы относятся к вторичным метаболитам. Они характерны для всех тканей растений, особенно претерпевших лигнификацию. Даже незначительное повреждение растительных клеток приводит к быстрому накоплению и окислению полифенолов, что резко усиливает их взаимодействие с ДНК (Couch, Fritz, 1990; John, 1992; Lodhi et al., 1994). Поэтому при выделении ДНК из растений главной проблемой обычно являются именно полифенолы (Aggarwal et al., 2022).

Для предотвращения описанных выше эффектов в лизирующий буфер добавляют антиоксиданты, как правило – β -меркаптоэтанол (Wang et al., 1996; Michiels et al., 2003). Они препятствуют окислению полифенолов и тем самым повышают качество выделяемой ДНК. Для большей надежности наряду с антиоксидантами часто используют PVP и/или PVPP. Эти вещества образуют водородные связи с различными типами полифенольных соединений и тем самым абсорбируют их из лизата (John, 1992; Lodhi et al., 1994). Указанные модификации достаточно эффективны, однако заметно усложняют базовую схему. В частности, β -меркаптоэтанол относится к высоко токсичным реактивам, что требует соблюдения особых мер безопасности и использования специализированных вытяжных шкафов.

Еще один способ решения проблем, вызванных полифенольными соединениями, заключается в использовании магнитных наночастиц. Такие частицы обычно состоят из магнетита с полимерным покрытием, имеющим сродство к ДНК (Saiyed et al., 2008; Min et al., 2014). Будучи помещенными в клеточный лизат, они абсорбируют на себя молекулы ДНК, а полифенолы остаются в жидкой фракции (Rittich, Španová, 2013). Наночастицы осаждают магнитным полем, промывают, а затем элюируют с них ДНК, повышая температуру до 65°C. Этот метод весьма эффективен, быстр и удобен, однако приводит к заметному удорожанию протокола.

Липиды

К данному классу биоорганических соединений относят очень широкий круг веществ (жиры, стерины, воски и многие другие), общим свойством которых является гидрофобность (Markman, 1963²; 1970³). Липиды присутствуют в каждой раститель-

ной клетке, но их спектр и количество существенно варьируют в зависимости от видовой принадлежности образца, генотипа, используемой ткани и прочих факторов (Ohlrogge et al., 1991).

Даже следовые количества липидов могут негативно влиять на качество ДНК, преобразуя ее раствор в коллоидную смесь, непригодную для enzymатических реакций (Sangwan et al., 2000). Эта проблема особенно актуальна для растений, в которых содержание липидов достаточно высоко, например, для *Papaver somniferum* L. Ее решают, экстрагируя липиды органическими растворителями, например смесью хлороформа и изоамилового спирта (Sangwan et al., 2000). При необходимости проводят повторные экстракции. Это обеспечивает хорошую очистку лизата, однако хлороформ относится к токсичным реактивам, требующим соблюдения специальных мер безопасности.

ВЛИЯНИЕ ИСХОДНОГО РАСТИТЕЛЬНОГО МАТЕРИАЛА НА КАЧЕСТВО ВЫДЕЛЯЕМОЙ ГЕНОМНОЙ ДНК

Чаще всего для выделения высококачественной ДНК используют свежесобранные молодые листья (Murray, Thompson, 1980; Doyle, Doyle, 1987; Bi et al., 1996; Peterson et al., 1997; Sika et al., 2015). Во-первых, клетки в таких листьях сравнительно мелкие, т.е. содержат существенно меньше цитоплазмы, нежели в случае полностью сформированных листьев. В соответствии с этим, количественный выход ДНК из молодых листьев выше, нежели из зрелых (Ahmad et al., 2004). Во-вторых, молодые листья еще не накопили всего объема белков, полисахаридов, полифенолов, липидов и других соединений, способных создать проблемы при выделении ДНК. Поэтому такой материал наиболее предпочтителен для выделения геномной ДНК высокого качества.

Молодые листья могут быть собраны в природе или при выращивании растений в искусственных условиях: в лаборатории, теплице и т.п. (Bi et al., 1996; Michiels et al., 2003; Sharma et al., 2002; Kotchoni et al., 2011; Liang et al., 2015). Вместо листьев иногда используют молодые проростки, зародыши, корни, клубни, каллусные культуры (Rogers, Bendich, 1985; 1989; Tel-zur et al., 1999; Sharma et al., 2002; Kang, Yang, 2004; Tapia-Tussell et al., 2005).

Анализируя естественные популяции растений, исследователь далеко не всегда имеет возможность сразу выделять ДНК из собранного материала. В этих случаях растительный материал приходится фиксировать. Его либо высушивают с помощью силикагеля, либо подвергают глубокой заморозке (как правило, с использованием жидкого азота), либо помещают в обезвоживающие жидкости наподобие смеси этанола и метанола

² [Markman] Маркман А.Л. 1963. Химия липидов. Вып. 1. Жирные кислоты. Ташкент. 174 с.

³ [Markman] Маркман А.Л. 1970. Химия липидов. Вып. 2. Ташкент. 223 с.

(Pyle, Adams, 1989; Couch, Fritz, 1990; Kim et al., 1997; Sharma et al., 2002; Edge-Garza et al., 2014).

Каждый из этих способов связан с определенными проблемами. Так, при фиксации растительного материала в этаноле нередко происходит заметная деградация ДНК (Pyle, Adams, 1989). Сходная проблема возможна и при высушивании. Данный процесс довольно продолжителен (особенно для видов с сочными мясистыми органами), что может отражаться на качестве выделяемой ДНК, поскольку некоторые клетки неизбежно повреждаются (Ryabushkina et al., 2012⁴). Особого внимания требует глубокое замораживание. Оно предохраняет ДНК от действия нуклеаз, однако становится очень серьезной проблемой, если фиксированный материал успевает оттаять, прежде чем будет помещен в лизирующий буфер (Couch, Fritz 1990; Aggarwal et al., 2022). Происходит быстрое окисление полифенолов, что резко снижает качество выделяемой ДНК.

Довольно часто при проведении филогенетического анализа исследователь вынужден использовать гербарные образцы. Их высушивание длится как минимум несколько суток и обычно не предполагает специальных процедур, направленных на хорошую сохранность ДНК. Поэтому выделить качественную геномную ДНК удается далеко не из всех гербарных образцов (Savolainen et al., 1995; Ryabushkina et al., 2012; Krinitsyna et al., 2015⁵). Тем не менее, в некоторых случаях метод работает (Rogers, Bendich, 1989; Ribeiro, Lovato, 2007; Ryabushkina et al., 2012; Korolyuk et al., 2015; Krinitsyna et al., 2015; Rodionov et al., 2017; Fomina et al., 2019⁶). Но это сопряжено с заметным усложнением протокола, в частности – с предварительным замачиванием образца в промывочном буфере, с длительным инкубированием в лизирующем буфере при температуре 60°C, с дополнительной очисткой изопропанолом и т.п. (Savolainen et al., 1995; Ryabushkina et al., 2012; Krinitsyna et al., 2015; Fomina et al., 2019). В итоге выделение становится более трудоемким и требует применения дополнительного оборудования.

С учетом всех перечисленных выше нюансов не существует универсального протокола выделе-

ния ДНК, пригодного для любого вида растений и любого исходного материала. Более того, растения настолько разнообразны по спектру и содержанию вторичных метаболитов, что зачастую при введении в анализ нового вида приходится не только опробовать разные протоколы, но вносить в них те или иные модификации, затрачивая на это время и материальные ресурсы (Ryabushkina et al., 2012; Aggarwal et al., 2022).

ПОИСК ПУТЕЙ, УПРОЩАЮЩИХ ВЫДЕЛЕНИЕ ГЕНОМНОЙ ДНК ИЗ РАСТЕНИЙ

Традиционные методы выделения ДНК из растений имеют целый ряд серьезных недостатков. Это довольно большие затраты времени (до 6 ч на один образец), высокая стоимость некоторых реактивов, необходимость соблюдения повышенных мер безопасности ввиду использования вредных реактивов, чрезмерно широкий спектр необходимого оборудования (Allen et al., 2006; Aggarwal et al., 2022). В связи с этим, ведется поиск различных путей, позволяющих минимизировать указанные недостатки. Кратко остановимся на двух таких путях.

Разработка упрощенных протоколов выделения ДНК из растений

Несмотря на все перечисленные выше проблемы, для некоторых видов растений удается использовать очень простые протоколы выделения ДНК (Dellaporta et al., 1983a; 1983b; Edwards et al., 1991; Benito et al., 1993; Guidet, 1994). В частности, для свежих листьев резуховидки Таля (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) оказался весьма успешным следующий протокол (Kotchoni and Gachomo, 2009):

1. В пробирке типа Эппендорф измельчить вручную 10–50 мг свежего растительного материала;
2. К измельченному растительному материалу добавить 400 мкл лизирующего раствора (0.5 М NaCl, 1% SDS) и перемешать на вортексе в течение 20 с при комнатной температуре;
3. Центрифугировать смесь при 13,000 об/мин в течение 1 мин при комнатной температуре;
4. Перенести надосадочную жидкость в новую чистую пробирку, добавить 400 мкл изопропанола и аккуратно перемешать;
5. Центрифугировать смесь при 13,000 об/мин в течение 1 мин при комнатной температуре;
6. Удалить из пробирки надосадочную жидкость, добавить к осадку 500 мкл 70% этанола;
7. Центрифугировать при 13,000 об/мин в течение 1 мин при комнатной температуре;
8. Удалить из пробирки надосадочную жидкость и подсушить осадок на воздухе;

⁴ [Ryabushkina et al.] Рябушкина Н.А., Омашева М.Е., Галиакпаров Н.Н. 2012. Специфика выделения ДНК из растительных объектов. – Биотехнология. Теория и практика. 2: 9–26.

⁵ [Krinitsyna et al.] Криницына А.А., Сизова Т.В., Заика М.А., Сперанская А.С., Сухоруков А.П. 2015. Простой и быстрый метод выделения ДНК из гербарных образцов долгого срока хранения. – Биохимия. 80 (11): 1698–1706.

⁶ [Fomina et al.] Фомина Н.А., Антонова О.Ю., Чухина И.Г., Гавриленко Т.А. 2019. Гербарные коллекции в молекулярно-генетических исследованиях. – Turczaninowia. 22 (4): 104–118.

9. Растворить осадок в 50 мкл воды.

Главные отличительные особенности данного протокола – его простота, дешевизна и малые затраты времени (около 10 минут на образец). Все этапы проводят при комнатной температуре. Для их выполнения нужны всего два прибора: вортекс и настольная центрифуга (это открывает широкие возможности для использования метода в школьных лабораториях, в развивающихся странах и т.п.). Ни один из четырех используемых реактивов не относится к дорогостоящим или требующим особых мер безопасности: это 1% SDS, 0.5 М NaCl, изопропанол и 70% этанол.

Каждый этап протокола предельно прост. Измельченный материал инкубируют в лизирующем буфере, не содержащем EDTA и Tris-HCl, т.е. без регулирования уровня pH. Подавляющее большинство белков и полисахаридов выпадает в осадок вместе с SDS, что позволяет очистить лизат за одно центрифугирование. Выделенная ДНК стабильна, режется рестриктазами и служит эффективной матрицей для ПЦР.

Конечно, такой простой протокол не может быть успешным применительно к любым видам растений. Тем не менее, при незначительных модификациях он пригоден для целого ряда сельскохозяйственных культур, включая капусту (Edwards et al., 1991), рапс (Wang et al., 2022); гевету (Martínez-Caballero et al., 2014), кешью (Sika et al., 2015), кунжут (Wei et al., 2016), бетель (Fakruddin et al., 2017), рис (Singha et al., 2017) и некоторые другие. Причем ДНК удастся выделять не только из свежих листьев, но даже из высушенных (Sika et al., 2015). Это позволяет надеяться, что в ближайшей перспективе для многих видов растений будут разработаны упрощенные методы выделения геномной ДНК.

Использование специально подготовленного исходного материала

При анализе видов, сложных для выделения ДНК, могут оказаться полезными специальные приемы, благодаря которым удается получить наиболее приемлемый исходный растительный материал. Мы столкнулись с этим при выделении ДНК из восковника болотного (*Myrica gale* L.) в рамках выполнения гранта РНФ № 22-24-00138. Целью гранта является AFLP-анализ периферических популяций данного вида.

Восковник болотный (семейство Myricaceae) – приатлантический вид кустарников, приуроченный к сильно увлажненным экотопам. Обилен на Британских островах и в Фенноскандии. В России встречается в Карелии и Ленинградской области (Komarov, 1936⁷; Ivanter, Kuznetsov, 2007⁸; Volkova et al., 2021⁹), но все известные популяции весьма

малочисленны (как правило, не более нескольких сотен растений). Поэтому данный вид включен в Красную книгу РФ со статусом редкий (категория 3). На Дальнем Востоке и западном побережье Северной Америки встречается близкая форма, недавно получившая статус самостоятельного вида – *Myrica tomentosa* (DC.) Aschers. et Groebn. (Kashina, Oskolsky, 2009¹⁰).

Насколько нам известно, в литературе отсутствуют протоколы выделения ДНК из восковника болотного. Для данного вида характерны многочисленные органические соединения, затрудняющие выделение геномной ДНК. Действительно, листья и стебли *Myrica gale* обильно покрыты железистыми трихомами, выделяющими широкий спектр липидов, в частности – восков (Svoboda et al., 1998; Popovici et al., 2008). В экссудатах вегетативных и генеративных органов обнаружены разнообразные эфирные масла и флавоноиды (Malterud, 1992; Popovici et al., 2008; 2010; Rosa et al., 2020). Благодаря многочисленным вторичным метаболитам, включая десятки вариантов полифенолов, данный вид проявляет отчетливую антимикробную, репеллентную, фитотоксическую и лекарственную активность (Blackwell et al., 2003; Sylvestre et al., 2005; Popovici et al., 2008; 2011; Silva et al., 2015; Rosa et al., 2020).

Наши попытки выделить геномную ДНК из гербарных образцов или высушенных листьев *Myrica gale* с помощью протоколов со СТАВ (Doyle, Doyle, 1987; Aljanabi, Martinez, 1997; Telzur et al., 1999) оказались неудачными. Из свежесобранных листьев ДНК выделялась, но низкого качества и в недостаточном количестве. Дополнительное использование PVP улучшило ситуацию: выделенная ДНК расщеплялась рестриктазами, но эффективность этого расщепления была низкой.

Поскольку СТАВ – довольно дорогой реактив, а для выполнения нашего гранта необходим анализ большого числа образцов, мы поставили перед собой задачу найти для *Myrica gale* более дешевый протокол выделения ДНК. Попытка применить упрощенный протокол (Kotchoni and Gachomo, 2009)

⁷ [Komarov] Комаров В.Л. (ред.) 1936. Восковник болотный. – В кн.: Флора СССР. Т. 5. М.-Л. С. 243–244.

⁸ [Ivanter, Kuznetsov] Ивантер Э.В., Кузнецов О.Л. (ред.). 2007. Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск. 364 с.

⁹ [Volkova et al.] Волкова Е.А., Смагин В.А., Храмов В.Н. 2021. Сообщества с *Myrica gale* L. на болотах побережья Финского залива (Санкт-Петербург и Ленинградская область). – Растительность России. 41: 58–74

¹⁰ [Kashina, Oskolsky] Кашина А.А., Осольский А.А. 2009. Диагностика *Myrica gale* u *M. tomentosa* (Myricaceae) на основе анатомических признаков. – Бот. журн. 94 (9): 1294–1302.

для высушенных листьев не привела к успеху. Из свежих листьев данного вида, собранных в природных популяциях, ДНК выделялась, но была непригодна для молекулярного анализа из-за сильного загрязнения полифенолами.

Распускание листьев у *Myrica gale* в естественных условиях происходит обычно в середине мая. Распустившиеся листья растут довольно медленно (в это время ночные температуры в Ленинградской области могут мало отличаться от 0°C) и уже на ранних этапах своего развития содержат значительное количество полифенолов и восков. Поэтому широко используемая практика выделять ДНК из молодых свежесобранных листьев применительно к данному виду не приносит успеха.

Перед нами встала проблема получения альтернативного исходного материала для выделения ДНК из *Myrica gale*. Понимая сложность задачи, мы провели нестандартный сбор растительного материала. У побега с еще не полностью раскрытыми вегетативными почками мы отрезали верхнюю часть (5–6 почек), что не наносило растению заметного вреда. Отрезанную часть побега помещали в емкость с питьевой водой и выдерживали в течение недели при комнатной температуре. В таких условиях вегетативные почки интенсивно раскрывались с формированием быстро растущих, обильно облиственных, нежных зеленых побегов без признаков накопления восков. По мере развития этих побегов мы собирали молодые листья в пластиковые пробирки и переносили их в холодильник на –70°C для немедленной заморозки.

Полученный свежзамороженный материал хорошо сохраняет ДНК длительное время и легко гомогенизируется в пробирках объемом 1.5 мл с помощью пластикового пестика. Более того, из этого материала мы смогли успешно выделить геномную ДНК, используя упрощенный протокол с небольшими модификациями (увеличенная концентрация SDS в лизирующем буфере, инкубация лизата на льду, дополнительная очистка лизата солями гуанидина). Выделенная ДНК стабильна, пригодна для ПЦР и хорошо режется рестриктазами. Подробный протокол с описанием указанных модификаций, а также количества и

качества выделяемой ДНК будет опубликован нами отдельно.

Мы полагаем, что предложенный нами подход может оказаться успешным и для других видов, листья которых в естественных условиях развиваются медленно и еще в молодом состоянии успевают накопить органические соединения, затрудняющие процесс выделения геномной ДНК.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Дороговизна, трудоемкость, значительные затраты времени, необходимость соблюдения повышенных мер безопасности в связи с применением вредных реактивов, необходимость использования дополнительного оборудования – серьезные недостатки общепринятых протоколов, предназначенных для выделения ДНК из растений. Особенно при анализе большого числа образцов. Поиск путей преодоления перечисленных недостатков становится все более и более актуальной задачей.

Эта задача еще далека до своего решения, но некоторые шаги в нужном направлении уже делаются. В качестве примеров можно привести замену дорогостоящего СТАВ на SDS, использование протоколов выделения без вредных реагентов, осаждение целлюлозы и белков за одно центрифугирование, а также предложенный нами алгоритм нестандартного получения исходного растительного материала. Вполне вероятно, что уже в обозримой перспективе для многих видов растений будут разработаны максимально упрощенные протоколы выделения ДНК, подобные тому, что предложен Kotchoni и Gachomo (2009).

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00138 “Анализ генетического полиморфизма периферических популяций на модели охраняемого вида растений *Myrica gale* (Красная книга РФ)” (<https://rscf.ru/project/22-24-00138/>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

См. References

SPECIFIC PROBLEMS OF GENOMIC DNA EXTRACTION FROM PLANTS: WAYS FOR SOLUTION

U. A. Galaktionova^{a,b}, V. N. Bolshakov^a, M. Yu. Tikhodeeva^b, and O. N. Tikhodeyev^{b,###}

^aVega Ltd, Alkor Bio Group
Zheleznodorozhny Ave., 40A, St. Petersburg, 192148, Russia

^b*Saint-Petersburg State University*
Universitetskaya Emb., 7/9/11, St. Petersburg, 199034, Russia
[#]*E-mail: tikhodeyev@mail.ru*
^{##}*E-mail: o.tihodeev@spbu.ru*

In modern botanical studies, various molecular genetic methods such as genome sequencing, PCR, AFLP-analysis, etc. are often involved. These methods require the use of high-quality (i.e. well purified and non-degraded) genomic DNA. However, extraction of such DNA from plants is complicated by a wide spectrum of organic compounds that contaminate DNA and drastically reduce its quality. As a result, the protocols for DNA extraction from plants are usually labor-intensive, time-consuming and require expensive reagents, most of which are imported from abroad. In the case of high-throughput DNA extraction from plant material, these disadvantages are of a great importance, especially in view of the current import problems. Moreover, there is no universal protocol suitable for all plant species and all variants of plant material used: different protocols are effective in different cases and additional modifications are often required. Promising ways to overcome these problems include the search for simplified methods of plant DNA extraction, as well as the use of specially prepared initial material.

Keywords: plant genomic DNA, protocols for DNA isolation, secondary metabolites, polyphenols, polysaccharides, CTAB, polyvinylpyrrolidone, *Myrica gale* L.

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was supported by grant No. 22-24-00138 of the Russian Science Foundation “Analysis of the genetic polymorphism of edge-populations of the protected plant species *Myrica gale* (Red Book of the Russian Federation) as a model” (<https://rscf.ru/project/22-24-00138/>).

REFERENCES

- Aggarwal G., Edhigalla P., Walia P. 2022. A comprehensive review of high-quality plant DNA isolation. – *The Pharma Innovation Journal*. SP-11 (6): 171–176.
- Ahmad S., Ganaie M., Qazi P., Verma V., Basir S., Qazi G. 2004. Rapid DNA isolation protocol for angiospermic plants. – *Bulg. J. Plant Physiol.* 30 (1–2): 25–33.
- Allen G., Flores-Vergara M., Krasynanski S., Kumar S., Thompson W. 2006. A modified protocol for rapid DNA isolation from plant tissues using cetyltrimethylammonium bromide. – *Nature Protocols*. 1 (5): 2320–2325.
<https://doi.org/10.1038/nprot.2006.384>
- Aljanabi S., Martinez I. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research*. 25 (22): 4692–4693.
<https://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692>
- Arif I. A., Bakir M.A., Khan H.A., Al Farhan A.H., Al Homaidan A.A., Bahkali A.H., Sadoon M.A., Shobrak M. 2010. A brief review of molecular techniques to assess plant diversity. – *Int. J. Mol. Sci.* 11 (5): 2079–2096.
<https://doi.org/10.3390/ijms11052079>
- Bailleul A.M., Li Z. 2021. DNA staining in fossil cells beyond the Quaternary: Reassessment of the evidence and prospects for an improved understanding of DNA preservation in deep time. – *Earth-Science Reviews*. 216: 103600.
<https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103600>
- Barnwell P., Blanchard A.N., Bryant J.A., Smirnoff N., Weir A.F. 1998. Isolation of DNA from the highly mucilaginous succulent plant *Sedum telephium*. – *Plant Mol. Biol. Rep.* 16: 133–138.
<https://doi.org/10.1023/A:1007473302551>
- Benito C.A., Figueiras M., Zaragoza C., Gallego F.J., del Pena A. 1993. Rapid identification of Triticeae genotypes from single seeds using the polymerase chain reaction. – *Plant Mol. Biol.* 21: 181–183.
<https://doi.org/10.1007/BF00039629>
- Bi V., Harvengt L., Chandelier A., Mergeai G., Jardin P. 1996. Improved RAPD amplification of recalcitrant plant DNA by the use of activated charcoal during DNA extraction. – *Plant Breed.* 115 (3): 205–206.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1996.tb00905.x>
- Blackwell A., Stuart A.E., Estambale B.B. 2003. The repellent and antifeedant activity of *Myrica gale* oil against *Aedes aegypti* mosquitoes and its enhancement by the addition of salicylic acid. – *J. R. Coll. Physicians Edinb.* 33: 209–214.
- Carpi F.M., Di Pietro F., Vincenzetti S., Mignini F., Napolioni V. 2011. Human DNA Extraction Methods: Patents and Applications. – *Recent Patents DNA Gene Seq.* 5 (1): 1–7.
<https://doi.org/10.2174/187221511794839264>
- Couch J.A., Fritz P.J. 1990. Isolation of DNA from plants high in polyphenolics. – *Plant Mol. Biol. Rep.* 8: 8–12.
<https://doi.org/10.1007/BF02668875>
- Cseke L.J., Kirakosyan A., Kaufman P.B., Westfall M.V. 2012. Handbook of molecular and cellular methods in biology and medicine (3rd Edition). Boca Raton, UK. 735 p.
- Dairawan M., Shetty P.J. 2020. The evolution of DNA extraction methods. – *Am. J. Biomed. Sci. Res.* 8: 39–45.
<http://dx.doi.org/10.34297/AJBSR.2020.08.001234>
- Daniel R. 2005. The metagenomics of soil. – *Nat. Rev. Microbiol.* 3 (6): 470–478.
<https://doi.org/10.1038/nrmicro1160>
- Dellaporta S.L., Wood J., Hicks J.B. 1983a. Maize DNA minipreps. – *Maize Gen. Coop. News.* 57: 26–29.
- Dellaporta S.L., Wood J., Hicks J.B. 1983b. A plant DNA minipreparation: version II. – *Plant Mol. Biol. Rep.* 1:

- 19–21.
<https://doi.org/10.1007/BF02712670>
- Dhaliwal A. 2013. DNA extraction and purification. – *Mater Methods*. 3: 191.
<https://doi.org/10.13070/mm.en.3.191>
- Doyle J.J., Doyle J.L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. – *Phytochem. Bull.* 19: 11–15.
- Doyle J. 1991. DNA Protocols for Plants. – In: *Molecular Techniques in Taxonomy*. Berlin. P. 283–293.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-83962-7_18
- Edge-Garza D., Rowland T., Haendiges S., Peace C. 2014. A high-throughput and cost-efficient DNA extraction protocol for the tree fruit crops of apple, sweet cherry, and peach relying on silica beads during tissue sampling. – *Mol. Breed.* 34 (4): 2225–2228.
<https://doi.org/10.1007/s11032-014-0160-x>
- Edwards K., Johnstone C., Thompson C. 1991. A simple and rapid method for the preparation of plant genomic DNA for PCR analysis. – *Nucleic Acids Res.* 9: 1349.
<https://doi.org/10.1093/nar/19.6.1349>
- Elkins K. 2013. *Forensic DNA Biology*. Kidlington, England. 224 p.
- Evans J. 2001. The complexities of predictive genetic testing. – *BMJ*. 322 (7293): 1052–1056.
<https://doi.org/10.1136/bmj.322.7293.1052>
- Fakruddin M., Sultana R., Rahaman M.M., Hossain M.N., Morshed M. 2017. Comparative study of different methods of genomic DNA extraction from Betel leaf (*Piper betle* L.) for detection of *Salmonella* spp. – *Bangladesh J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 1 (1): 20–28
- Fang G., Hammar S., Grumet R. 1992. A quick and inexpensive method for removing polysaccharides from plant genomic DNA. – *Biotechniques*. 13: 52–56.
- Fomina N.A., Antonova O.Y., Chukhina I.G., Gavrilenko T.A. 2019. Gerbarnye kollektzii v molekulyarno-geneticheskikh issledovaniyakh [Herbarium collections in molecular genetic research]. – *Turczaninowia*. 22 (4): 104–118. (In Russ.)
- Garrett P.E., Tao F., Lawrence N., Ji J., Schumacher R.T., Manak M.M. 2002. Tired of the same old grind in the new genomics and proteomics era? – *Targets*. 1 (5): 156–162.
[https://doi.org/10.1016/S1477-3627\(02\)02228-6](https://doi.org/10.1016/S1477-3627(02)02228-6)
- Grisvard J., Guille E. 1973. A new DNA extraction method for plant cells. *Preparative Biochemistry*. 3 (1): 83–94.
- Guidet F. 1994. A powerful new technique to quickly prepare hundreds of plant extracts for PCR and RAPD analyses. – *Nucleic Acids Res.* 22: 1772–1773.
<https://doi.org/10.1093/nar/22.9.1772>
- Gunina A., Kuzyakov Y. 2015. Sugars in soil and sweets for microorganisms: review of origin, content, composition and fate. – *Soil Biol. Biochem.* 90: 87–100.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.07.021>
- Hadrys H., Balick M., Schierwater B. 1992. Applications of random amplified polymorphic DNA (RAPD) in molecular ecology. – *Mol. Ecol.* 1 (1): 55–63.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1992.tb00155.x>
- Ivanter E.V., Kuznetsov O.L. (eds.). 2007. *Krasnaya Kniga Respubliki Karelia [Red Book of the Republic of Karelia]*. Petrozavodsk. 364 p.
- John M. 1992. An efficient method for isolation of RNA and DNA from plants containing polyphenolics. – *Nucleic Acids Res.* 20 (9): 2381–2381.
<https://doi.org/10.1093/nar/20.9.2381>
- Kaiser C., Michaelis S., Mitchell A. 1994. *Methods in Yeast Genetics*. Cold Spring Harbor Laboratory Press. 234 p.
- Kashina A.A., Oskolsky A.A. 2009. Diagnostika *Myrica gale* i *M. tomentosa* (Myricaceae) na osnove anatomicheskikh priznakov [Diagnostics of *Myrica gale* and *M. tomentosa* (Myricaceae) based on the anatomic traits]. – *Botanicheskii zhurnal*. 94(9): 1294–1302. (In Russ.)
- Kim C., Lee C., Shin J., Chung Y., Hyung N. 1997. A simple and rapid method for isolation of high-quality genomic DNA from fruit trees and conifers using PVP. *Nucleic Acids Res.* 25 (5): 1085–1086.
<https://doi.org/10.1093/nar/25.5.1085>
- Komarov V.L. (ed.) 1936. Voskovnik bolotnyi [Sweet gale]. – In.: *Flora of SSSR*. V. 5. M.-L. pp. 243–244. (In Russ.)
- Korolyuk E., Makunin A., Matveeva T. 2015. Relationships and generic delimitation of Eurasian genera of the subtribe Asterinae (Asteraceae, Asteraceae) using molecular phylogeny of ITS. – *Turkish J. Bot.* 39 (5): 808–824.
<https://doi.org/10.3906/bot-1410-12>
- Kotchoni S.O., Gachomo E.W. 2009. A rapid and hazardous reagent free protocol for genomic DNA extraction suitable for genetic studies in plants. – *Mol. Biol. Reports*. 36: 1633–1636.
<https://doi.org/10.1007/s11033-008-9362-9>
- Kotchoni S., Gachomo E., Jimenez-Lopez J. 2011. A plant cocktail amenable for PCR-based genetic analysis in *Arabidopsis thaliana*. – *Mol. Biol. Rep.* 38 (8): 5281–5284.
<https://doi.org/10.1007/s11033-011-0677-6>
- Krinitina A.A., Sizova T.V., Zaika M.A., Speranskaya A.S., Sukhorukov A.P. 2015. A rapid and cost-effective method for DNA extraction from archival herbarium specimens. *Biochemistry (Moscow)*. 80: 1478–1484.
<https://doi.org/10.1134/S0006297915110097>
- Liang H., Deng Y., Wang C., Xu X. 2015. A high-throughput DNA extraction method from rice seeds. – *Biotechnol. Biotechnol. Equip.* 30 (1): 32–35.
<https://doi.org/10.1080/13102818.2015.1088401>
- Lodhi M., Ye G., Weeden N., Reisch B. 1994. A simple and efficient method for DNA extraction from grapevine cultivars and *Vitis* species. – *Plant Mol. Biol. Rep.* 12 (1): 6–13.
<https://doi.org/10.1007/BF02668658>
- Luro F., Laigret F. 1995. Preparation of high molecular weight genomic DNA from nuclei of woody plants. – *Biotechniques*. 19: 388–392.
- Malterud K.E. 1992. C-methylated dihydrochalcones from *Myrica gale* fruit exudate. – *Acta Pharm. Nord.* 4: 65–68.
- Markman A.L. 1963. *Khimiya lipidov [Lipids Chemistry]*. V. 1. Zhirnye kisloty. Tashkent. 174 p. (In Russ.)
- Markman A.L. 1970. *Khimiya lipidov [Lipids Chemistry]*. V. 2. Tashkent. 223 p. (In Russ.)
- Martínez-Caballero S., Cano-Sánchez P., Mares-Mejía I., Díaz-Sánchez A.G., Macías-Rubalcava M.L., Hermoso J.A., Rodríguez-Romero A. 2014. Comparative study of two GH 19 chitinase-like proteins from *Hevea*

- brasiliensis*, one exhibiting a novel carbohydrate-binding domain. – The FEBS J. 281 (19): 4535–4554. <https://doi.org/10.1111/febs.12962>
- Michiels A., Van den Ende W., Tucker M., Van Riet L., Van Laere A. 2003. Extraction of high-quality genomic DNA from latex-containing plants. – Anal. Biochem. 315 (1): 85–89.
- Miller S.A., Dykes D.D., Polesky H.F. 1988. A simple salting out procedure for extracting DNA from human nucleated cells. – Nucleic Acids Res. 16 (3): 1215. <https://doi.org/10.1093%2Fnar%2F16.3.1215>
- Min J.H., Woo M.K., Yoon H.Y., Jang J.W., Wu J.H., Lim C.S., Kim Y.K. 2014. Isolation of DNA using magnetic nanoparticles coated with dimercaptosuccinic acid. – Analyt. Biochem. 447: 114–118. <https://doi.org/10.1016/j.ab.2013.11.018>
- Murray M.G., Thompson W.F. 1980. Rapid isolation of high molecular weight DNA. – Nucleic Acids Res. 8: 4321–4325. <https://doi.org/10.1093%2Fnar%2F8.19.4321>
- Noorbakhsh H., Khorasgani M.R. 2022. Date (*Phoenix dactylifera* L.) polysaccharides: a review on chemical structure and nutritional properties. – J. Food Meas. Charact. 16 (4): 3240–3250. <https://doi.org/10.1007/s11694-022-01425-y>
- Ohlrogge J.B., Browse J., Somerville C.R. 1991. The genetics of plant lipids. – Biochim. Biophys. Acta (BBA)-Lipids and Lipid Metabolism. 1082 (1): 1–26. [https://doi.org/10.1016/0005-2760\(91\)90294-R](https://doi.org/10.1016/0005-2760(91)90294-R)
- Parducci L., Bennett K.D., Ficetola G.F., Alsos I.G., Suyama Y., Wood J.R., Pedersen M.W. 2017. Ancient plant DNA in lake sediments. – New Phytol. 214 (3): 924–942. <https://doi.org/10.1111/nph.14470>
- Peterson D., Boehm K., Stack S. 1997. Isolation of milligram quantities of nuclear DNA from tomato (*Lycopersicon esculentum*), a plant containing high levels of polyphenolic compounds. – Plant Mol. Biol. Rep. 15 (2): 148–153. <https://doi.org/10.1007/BF02812265>
- Peterson J., Dwyer J. 1998. Flavonoids: dietary occurrence and biochemical activity. Nutrition Res. 18(12): 1995–2018. [https://doi.org/10.1016/S0271-5317\(98\)00169-9](https://doi.org/10.1016/S0271-5317(98)00169-9)
- Popovici J., Bertrand C., Bagnarol E., Fernandez M.P., Comte G. 2008. Chemical composition of essential oil and headspace-solid microextracts from fruits of *Myrica gale* L. and antifungal activity. – Nat. Product Res. 22 (12): 1024–1032. <https://doi.org/10.1080/14786410802055568>
- Popovici J., Comte G., Bagnarol E., Alloisio N., Fournier P., Bellvert F., Bertrand C., Fernandez M.P. 2010. Differential effects of rare specific flavonoids on compatible and incompatible strains in the *Myrica gale*-*Frankia* actinorhizal symbiosis. – Appl. Environ. Microb. 76: 2451–2460. <https://doi.org/10.1128/aem.02667-09>
- Popovici J., Bertrand C., Jacquemoud D., Bellvert F., Fernandez M.P., Comte G., Piola F. 2011. An allelochemical from *Myrica gale* with strong phytotoxic activity against highly invasive *Fallopia x bohémica* taxa. – Molecules. 16 (3): 2323–2333. <https://doi.org/10.3390/molecules16032323>
- Procurier J.D., Xu J., Kasha K.J. 1990. A rapid and reliable DNA extraction method for higher plants. – Barley Gene. Newslet. 20: 74–75.
- Pyle M.M., Adams R.P. 1989. In situ preservation of DNA in plant specimens. – Taxon. 38 (4): 576–581. <https://doi.org/10.2307/1222632>
- Ribeiro R.A., Lovato M.B. 2007. Comparative analysis of different DNA extraction protocols in fresh and herbarium specimens of the genus *Dalbergia*. – Genet. Mol. Res. 6: 173–187.
- Rittich B., Španová A. 2013. SPE and purification of DNA using magnetic particles. – J. Sep. Sci. 36 (15): 2472–2485. <https://doi.org/10.1002/jssc.201300331>
- Rodionov A.V., Gnutikov A.A., Kotsinyan A.R., Kotseruba V.V., Nosov N.N., Punina E.O., Rayko M.P., Tyupa N.B., Kim E.S. 2017. ITS1–5.8 S rDNA–ITS2 sequence in 35S rRNA genes as marker for reconstruction of phylogeny of grasses (Poaceae family). – Biology Bulletin Rev. 7: 85–102. <https://doi.org/10.1134/S2079086417020062>
- Rogers S., Bendich A. 1985. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues. – Plant Mol. Biol. 5 (2): 69–76. <https://doi.org/10.1007/BF00020088>
- Rogers S., Bendich A. 1989. Extraction of DNA from plant tissues. – In: Plant Molecular Biology Manual. Springer. P. 73–83. https://doi.org/10.1007/978-94-009-0951-9_6
- Rogers S.O., Bendich A.J. 1994. Extraction of total cellular DNA from plants, algae and fungi. – In: Plant Molecular Biology Manual. P. 183–190. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0511-8_12
- Rosa G.P., Silva B.J., Seca A.M., Moujir L.M., Barreto M.C. 2020. Phytochemicals with added value from *Morella* and *Myrica* species. – Molecules. 25 (24): 6052. <https://doi.org/10.3390%2Fmolecules25246052>
- Ryabushkina N.A., Omasheva M.E., Galiakparov N.N. 2012. Spetsifika vydeleniya DNK is rastitel'nykh ob'ektov [Specificity of DNA extraction from plants]. – Biotekhnologiya. Teoria I Praktika. 2: 9–26. (In Russ.)
- Saiyed Z.M., Ramchand C.N., Telang S.D. 2008. Isolation of genomic DNA using magnetic nanoparticles as a solid-phase support. – J. Physics: Condensed Matter. 20 (20): 204153. <https://doi.org/10.1088/0953-8984/20/20/204153>
- Sangwan R.S., Yadav U., Sangwan N.S. 2000. Isolation of genomic DNA from defatted oil seed residue of opium poppy (*Papaver somniferum*). – Plant Mol. Biol. Rep. 18: 265–270. <https://doi.org/10.1007/BF02823997>
- Savolainen V., Cuenoud Ph., Spichiger R., Martinez M.D.P., Crevecoeur M., Manen J.-F. 1995. The use of herbarium specimens in DNA phylogenetics: evaluation and improvement – Plant Syst. Evol. 197: 87–98. <https://doi.org/10.1007/BF00984634>
- Schmidt G. 1950. Nucleic acids, purines, and pyrimidines. – Annu. Rev. Biochem. 19 (1): 149–186.
- Sharma K., Lavanya M., Anjaiah V. 2000. A method for isolation and purification of peanut genomic DNA suitable for analytical applications. – Plant Mol. Biol. Rep.

- 18 (4): 393–393.
<https://doi.org/10.1007/BF02825068>
- Sika K.C., Kefela T., Adoukonou-Sagbadja H., Ahoton L., Saidou A., Baba-Moussa L., Baptiste L.J., Kotconi S.O., Gachomo E.W. 2015. A simple and efficient genomic DNA extraction protocol for large scale genetic analyses of plant biological systems. — *Plant Gene*. 1: 43–45.
<https://doi.org/10.1016/j.plgene.2015.03.001>
- Silva B.J., Seca A.M., Barreto M.D.C., Pinto D.C. 2015. Recent breakthroughs in the antioxidant and anti-inflammatory effects of *Morella* and *Myrica* species. — *Int. J. Mol. Sci.* 16 (8): 17160–17180.
<https://doi.org/10.3390%2Fijms160817160>
- Soltis P., Doyle J.J. 2012. *Molecular systematics of plants II: DNA sequencing*. Springer Science & Business Media.
- Sylvestre M., Legault J., Dufour D., Pichette A. 2005. Chemical composition and anticancer activity of leaf essential oil of *Myrica gale* L. — *Phytomedicine*. 12: 299–304.
<https://doi.org/10.1016/j.phymed.2003.12.004>
- Singha D.L., Tuteja N., Boro D., Hazarika G.N., Singh S. 2017. Heterologous expression of PDH47 confers drought tolerance in indica rice. — *Plant Cell Tissue Organ Culture (PCTOC)*. 130: 577–589.
<https://doi.org/10.1007/s11240-017-1248-x>
- Svoboda K.P., Inglis A., Hampson J., Galambosi B., Asakawa Y. 1998. Biomass production, essential oil yield and composition of *Myrica gale* L. harvested from wild populations in Scotland and Finland. — *Flavour Frag. J.* 13: 367–372.
[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1026\(199811/12\)13:6%3C367::AID-FFJ724%3E3.0.CO;2-M](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1026(199811/12)13:6%3C367::AID-FFJ724%3E3.0.CO;2-M)
- Takahashi S., Nagano Y. 1984. Rapid procedure for isolation of plasmid DNA and application to epidemiological analysis. — *J. Clin. Microbiol.* 20 (4): 608–613.
<https://doi.org/10.1128/jcm.20.4.608-613.1984>
- Tapia-Tussell R., Quijano-Ramayo A., Rojas-Herrera R., Larque-Saavedra A., Perez-Brito D. 2005. A fast, simple, and reliable high-yielding method for DNA extraction from different plant species. — *Mol. Biotechnol.* 31 (2): 137–140.
<https://doi.org/10.1385/mb:31:2:137>
- Tel-zur N., Abbo S., Myslabodski D., Mizrahi Y. 1999. Modified CTAB Procedure for DNA isolation from epiphytic cacti of the genera *Hylocereus* and *Selenicereus* (Cactaceae). — *Plant Mol. Biol. Rep.* 17 (3): 249–254.
<https://doi.org/10.1023/A:1007656315275>
- Teplova V.V., Isakova E.P., Klein O.I., Dergachova D.I., Gessler N.N., Deryabina Y.I. 2018. Natural polyphenols: Biological activity, pharmacological potential, means of metabolic engineering. — *Applied Biochemistry and Microbiology*. 54: 221–237.
<https://doi.org/10.1134/S0003683818030146>
- Vasanth Rupasinghe H.V. 2015. Application of NMR spectroscopy in plant polyphenols associated with human health. — In: *Applications of NMR Spectroscopy*. Bentham Science Publishers. P. 3–92.
<https://doi.org/10.1016/B978-1-60805-999-7.50001-X>
- Volkova E.A., Smagin V.A., Khramtsov V.N. 2021. Soobshchestva s *Myrica gale* L. na bolotakh poberezh'ya Finskogo zaliva (Sankt-Peterburg i Leningradskaya oblast) [Societies with *Myrica gale* L. in bogs on the edge of Finn Gulf (Saint-Petersburg and Leningrad District)]. — *Rastitel'nost Rossii*. 41: 58–74. (In Russ.)
- Vos P., Hogers R., Bleeker M., Reijmans M., Lee T.V.D., Hornes M., Frijters A., Pot J., Peleman J., Kuiper M., Zabeau M. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Res.* 23 (21): 4407–4414.
<https://doi.org/10.1093%2Fnar%2F23.21.4407>
- Wang Z., Megha S., Kebede B., Kav N.N.V., Rahman H. 2022. Genetic and molecular analysis reveals that two major loci and their interaction confer clubroot resistance in canola introgressed from rutabaga. — *Plant Genome*. 15 (3): e20241.
<https://doi.org/10.1002/tpg2.20241>
- Wei W., Zhang Y., Wang L., Li D., Gao Y., Zhang X. 2016. Genetic diversity, population structure, and association mapping of 10 agronomic traits in sesame. — *Crop Science*. 56 (1): 331–343.
<https://doi.org/10.2135/cropsci2015.03.0153>
- Wink M. 2006. *An Introduction to Molecular Biotechnology: Molecular Fundamentals, Methods and Application in Modern Biotechnology*. Wiley-VCH, Weinheim, Germany. 544 p.
- Ziegenhagen B., Guillemaut P., Scholz F. 1993. A procedure for mini-preparation of genomic DNA from needles of silver fir (*Abies alba*). — *Plant Mol. Biol. Rep.* 11: 117–121.
<https://doi.org/10.1007/BF02670469>