

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 106

№ 10

MOSCOW
2021

Founders:

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

BOTANICHESKII ZHURNAL

Periodicity 12 issues a year

Founded in December 1916

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

Editor-in-Chief

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

EDITORIAL BOARD

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

2021

СОДЕРЖАНИЕ

Том 106, номер 10, 2021

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

Положение водорослей в системе органического мира

М. А. Гололобова, Г. А. Белякова

939

СООБЩЕНИЯ

Водоросли и цианопрокарियोты грунтов оазиса Холмы Ларсеманн
(Антарктида, станция Прогресс)

О. Я. Чаплыгина, С. В. Смирнова, Н. Б. Балашова

959

Флора мхов Ниловой Пустыни (Восточный Саян, Республика Бурятия)

О. М. Афонина

971

Опыт применения метода главных компонент для ординации луговой
растительности поймы реки Вятки

К. В. Шукина

986

Характеристика плодов и семян натурализовавшихся
в Крыму представителей рода *Oryntia* (Sactaceae)

Н. А. Багрикова, Л. Э. Рыфф, Е. С. Чичканова, Я. А. Перминова

1002

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Флористические находки в Амурской области

А. П. Сухоруков, Г. Ф. Дарман, Е. В. Лесик (Аустова)

1016

Находка *Brasenia schreberi* (Cabombaceae) в окрестностях
Сихотэ-Алинского заповедника

М. Ю. Григорьян, С. Н. Бондарчук

1021

Новые виды рода *Potentilla* (Rosaceae) для флоры острова Сахалин

Н. Д. Сабирова, Р. Н. Сабиров

1024

Находки чужеродных видов семейства asteraceae в эмирате Фуджейра
(Объединенные Арабские Эмираты)

В. В. Бялт, М. В. Коршунов

1027

Impatiens monticola (Balsaminaceae), a newly recorded species for the flora of Vietnam

Cuong Huu Nguyen, L. V. Averyanov, A. A. Egorov, and Ly Van Nguyen

1036

Contents

Vol. 106, No. 10, 2021

Reviews

- The position of algae on the Tree of Life
M. A. Golobova, G. A. Belyakova 939
-

Communications

- Algae and cyanoprokaryotes from the soils of the Larsemann Hills Oasis
(Progress Station, Antarctica)
O. Ya. Chaplygina, S. V. Smirnova, N. B. Balashova 959
- The moss flora of Nilova Pustyn' (Eastern Sayan, Republic of Buryatia)
O. M. Afonina 971
- Experience of applying the principal component analysis (PCA)
for the ordination of meadow vegetation of the Vyatka River floodplain
K. V. Shchukina 986
- Features of fruits and seeds of *Opuntia* (Cactaceae)
species naturalized in Crimea
N. A. Bagrikova, L. E. Ryff, E. S. Chichkanova, Ya. A. Perminova 1002
-

Floristic Records

- New plant records in Amur Region
A. P. Sukhorukov, G. F. Darman, E. V. Lesik (Aistova) 1016
- Finding of *Brasenia schreberi* (Cabombaceae) near the Sikhote-Alin Nature Reserve
M. Yu. Grigoryan, S. N. Bondarchuk 1021
- Species of the genus *Potentilla* (Rosaceae) new to the flora of Sakhalin Island
N. D. Sabirova, R. N. Sabirov 1024
- Records of alien species of Asteraceae in Emirate Fujairah (United Arab Emirates)
V. V. Byalt, M. V. Korshunov 1027
- Impatiens monticola* (Balsaminaceae), a newly recorded species for the flora of Vietnam
Cuong Huu Nguyen, L. V. Averyanov,
A. A. Egorov, Ly Van Nguyen 1036
-

ПОЛОЖЕНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ В СИСТЕМЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

© 2021 г. М. А. Гололобова^{1,*}, Г. А. Белякова¹

¹ Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова
Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Москва, 119234, Россия

*e-mail: gololobovama@mail.ru

Поступила в редакцию 27.01.2021 г.

После доработки 20.07.2021 г.

Принята к публикации 27.07.2021 г.

В работе рассмотрены проблемы, связанные с эволюцией хлоропластов водорослей. Обсуждается положение водорослей в системах органического мира. На сегодняшний день, среди многочисленных монофилетических супергрупп эукариот, к пяти из них относятся водоросли: Archaeplastida (Glaucocystophyta, Rhodophyta, Prasinodermophyta, Chlorophyta, Charophyta), TSAR (Ochrophyta, Dinophyta, Chlorarachniophyta, а также фотосинтезирующие представители родов *Chromera*, *Vetrella* и *Paulinella*), Haptista (Prymnesiophyta, Rappemonads), Cryptista (Cryptophyta) и Discoba (Euglenophyta). Приводятся краткие характеристики отделов водорослей и супергрупп, к которым они относятся.

Ключевые слова: водоросли, эволюция, хлоропласт, системы органического мира

DOI: 10.31857/S0006813621100069

Водоросли – группа преимущественно фотоавтотрофных организмов, большинство из которых обитает в водной среде, имеет одноклеточные гаметангии, и вегетативное тело которых представлено талломом (слоевищем). К водорослям относят как прокариотные (цианобактерии), так и эукариотные организмы, представляющие собой сборную полифилетическую группу. Таким образом, понятие “водоросли” является эколого-биологическим по своей сути, объединяя разные по происхождению организмы.

Представления об эволюции и родственных связях между разными группами организмов, включая водоросли, за последние почти 30 лет кардинально изменились. В значительной степени это связано с развитием молекулярной филогенетики и использованием и совершенствованием так называемых омиксных технологий (геномики, протеомики, транскриптомики). Стоит отметить, что с началом применения молекулярных методов неоднократно происходил, а для некоторых групп организмов все еще происходит, пересмотр их объема и положения в системе, что зачастую затрудняет придать определенный ранг той или иной группе. Одним из важнейших вопросов эволюции эукариот является эволюция хлоропластов. Большинство линий фотосинтезирующих эукариот имеют хлоропласты, которые были получены путем эндосимбиоза с эукариотическими водорослями, однако последователь-

ность и направление эволюции этих отдельных эндосимбиотических событий остаются не выясненными до конца (Archibald et al., 2017).

Таким образом, цель данной работы – представить обзор, отражающий современные представления об эволюции хлоропластов у разных групп водорослей, а также суммирующий современные сведения о макротаксонах, к которым относятся водоросли, и привести исторический обзор существующих систем органического мира.

В связи с этим данный обзор включает три основные части. Первая посвящена эндосимбиотической теории происхождения хлоропластов и их эволюции, так как именно эволюция пластид, по современным представлениям, отражает эволюцию и родственные связи водорослей, являясь, таким образом, основой для их систематики. Положение водорослей в системе органического мира и объем макротаксонов (в частности, супергрупп) неоднократно менялись, и место ряда фотоавтотрофных эукариот на филогенетическом древе продолжает оставаться дискуссионным. Следовательно, вторая часть статьи посвящена рассмотрению разных систем органического мира в историческом аспекте и обсуждению положения в них водорослей. В заключительной, третьей части, приводятся основные характеристики макрогрупп и отделов водорослей, как они трактуются в настоящее время.

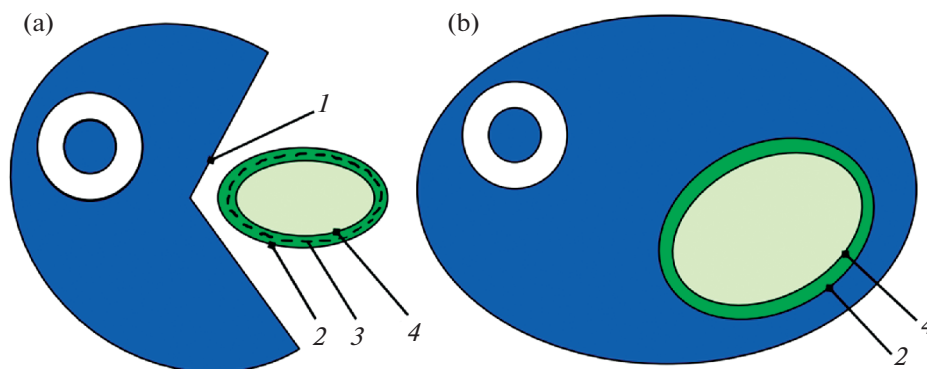


Рис. 1. Первичный эндосимбиоз (в основу оригинального рисунка положена схема Archibald, Keeling, 2002: Fig. 1a, b). а – первичный эндосимбиоз между гетеротрофным эукариотным хозяином и цианобактерией, б – образование первичного хлоропласта (первичная фагосомальная мембрана хозяина утрачена).

1 – будущая фагосомальная мембрана первичного хозяина, 2 – наружная мембрана цианобактерии, 3 – пептидогликан, 4 – внутренняя мембрана цианобактерии.

Fig. 1. Primary endosymbiosis (original figure based on Archibald, Keeling, 2002: Fig. 1a, b).

a – primary endosymbiosis between heterotrophic eukaryote and cyanobacterium, b – primary plastid formation (primary host phagosomal membrane is lost).

1 – subsequent primary host phagosomal membrane, 2 – cyanobacterial outer membrane, 3 – peptidoglycan, 4 – cyanobacterial inner membrane.

ЭНДОСИМБИОТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ХЛОРОПЛАСТОВ И ЭВОЛЮЦИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ

В докембрийскую эпоху протоатмосфера Земли принципиально отличалась по составу от современной атмосферы, в частности, практически полным отсутствием кислорода (O_2). По данным разных исследований, в конце Архея – начале Протерозоя (примерно 2.4 млрд лет назад) произошло глобальное изменение состава атмосферы (так называемая “кислородная революция”, *Great Oxidation Event (GOE)*), связанное с появлением в ней свободного кислорода, а также смена условий с восстановительных на окислительные (Lyons et al., 2014; Allen et al., 2019).

Единственными прокариотными организмами, которые обладают оксигенным фотосинтезом, являются цианобактерии (синезеленые водоросли). Как геологические, так и генетические исследования предполагают, что предки цианобактерий приобрели способность к оксигенному фотосинтезу примерно за 0.5 млрд лет до “кислородной революции” (Junge, 2019), т.е. около 3 млрд лет назад. Появление наземных растений около 0.5 млрд лет назад вызвало новое повышение содержания кислорода в атмосфере. Биомасса и кислород, образовавшиеся на Земле в результате фотосинтеза, способствовали дальнейшей эволюции живых организмов. Таким образом, история развития жизни на Земле тесно связана с историей накопления кислорода.

Одной из наиболее важных ступеней в эволюции живых организмов было приобретение эука-

риотными клетками хлоропласта¹, что привело к возникновению разных групп фотоавтотрофов (водорослей и эмбриофитов).

Идею о том, что хлоропласты имеют симбиотическое происхождение, впервые предложил А. Schimper (1883). Опираясь на работу Schimper (1883), К.С. Мережковский (Merezhkowsky, 1905), а вслед за ним А.С. Фаминцын (Famintsyn, 1907)² пришли к выводу, что хлоропласты произошли в результате эндосимбиоза. Однако именно Мережковский (Merezhkowsky, 1909)³ предложил само название “симбиогенез”, детально сформулировав теорию и создав на ее основе новую классификацию органического мира.

Общепринятой в настоящее время является гипотеза, что первичный хлоропласт (т.е. хлоропласт, оболочка которого состоит из двух мембран) возник в результате первичного эндосимбиоза, т.е. путем “захвата” эукариотной гетеротрофной клеткой-хозяином фотосинтезирующей цианобактерии (рис. 1).

По данным разных исследований, это событие произошло более 1.5 млрд лет назад (Yoon et al., 2004; Sánchez-Baracaldo et al., 2017).

¹ Под хлоропластом мы понимаем пластиду (не только зеленую), в которой происходит фотосинтез.

² Фаминцын А.С. 1907. О роли симбиоза в эволюции организмов. – Записки Имп. Акад. наук. Физ.-мат. отд. Серия 8. 20 (3): 1–14.

³ Мережковский К.С. 1909. Теория двух плазм, как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов. Казань. 102 с.

Предполагается, что изначально цианобактериальный эндосимбионт был покрыт мембраной фагосомы (так называемой первичной фагосомальной мембраной хозяина) (рис. 1а), а затем эта мембрана редуцировалась в процессе эволюции. Таким образом, первичный хлоропласт имеет 2 мембраны, которые представляют собой по происхождению мембраны оболочки цианобактерии (рис. 1б) (Cavalier-Smith, 2000; Archibald, Keeling, 2002 и др.).

Несмотря на то, что эндосимбиотическое происхождение пластид от общего цианобактериального предка не вызывало сомнений, природа этого предкового организма оставалась долгое время спорной. Чтобы решить эту проблему, R.I. Ponce- Toledo et al. (2017) провели филогеномный анализ данных, включая кодируемые хлоропластами белки и кодируемые ядром белки хлоропластного происхождения, полученные в результате эндосимбиотических переносов генов (*Endosymbiotic Gene Transfer (EGT)*) первичных фотосинтетических эукариот, а также широкого спектра геномных данных цианобактерий. В результате исследования авторами было показано, что самым близким родственником первичных пластид является *Gloeomargarita lithophora* Moreira et al. — широко распространенный в пресноводных микробиалитах и микробных матах вид цианобактерий (Couradeau et al., 2012; Ragon et al., 2014).

Хлоропласт, полученный в результате первичного эндосимбиоза, имеют представители пяти отделов водорослей: Glaucocystophyta, Rhodophyta, Prasinodermophyta⁴, Chlorophyta и Charophyta (табл. 1), а также фотосинтетические представители рода *Paulinella* (Cerczoza), входящие в группу Rhizaria (Lhee et al., 2019). Помимо вышеперечисленных групп водорослей, эмбриофиты также имеют двумембранные хлоропласты. Все эти представители (исключая *Paulinella*) на сегодняшний день признаны монофилетической кладой и в настоящее время объединены в группу Archaeplastida, или Plantae (см. ниже).

Одним из наглядных свидетельств происхождения хлоропласта от цианобактерий могут служить хлоропласты глаукоцистофитовых водорослей, у которых в пластиде находится карбоксиосома, а между внешней и внутренней мембраной присутствует пептидогликан муреин, характерный для эубактерий (Pfanzagl et al., 1996; Löffelhardt et al., 1997).

Необходимо отметить, что помимо организмов, относящихся к Archaeplastida, есть другие представители, у которых в клетках присутствуют хлоропласты, полученные в результате первичного эндосимбиоза, но это приобретение произошло независимо в процессе эволюции. К таким

организмам относятся одноклеточные фотосинтезирующие раковинные амебы из рода *Paulinella* (табл. 1). Как предполагают, хлоропласты *Paulinella* имеют сравнительно недавнее происхождение: примерно 90–140 млн лет (Delaye et al., 2016). В клетках *Paulinella* содержится по 2 хлоропласта (имеющих удлинённо-изогнутую форму), близких к кладе цианобактерий рода *Synechococcus* (Marin et al., 2005; Yoon et al., 2006). В настоящее время известно три фотосинтетических вида *Paulinella*, два из них являются пресноводными (*P. chromatophora* Lauterborn и *P. micropora* Lhee, Yang, Kim, Andersen et Yoon) и один (*P. longichromatophora* Kim et Park) — морским (Lhee et al., 2019).

Кроме организмов, относящихся к супергруппе Archaeplastida и трех видов *Paulinella*, остальные фотосинтетики получили свои пластиды в результате последующих симбиозов. Вторично-пластидные водоросли приобрели хлоропласты путем “захвата” эукариотных фотосинтезирующих клеток зеленой или красной водоросли (табл. 1, рис. 2).

Путем вторичного эндосимбиоза с предковой зеленой водорослью возникли хлоропласты у представителей отделов Chlorarachniophyta и Euglenophyta, у остальных отделов — Cryptophyta, Haptophyta⁵, Ochrophyta и Dinophyta — с красной водорослью (Keeling, 2010; Zimorski et al., 2014) (табл. 1). Оболочки “вторичных” хлоропластов имеют более двух мембран, так как помимо собственно двух мембран хлоропласта эндосимбионта, присутствуют дополнительные. В “классическом” варианте такие хлоропласты имеют 4 мембраны: две внутренние цианобактериального происхождения (гомологичны мембранам первичных пластид) и две наружные, одна из которых — мембрана, оставшаяся от клетки эндосимбионта, другая (расположенная снаружи от предыдущей) — фагосомальная мембрана хозяина (рис. 2б).

В настоящее время показано, что у отделов Chlorarachniophyta и Euglenophyta хлоропласты появились в результате вторичного эндосимбиоза независимо, тогда как ранее считалось, что они были получены от общего предка (так называемая Кабозоа гипотеза (*Cabozoa hypothesis*), подробнее см. Cavalier-Smith, 1999). Причем, хлоропласты Chlorarachniophyta были приобретены от предковой зеленой водоросли, близкой представителям Ulvophyceae (Rogers et al., 2007; Suzuki et al., 2016), а в качестве хозяина эндосимбионта предполагают представителя группы Cerczoza (Cavalier-Smith, 1999). Euglenophyta приобрели хлоропласты от

⁴ Отдел, описанный в 2020 г. (Li et al., 2020); ранее представителей отдела рассматривали среди Chlorophyta.

⁵ Типовым родом отдела является род *Prymnesium* Massart, в связи с чем, корректное название отдела Prymnesiophyta; однако в публикациях чаще используется название Haptophyta.

Таблица 1. Основные группы водорослей и характеристика их пластид (по Burki, 2017 с дополнениями)
Table 1. Main groups of algae and characteristics of their plastids (after Burki, 2017, with additions)

Группа водорослей Group of algae	Супергруппа Supergroup	Число мембран пластиды Number of plastid membranes	ХФ Chl	НМ NM	Предок пластиды Plastid origin
Glaucocystophyta (=Glaucophyta)	Archaeplastida	2 (с ПГ) (with PG)	<i>a</i>	нет/но	цианобактерия cyanobacteria
Rhodophyta	Archaeplastida	2	<i>a</i>	нет/но	цианобактерия cyanobacteria
Prasinodermophyta (=Prasinodermatophyta)	Archaeplastida	2	<i>a, b</i>	нет/но	цианобактерия cyanobacteria
Chlorophyta	Archaeplastida	2	<i>a, b</i>	нет/но	цианобактерия cyanobacteria
Charophyta	Archaeplastida	2	<i>a, b</i>	нет/но	цианобактерия cyanobacteria
Ochrophyta	SAR, Stramenopila	4 (есть связь с ЭПР)* (continuous with ER)*	<i>a, c</i>	нет/но	красная водоросль red algae
Dinophyta	SAR, Alveolata	3**	<i>a, c</i>	нет/но	красная водоросль** red algae**
<i>Vitrella, Chromera</i>	SAR, Alveolata	4	<i>a</i>	нет/но	красная водоросль red algae
Chlorarachniophyta	SAR, Rhizaria	4	<i>a, b</i>	есть/yes	зеленая водоросль green algae
<i>Paulinella</i>	SAR, Rhizaria	2 (с ПГ) (with PG)	<i>a</i>	нет/но	цианобактерия cyanobacteria
Prymnesiophyta (= Haptophyta)	Haptista	4 (есть связь с ЭПР)* (continuous with ER)*	<i>a, c</i>	нет/но	красная водоросль red algae
Rapheomonads	Haptista	?	<i>a</i>	?	красная водоросль red algae
Cryptophyta	Cryptista	4 (есть связь с ЭПР)* (continuous with ER)*	<i>a, c</i>	есть/yes	красная водоросль red algae
Eulenophyta	Excavata (?), Discoba	3	<i>a, b</i>	нет/но	зеленая водоросль green algae

Примечание. ХФ – хлорофилл, НМ – нуклеоморф, ПГ – пептидогликан; * – внешняя мембрана хлоропласта связана с эндоплазматическим ретикуломом (ЭПР), ** – у видов, имеющих перидинин-содержащие хлоропласты. Более подробные объяснения см. в тексте.

Note. Chl – chlorophyll, NM – nucleomorph, PG – peptidoglycan; * – the outermost membrane of chloroplast is continuous with endoplasmic reticulum (ER), ** – in the species with peridinin-containing chloroplasts. See the text for more detailed explanations.

предковой зеленой водоросли, близкой роду *Pyramimonas* (Prasinophyceae) (Hrdá et al., 2012), а в качестве хозяина предполагают представителя группы Euglenozoa (Cavalier-Smith, 1999). Однако однозначно вопрос о том, какой организм выступал в качестве хозяина для одной и другой группы, остается до сих пор нерешенным (Zimorski et al., 2014). При этом, хлоропласты Chlorarachniophyta четырехмембранные, а между двумя внешними и двумя внутренними мембранами сохраняется редуцированное ядро эндосимбионта – нуклеоморф (нуклеоморфа) (табл. 1). Эвгленовые водоросли имеют хлоропласт, покрытый тремя мембранами (табл. 1). Как предполагают, это связано с тем, что одна из мембран (фагосомальная

мембрана хозяина или мембрана клетки эндосимбионта) редуцировалась в процессе эндосимбиоза (Vanclová et al., 2017). Согласно J.M. Archibald, P.J. Keeling (2002) у эвгленовых редуцировалась мембрана клетки эндосимбионта, которая, по-видимому, могла перевариться в процессе фаготрофного поглощения.

Представители отделов Cryptophyta, Haptophyta, Ochrophyta и Dinophyta имеют пластиды, ограниченные тремя (у Dinophyta) или четырьмя мембранами, и являются результатом эндосимбиоза между двумя эукариотами: подразумевается, что какая-то гетеротрофная эукариотная клетка-хозяин приобрела хлоропласты путем “захва-

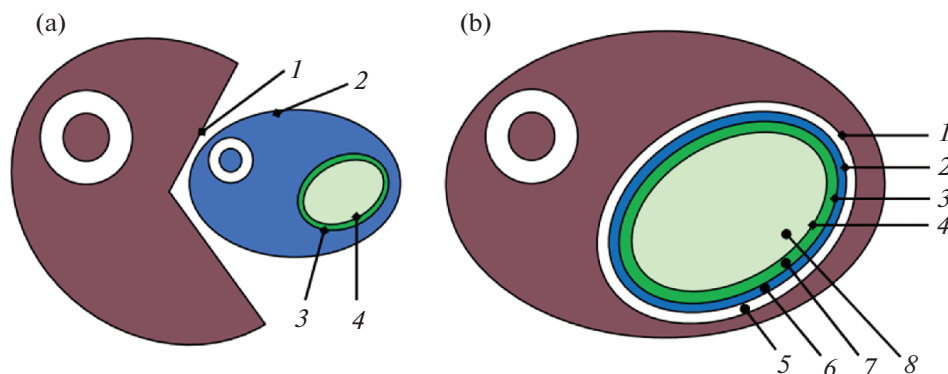


Рис. 2. Вторичный эндосимбиоз (в основу оригинального рисунка положена схема Archibald, Keeling, 2002: Fig. 1c, d). а – вторичный эндосимбиоз между гетеротрофным эукариотным хозяином и водорослью, содержащей первичный хлоропласт, б – образование вторичного хлоропласта.

1 – фагосомальная мембрана вторичного хозяина, 2 – плазматическая мембрана первичного хозяина (отсутствует у динофит и эвгленофит), 3 – наружная мембрана цианобактерии, 4 – внутренняя мембрана цианобактерии, 5 – эндомембранный люмен вторичного хозяина, 6 – цитоплазма первичного хозяина (у криптофит и хлорархнофит содержит нуклеоморф), 7 – межмембранное пространство цианобактерии, 8 – цитоплазма цианобактерии.

Fig. 2. Secondary endosymbiosis (original figure based on Archibald, Keeling, 2002: Fig. 1c, d).

a – secondary endosymbiosis between heterotrophic eukaryote and primary alga, b – secondary plastid formation.

1 – secondary host phagosomal membrane, 2 – primary host plasma membrane (lost in dinophytes and euglenophytes), 3 – cyanobacterial outer membrane, 4 – cyanobacterial inner membrane, 5 – secondary host endomembrane lumen, 6 – primary host cytosol (contains nucleomorph in cryptophytes and chlorarachniophytes), 7 – cyanobacterial intermembrane space, 8 – cyanobacterial cytosol.

та” фотосинтезирующей красной водоросли (Bhattacharya et al., 2007). Однако понять эволюцию этих групп пока до конца не удастся, так как существует расхождение в данных, полученных, с одной стороны, при филогенетических построениях, основанных на геноме хлоропластов, с другой – на ядерном геноме хозяев (Burki et al., 2016). На сегодняшний день, по-видимому, убедительно говорить о вторичном хлоропласте, полученном от красных водорослей, можно только в отношении группы криптоноад (см. ниже).

Построения, основанные на филогении хлоропластов, согласуются с представлением о том, что все пластиды, полученные от предковой красной водоросли, являются продуктом одного вторичного эндосимбиоза (Janoušková et al., 2010; Qiu et al., 2012; Ševčíková et al., 2015). Эта идея впервые была сформулирована в виде так называемой Хромальвеолятной гипотезы (*Chromalveolate hypothesis*), которая утверждает, что у охрофит, гаптофит, криптофит и альвеолят (объединяемых ранее в группу *Chromalveolata*⁶), был общий предок, единственный раз в процессе эволюции “захвативший” красную водоросль (Cavalier-Smith, 1999) (рис. 3).

С другой стороны, построения, основанные на выяснении филогенетических связей хозяев, по-

казывают, что данная группа не является монофилетической (Burki et al., 2016). В связи с этим, возникает проблема: каким образом соотнести данные, основанные, с одной стороны, на филогении хлоропластов, показывающей монофилию “краснопластидных”⁷ групп, а с другой – основанные на филогении хозяев, не показывающей монофилию.

В своей работе F. Burki et al. (2016) пытались разобраться с этим вопросом. В частности, по их данным, эволюция пластид, схема которой представлена на рисунке 3, была невозможной. Почему? Во многих работах показано, что криптоноады (клада *Cryptista*) филогенетически близки к первичнопластидным (*Archaeplastida*) (Burki et al., 2012, 2016, 2020; Adl et al., 2019), и это их родство и положение на филогенетическом дереве исключает возможность существования единственного общего предка у всех “хромальвеолят”.

Чтобы согласовать данные, Burki et al. (2016) предложили два возможных варианта эволюции “краснопластидных” групп водорослей. Первый вариант связан с независимыми вторичными эндосимбиозами, которые могли происходить в процессе эволюции (рис. 4); второй – с единственным вторичным эндосимбиозом, за которым уже следовала новая серия эндосимбиозов (то есть третичный или четвертичный) (рис. 5).

⁷ Имеются в виду хлоропласты, полученные от предковой красной водоросли.

⁶ Название этой группы позднее было заменено на CASH (*Cryptophyta*, *Alveolata* (включает *Dinophyta*), *Stramenopila* (включает *Ochrophyta*), *Harptophyta*) (подробнее см. Petersen et al., 2014).

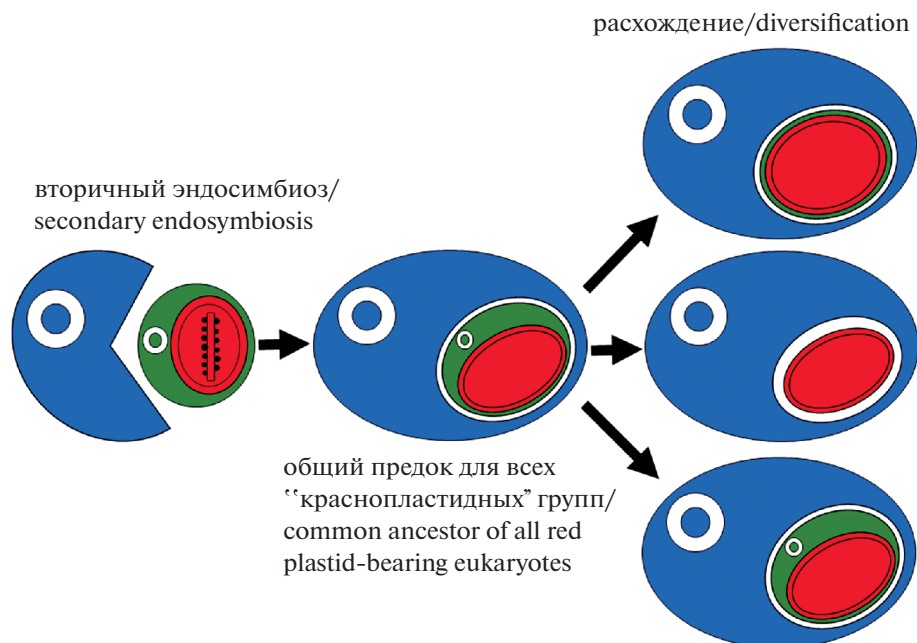


Рис. 3. Единственный вторичный эндосимбиоз у предка всех эукариот, получивших пластиды от красной водоросли (согласно Хромальвеолятной гипотезе) (в основу оригинального рисунка положена схема Burki et al., 2016: Fig. 3a). Объяснение см. в тексте.

Fig. 3. A single secondary endosymbiosis in the ancestor of all red plastid-bearing eukaryotes (according to Chromalveolate hypothesis) (original figure based on Burki et al., 2016: Fig. 3a). See the text for explanations.

Согласно выводам авторов, первый сценарий (рис. 4) эволюционных событий маловероятен, так как многочисленные работы показывают, что у всех представителей группы “хромальвеолят” хлоропласт получен от общего предка (Petersen et al., 2014; Zimorski et al., 2014 и др.). Что касается второго сценария (рис. 5), то именно этот вариант возможной эволюции поддерживается большинством исследователей. Основная идея этого сценария заключается в том, что в процессе эволюции сначала произошел один вторичный эндосимбиоз – “захват” эукариотным гетеротрофным хозяином предковой красной водоросли, за которым происходили уже последующие “захваты” (т.е. последующие эндосимбиозы) (Bodył et al., 2009; Baurain et al., 2010; Petersen et al., 2014; и др.).

Схема, приведенная Burki et al. (2016) (рис. 5), была ранее предложена в работе J. Petersen et al. (2014) и получила название Родоплекс гипотеза (*Rhodoplex hypothesis*). Она заключается в том, что хлоропласты у представителей группы CASH (Cryptophyta, Alveolata, Stramenopila и Haptophyta) произошли в результате одного вторичного эндосимбиоза с красной водорослью, а затем происходили последующие эндосимбиозы. Результаты исследований J.W. Stiller et al. (2014) показали, что “исходной” группой в серии эндосимбиозов (т.е. вторичном симбиозе) можно считать появление криптофитовых водорослей, хлоропласты которых, по-видимому, стали пред-

ками для других групп “краснопластидных” водорослей (в пределах Alveolata, Stramenopila и Haptophyta). Особенностью хлоропластов криптононад, также как и хлорарахниофит, является наличие между двумя внешними и двумя внутренними мембранами редуцированного ядра эндосимбионта – нуклеоморфа, однако, в отличие от хлорарахниофит, происхождение эндосимбионта криптононад (т.е. какая красная водоросль была предком их хлоропласта) до сих пор не ясно (Tanifuji, Onodera, 2017) (табл. 1).

Помимо всего вышесказанного хотелось бы также отметить, что относительно недавно у двух представителей группы Alveolata, наиболее близких к споровикам (Apicomplexa), *Chromera* (Moore et al., 2008) и *Vitrella* (Oborník et al., 2012), были описаны пластиды, имеющие 4 мембраны, но содержащие только хлорофилл *a* (табл. 1, также см. ниже).

К водорослям также можно отнести организмы (по последним данным близкие к Haptophyta), содержащие в клетках 2–4 “красные” пластиды. Эти организмы, описанные только на основании изучения тотальных проб окружающей среды, были названы раппемонады (Rapremonads) (Kim et al., 2011). Однако группа остается крайне скудно охарактеризованной, и в ней до сих пор не описано ни одного рода и вида (Adl et al., 2019).

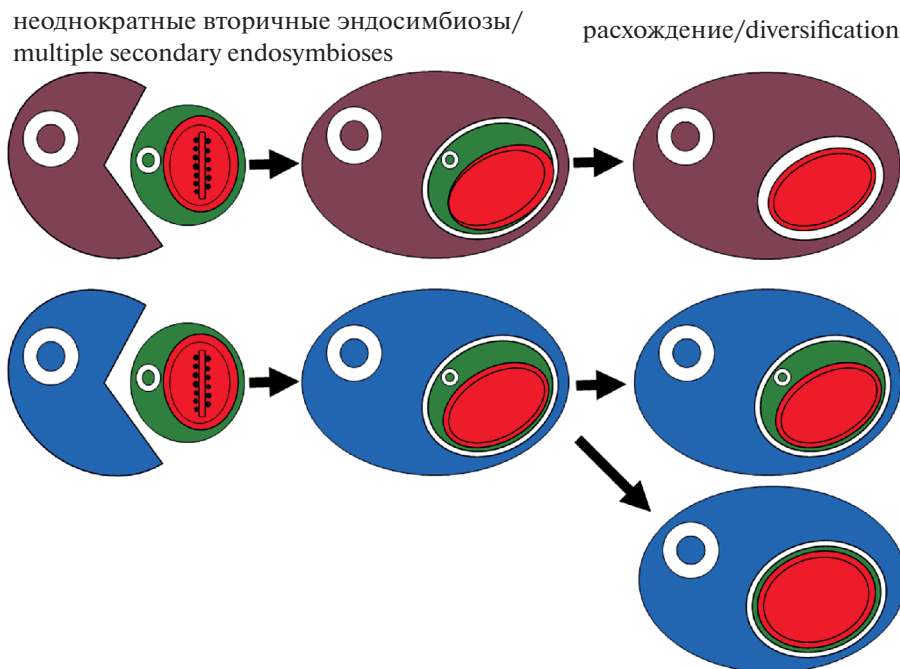


Рис. 4. Неоднократные независимые вторичные эндосимбиозы с различными симбионтами, содержащими пластиды, полученные от красных водорослей (в основу оригинального рисунка положена схема Burki et al., 2016: Fig. 3b). Объяснение см. в тексте.

Fig. 4. Multiple independent secondary endosymbioses with different endosymbionts containing the plastids from red algae (original figure based on Burki et al., 2016: Fig. 3b). See the text for explanations.

Концепция, что хлоропласты имеют цианобактериальное происхождение, принимается как научная парадигма. Однако в настоящее время некоторые исследователи ставят под сомнение тот факт, что все хлоропласты произошли в результате одного симбиотического события. В частности, N. Sato (2019, 2020) исследовал и сравнил различные ферменты хлоропластов (кодируемые хлоропластными и ядерными генами) с цианобактериальными аналогами, делая упор на гены, кодирующие ферменты, участвующие в биосинтезе хлоропластных мембранных липидов и жирных кислот. Как пишет автор, можно предположить разное происхождение этих генов. 1. Если ферменты, участвующие в биосинтезе липидов мембран хлоропластов, кодируются хлоропластным геномом, то можно однозначно сказать, что мембраны хлоропластов унаследованы от мембран эндосимбионтов. 2. Если ферменты кодируются ядерным геномом (т.е. геномом хозяина), тогда есть два возможных варианта. 2а. Если ферменты произошли от эндосимбионта (в результате эндосимбиотического переноса генов, *EGT*), то можно говорить о том, что мембраны хлоропластов унаследованы от мембран эндосимбионтов (также как в случае 1). 2б. Однако если ферменты являются исходно ферментами хозяина, или произошли от организмов, отличных от эндосимбионта, то мы не можем сказать, что мембраны

хлоропластов унаследованы от одного эндосимбионта (Sato, 2020). В своей работе Sato (2020) провел филогенетический анализ большинства основных ферментов, участвующих в биосинтезе липидов в хлоропластах, а также некоторых дополнительных ферментов хлоропластов, участвующих в фотосинтезе, экспрессии генов и делении. Результаты показали различное происхождение ферментов. Автором было выявлено 4 типа ферментов: тип 1 – ферменты хлоропластов, происходящие от цианобактерий; тип 2 – хлоропластные и цианобактериальные ферменты, происходящие от общей сестринской группы; тип 3 – ферменты хлоропластов, полученные от бактериальных гомологов, отличных от цианобактерий; тип 4 – ферменты хлоропластов, происходящие от эукариот (рис. 6).

Анализ полученных результатов позволил предположить, что время получения ферментов и хлоропластов было различным, что указывает на множественные переносы генов. Таким образом, Sato (2019, 2020) ставит под сомнение, что происхождение хлоропластов было связано с одним эндосимбиотическим событием. Альтернативная гипотеза автора предполагает направленное хозяином образование хлоропластов (*Hypothesis of host-directed chloroplast formation*) (Sato, 2020: 17), в результате которого способность к синтезу гликолипидов была приобретена эукариотическим хо-

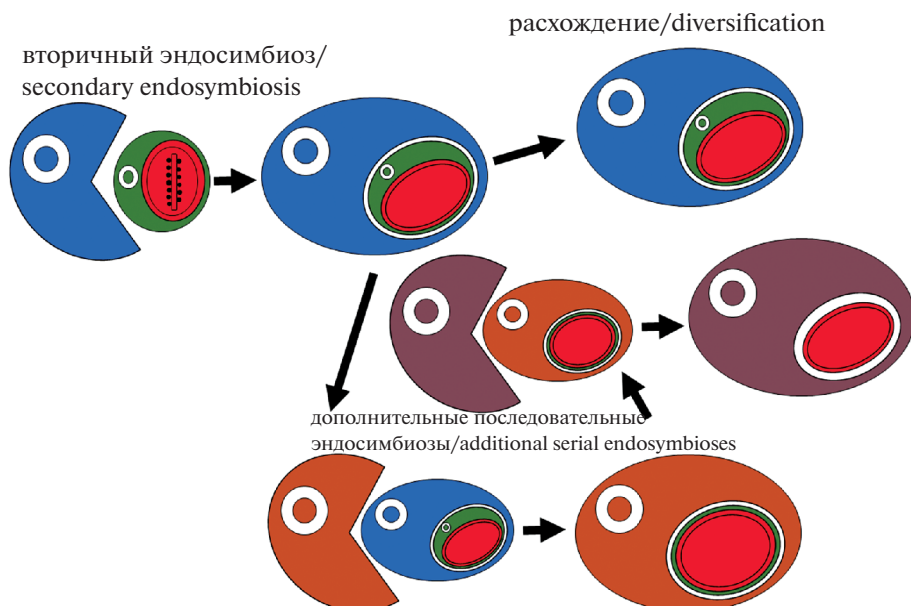


Рис. 5. Единственный вторичный эндосимбиоз, за которым следуют последовательные эндосимбиозы между эукариотами (в основу оригинального рисунка положена схема Burki et al., 2016: Fig. 3c). Объяснение см. в тексте.

Fig. 5. A single secondary endosymbiosis followed by serial eukaryote-to-eukaryote endosymbioses (original figure based on Burki et al., 2016: Fig. 3c). See the text for explanations.

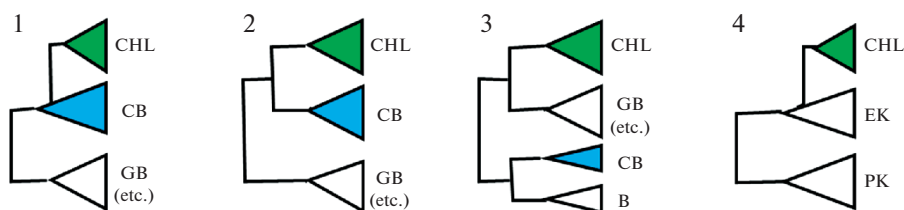


Рис. 6. Четыре топологии филогенетических деревьев для хлоропластных ферментов (в основу оригинального рисунка положена схема Sato, 2020: Fig. 2). Объяснение см. в тексте.

1 – хлоропластные ферменты, происходящие от цианобактерий (тип 1), 2 – хлоропластные и цианобактериальные ферменты являются сестринскими группами (тип 2), 3 – хлоропластные ферменты, происходящие от гомологов бактерий, но не цианобактерий (тип 3), 4 – хлоропластные ферменты, происходящие от эукариот (тип 4).

CHL – хлоропласт, CB – цианобактерии, GB – зеленые бактерии, B – другие бактерии, EK – эукариоты, PK – прокариоты.

Fig. 6. Four topologies of phylogenetic trees of the chloroplast proteins (original figure based on Sato, 2020: Fig. 2). See the text for explanations.

1 – chloroplast enzymes of cyanobacterial clade origin (type 1), 2 – chloroplast and cyanobacterial enzymes are sister groups (type 2), 3 – chloroplast enzymes originated from their homologs in bacteria other than cyanobacteria (type 3), 4 – chloroplast enzymes diverged from eukaryotic homologs (type 4).

CHL – chloroplast, CB – cyanobacteria, GB – green bacteria, B – other bacteria, EK – eukaryotes, PK – prokaryotes.

зьяном до приобретения рибосом хлоропластов. Хлоропластная мембранная система могла быть предоставлена хозяином, в то время как цианобактерии вносили вклад в генетическую и фотосинтетическую системы в разное время, либо до, либо после образования мембран хлоропластов. Основное заключение автора состоит в том, что перенос генов происходил много раз в разное время: различные гены (от цианобактерий и других бактерий) были много раз переданы прото-водорослевым клет-

кам. Некоторые из них остались в геноме хлоропласта, многие перешли в геном ядра. Автор считает, что “настало время изменить упрощенный взгляд из учебника на “первичный эндосимбиоз” как на событие, произошедшее только один раз (“It is now time to change the simplistic textbook view of “primary endosymbiosis” as a single event occurring just once”) (Sato, 2019: 172).

Таким образом, несмотря на многочисленные работы, посвященные эндосимбиотической тео-

рии и эволюции хлоропластов, неразрешенных вопросов, связанных с происхождением этих фотосинтетических органелл и, соответственно, эволюцией и филогенетическими связями разных групп водорослей, остается еще достаточно много.

СИСТЕМЫ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА И ПОЛОЖЕНИЕ В НИХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Одним из первых ученых, кто пытался систематизировать организмы, был Аристотель, который предложил разделение органического мира на два царства – Plantae (растения) и Animalia (животные) (Margulis, Chapman, 2009). В его системе все водоросли попадают в царство Plantae.

Шведский ученый К. Линней, основоположник биологической систематики и бинарной номенклатуры, бесспорно, внес значительный вклад в классификацию органического мира, в том числе, в систему растений. В своей системе Линней рассматривал водоросли как самостоятельный порядок Algae класса тайнобрачных (Cryptogamia) царства растений (Vegetabile) (Linnæus, 1735). К этому порядку Линней отнес несколько родов, 4 из которых относятся к водорослям в современном понимании: *Chara* L., *Conferva* L., *Fucus* L. и *Ulva* L. Однако в связи с тем, что Линней рассматривал водоросли как самостоятельный таксон, долгое время сохранялось представление о них как о единой таксономической категории, а не сборной группе, объединяющей самые разные по происхождению организмы.

Немецкий биолог Э. Геккель пришел к выводу, что многие организмы (бактерии, простейшие, водоросли, грибы), у которых нет разделения на органы и ткани, принципиально отличаются как от животных, так и от растений. На основании этого, Геккель предложил отнести их к отдельному царству Protista (протисты), т.е. выделил еще одно царство (весьма гетерогенное по составу входящих в него организмов) наряду с растениями и животными (Haeckel, 1866, цит. по: Margulis, Chapman, 2009). В системе Геккеля водоросли частично попадали в царство растений, частично – в царство протистов.

Система органического мира, предложенная R.H. Whittaker (1969), на протяжении многих лет была общепринятой. В его системе, включающей 5 царств (Monera (монера) – прокариотные организмы, Protista (протисты) – эукариотные, преимущественно одноклеточные организмы, Plantae (растения) – эукариотные многоклеточные автотрофы, Fungi (грибы) – эукариотные многоклеточные осмотрофы и Animalia (животные) – эукариотные многоклеточные фаготрофы), водоросли были распределены среди первых трех.

Очень важным этапом в биологии стало развитие в середине 20 века методов электронной микроскопии и их активного применения для изучения клеточных структур, что дало возможность использовать ультраструктурные признаки в систематике и при построении филогенетических систем. В частности, исследования структуры жгутиков, крист митохондрий, хлоропластов, клеточных покровов и т.п., а также типов митоза и цитокинеза, позволили по-новому взглянуть на многие таксоны эукариот, и еще до “эры молекулярной биологии” высказать предположения относительно моно-/полифилии некоторых групп. Одним из первых, кто использовал для характеристики макротаксонов (царств) эукариот ультраструктурные признаки (строение крист митохондрий, жгутиков, аппарата Гольджи, хлоропластов и т.д.) был британский биолог Т. Кавалье-Смит, который утверждал, что при построении естественной системы необходимо основываться на фундаментальных структурах клетки (Cavalier-Smith, 1978, 1981). Например, именно анализ ультраструктурных признаков позволил предположить, что криптомады (отдел Cryptophyta) правомочно выделять в отдельное царство (Cavalier-Smith, 1981), что, в настоящее время, подтверждается молекулярно-генетическими исследованиями (см. ниже).

За последние десятилетия системы и классификации живых организмов претерпели значительные изменения, что связано с новыми подходами, методами и возможностями. Значительные достижения в области молекулярной биологии, биохимии, клеточной биологии, генетики и т.д. расширили знания об организации живых организмов, и, как следствие, взгляды на их происхождение и родственные связи значительно изменились.

Огромный вклад в развитие и использование новых подходов для построения макросистем внес американский биолог К.Р. Везе, который является основоположником молекулярной филогенетики. Использовать последовательности 16S рРНК для филогенетического анализа было предложено в знаковой для биологии работе (Woese, Fox, 1977), в которой авторы предложили разделять прокариот на Archaeobacteria (архей) и Eubacteria (собственно бактерий).

С началом применения молекулярно-генетических методов для выяснения родственных связей между организмами, взгляд на макросистему органического мира (главным образом эукариот) и положение в них разных организмов, в том числе и водорослей, коренным образом изменился.

Одной из первых работ, в которой было показано, что многие эукариоты “не укладываются” в традиционно выделяемые царства (протисты,

Таблица 2. Положение водорослей в макросистеме эукариот (по Simpson, Roger, 2002)**Table 2.** Position of algae among eukaryotes (after Simpson, Roger, 2002)

Супергруппа Supergroup	Отдел Phylum
Plantae	Glaucocystophyta, Rhodophyta, Chlorophyta, Charophyta
Chromalveolata	Dinophyta, Ochrophyta, Cryptophyta, (?) Haptophyta
Cercozoa	Chlorarachniophyta
Excavata	Euglenophyta

Таблица 3. Положение водорослей в макросистеме эукариот (по Keeling et al., 2005)**Table 3.** Position of algae among eukaryotes (after Keeling et al., 2005)

Супергруппа Supergroup	Отдел Phylum
Plantae *	Glaucocystophyta, Rhodophyta, Chlorophyta, Charophyta
Chromalveolata (включая Alveolata и Stramenopila)	Dinophyta, Ochrophyta, Cryptophyta, Haptophyta
Chromalveolata (including Alveolata and Stramenopila)	
Rhizaria (включая Cercozoa)	Chlorarachniophyta
Rhizaria (including Cercozoa)	
Excavata	Euglenophyta

Примечание. * – в системе Adl et al. (2005) эта группа названа Archaeplastida. Объяснение см. в тексте.

Note. * – Archaeplastida according to Adl et al. (2005). See the text for explanations.

растения, животные и грибы), было исследование M.L. Sogin (1991).

Позже, S.L. Baldauf et al. (2000), одними из первых опубликовали работу, в которой были пересмотрены филогенетические связи эукариот.

Впервые разделять эукариот на несколько супергрупп было предложено в работе A.G. Simpson, A.J. Roger (2002). Авторы выделили 6 групп эукариот (Opisthokonta, Plantae, Chromalveolata, Cercozoa, Amoebozoa и Excavata), и к четырем из них относились разные группы водорослей (табл. 2).

В 2005 г. вышли две работы, в которых было предложено разделить эукариот на 5 (Keeling et al., 2005) или 6 супергрупп (Adl et al., 2005). В обеих системах эукариотные водоросли распределены среди четырех супергрупп (табл. 3).

Затем Burki et al. (2007) показали близкое родство супергруппы Rhizaria и двух основных клад супергруппы Chromalveolata: Stramenopila и Alve-

olata, на основании чего предложили объединить их в общую группу SAR (Stramenopila+Alveolata+Rhizaria). Подробные описания этих супергрупп и макротаксонов можно найти в работах Baldauf (2008) и S.M. Adl et al. (2005, 2012).

Несмотря на то, что филогенетические связи большинства групп водорослей были более или менее определены, положение двух групп, криптофит (Cryptophyta) и гаптофит (Haptophyta), было не очевидным. Положение в макросистеме криптомонад и гаптофит и их отнесение к Chromalveolata ставилось под сомнение давно (Cavalier-Smith, 1999). Существовали и существуют разные взгляды на положение этих двух групп водорослей в макросистеме. Вначале была показана монофилия этих двух отделов (Hackett et al., 2007), затем, оба отдела были отнесены в группу (царство) Hacrobia клады Chromalveolata (Okamoto et al., 2009; Keeling, 2009). Позже Burki et al. (2012) показали, что гаптофитовые водоросли являются сестринской группой супергруппе SAR, а криптомонады – супергруппе Archaeplastida. В работе Adl et al. (2012) криптофиты и гаптофиты отнесены в группу *Incertae sedis* именно с учетом того, что данные относительно их родства и положения в системе весьма противоречивы.

В одной из последних опубликованных работ, посвященных классификации эукариотных организмов (Adl et al., 2019), предложено разделять эукариот на две мегагруппы (домены): Amorphea (у Lax et al. (2018) названа Amorphea+ и включает также Metamonada и CRuMs⁸) и Diaphoretickes. При этом положение некоторых групп эукариот (находящихся на разных ступенях таксономической иерархии), до сих пор остается неясным. К ним, в частности, относится супергруппа Excavata, включающая эвгленовые водоросли. В целом, все отделы водорослей (за исключением Euglenophyta), относятся в данной системе к домену Diaphoretickes, который включает различные клады. Из водорослей к домену Diaphoretickes относятся клада Cryptista (к которой относится отдел Cryptophyta), Haptista (включает отдел Haptophyta), Archaeplastida (включает отделы Glaucocystophyta, Rhodophyta, Chlorophyta и Charophyta) и SAR (включает отделы Ochrophyta, Dinophyta и Chlorarachniophyta) (подробнее см. Adl et al., 2019).

Подводя итог вышесказанному и обобщив полученные к настоящему времени данные, ниже мы приводим краткие характеристики супергрупп (по Adl et al., 2019; Burki et al., 2020) и отделов водорослей, которые к ним относятся. Для каждой группы (отдела) водорослей указаны следующие основные признаки, важные для систематики: тип таллома, строение хлоропласта, фо-

⁸ Клада CRuMs включает Collodictyonidae+Rigifilida+Manutamonas

тосинтетические пигменты (хлорофиллы и дополнительные пигменты), запасные продукты, строение жгутиков.

КРАТКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ОСНОВНЫХ СУПЕРГРУПП И ОТДЕЛОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Представления ученых о филогенетических связях разных организмов, главным образом, эукариот, меняются в связи с накоплением новых, преимущественно молекулярно-генетических, данных. Ниже приведены краткие описания макротаксонов органического мира (по Adl et al., 2019; Burki et al., 2020), к которым относятся водоросли, а также даны краткие характеристики отделов водорослей (по Frey, 2012, 2015, 2017). В связи с тем, что некоторые группы водорослей традиционно изучаются не только альгологами, но и протистологами (например, динофитовые, эвгленовые и др.), используемые для этих объектов классификации могут быть разными (в силу разных подходов к классификации). В данной работе мы приводим отделы водорослей согласно принятой в альгологии систематике (Frey, 2012, 2015, 2017).

ПРОКАРИОТЫ

БАКТЕРИЯ – одноклеточные и многоклеточные формы с прокариотным строением клеток; с различными типами питания; характерны двухслойная липопротеиновая мембрана и пептидогликан муреин в качестве основного компонента клеточной стенки.

К прокариотным водорослям относится один отдел – Cyanophyta.

Отдел Cyanophyta, Cyanobacteria, Cyanoprokaryota (синезеленые водоросли, цианобактерии, цианопрокариоты) – одноклеточные и многоклеточные формы; клетки способны к оксигенному фотосинтезу; тилакоиды у большинства одиночные, у некоторых (прохлорофитовых) – собраны в граны; большинство представителей содержат только хлорофилл *a* (есть виды, содержащие также хлорофиллы *b*, *c*, *d* и *f*); дополнительные фотосинтетические пигменты – каротиноиды (β -каротин, зеаксантин, эхиненон, миксоксантофилл и др.) и фикобилипротеины (фикоэритрин, фикоцианин и аллофикоцианин), собранные в фикобилисомы; присутствует карбоксисома (полиэдрическое тело); запасные продукты – цианофициновый крахмал, соединения азота (в виде цианофициновых гранул), полифосфаты; клеточная стенка близка по строению стенке грамотрицательных бактерий; жгутиковые стадии отсутствуют (рис. 7).

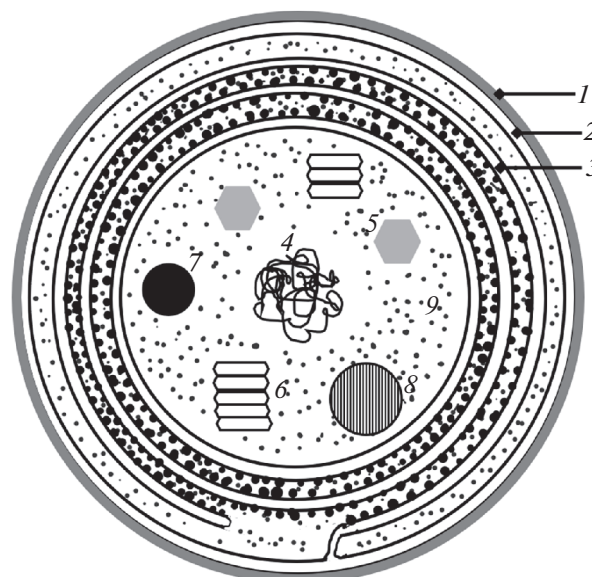


Рис. 7. Клетка цианобактерий.

1 – слизистый чехол, 2 – клеточная стенка, 3 – тилакоид и фикобилисомы, 4 – нуклеоид, 5 – карбоксисома, 6 – газовые везикулы, 7 – полифосфатное тело, 8 – цианофициновая гранула, 9 – рибосомы.

Fig. 7. Cyanobacterial cell.

1 – mucus sheath, 2 – cell wall, 3 – thylakoid and phycobilisomes, 4 – nucleoid, 5 – carboxysome, 6 – gas vesicles, 7 – polyphosphate body, 8 – cyanophycin granule, 9 – ribosomes.

ЭУКАРИОТЫ

Один из вопросов, связанных с макросистемой эукариот – что такое супергруппы и как их выделяют? В целом, понятие (категория) “супергруппа” изначально было неформальным; в супергруппу объединяли самые разнообразные организмы, для которых имелись достаточные доказательства того, что они образуют монофилетическую кладу (которой не всегда можно дать биологическое описание). Как оказалось, применять эти категории удобно по самым разным причинам, поэтому и сегодня они используются в различных филогенетических построениях (подробнее см. Burki et al., 2020). На основе филогеномного анализа разных эукариотных организмов за последние 15 лет было опубликовано новое филогенетическое дерево эукариот (Burki et al., 2020), которое в значительной степени отличается от предыдущих (рис. 8) (подробнее о проекте Interactive Tree of Life см. Letunic, Bork, 2019).

Как видно из рисунка 8, большинство “исходных” супергрупп на филогенетическом дереве включены в новые таксоны, а некоторые – отсутствуют. Такие изменения связаны, во-первых, с “расщеплением” старых супергрупп (часто сопровождаемом реорганизацией в разных частях дерева); во-вторых, с объединением отдельных

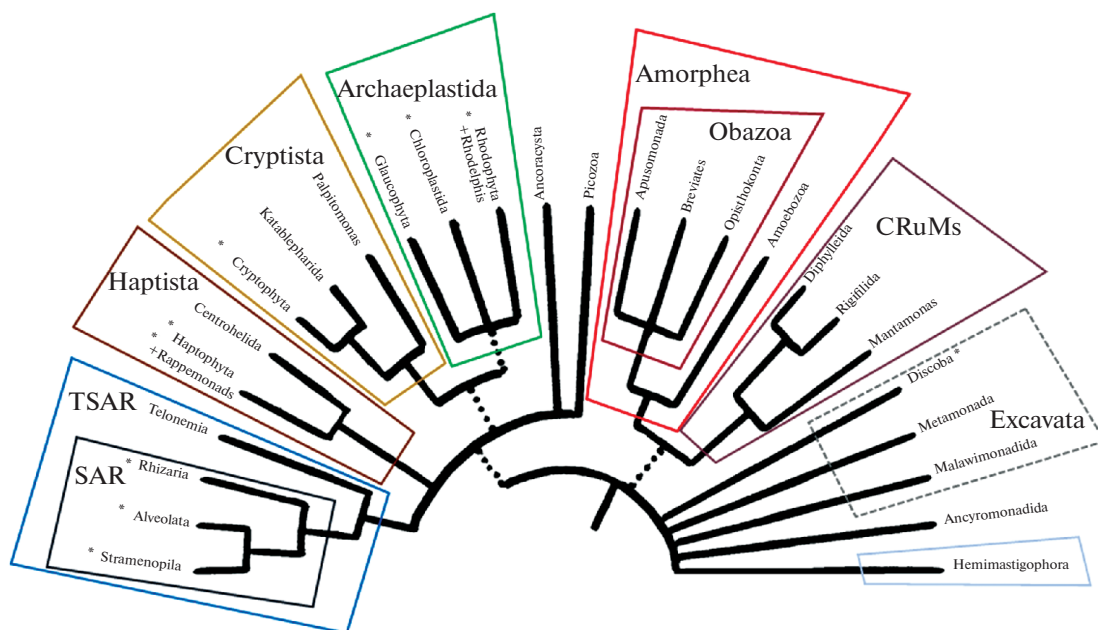


Рис. 8. Филогенетическое древо эукариот (в основу оригинального рисунка положена схема Burki et al., 2020: Fig. 1).

Fig. 8. The tree of eukaryotes (original figure based on Burki et al., 2020: Fig. 1).

Примечание. * отмечены группы, включающие фотоавтотрофных эукариот. Обведенные цветными линиями четырехугольники соответствуют супергруппам эукариот в современном понимании. Неразрешенные связи между группами показаны пунктирными линиями.

Note. * – groups including photoautotrophic eukaryotes. The color-outlined quadrangles draw current supergroups. The dotted lines show unresolved links between groups.

таксонов в новые большие клады; и, в-третьих, с добавлением новых таксонов уровня супергруппы. В результате получилась модель (*model eToL*), которая в целом сохранила форму, аналогичную более ранним схемам, но в деталях – отличную от предыдущих (Burki et al., 2020). Более подробно описания всех супергрупп см. в Adl et al. (2019) и Burki et al. (2020).

ARCHAEPLASTIDA – одноклеточные и многоклеточные формы, у которых хлоропласт возник в результате первичного эндосимбиоза (хлоропласт покрыт двумя мембранами); содержат хлорофилл *a* или *a* и *b*; митохондрии с плоскими кристами. Эта супергруппа также включает два вида гетеротрофных фаготрофных жгутиконосцев из рода *Rhodolphis*, имеющих трубчатые кристы митохондрий (в отличие от других Archaeplastida), у которых не обнаружены пластиды, однако, обнаружены гены, участвующие в фотосинтезе; *Rhodolphis* является сестринской группой для Rhodophyta (подробнее см. Gawryluk et al., 2019) (рис. 8).

К Archaeplastida относится 5 отделов водорослей: Glaucocystophyta, Rhodophyta, Prasinodermophyta, Chlorophyta и Charophyta (табл. 1); последние 3 объединяют вместе с высшими растениями в группу Chloroplastida (см. ниже).

Отдел Glaucocystophyta, Glaucophyta (глаукоцистофитовые водоросли, глаукофитовые водорос-

ли, глаукоцистофиты, глаукофиты) – одноклеточные и колониальные формы; клетки содержат уникальный хлоропласт, между мембранами которого расположен слой пептидогликана муреина; тилакоиды одиночные (рис. 9a); содержат хлорофилл *a*; дополнительные фотосинтетические пигменты – каротиноиды (β -каротин, зеаксантин) и фикобилипротеины (фикоцианин и аллофикоцианин), собранные в фикобилисомы; запасные продукты – крахмал, липиды (откладываются в цитоплазме).

Отдел Rhodophyta (красные водоросли, родофиты, багрянки) – одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы; тилакоиды одиночные (рис. 9b); содержат хлорофилл *a*; дополнительные фотосинтетические пигменты – каротиноиды (α -, β -каротин, лютеин, зеаксантин) и фикобилипротеины (фикоэритрин, фикоцианин и аллофикоцианин), собранные в фикобилисомы; запасные продукты – багрянковый крахмал, флоридозид (откладываются в цитоплазме); жгутиковые стадии отсутствуют.

Chloroplastida, Viridiplantae – одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы; тилакоиды формируют грани (рис. 9c); хлоропласты содержат хлорофиллы *a* и *b*; запасной продукт – крахмал (откладывается в хлоропласте).

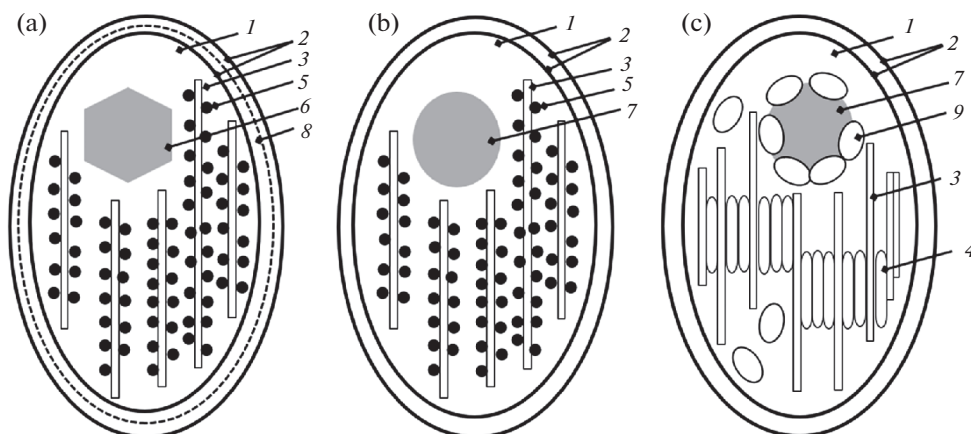


Рис. 9. Хлоропласты Archaeplastida. а – глаукофитовые водоросли, б – красные водоросли, с – зеленые водоросли.

1 – строма, 2 – внешняя и внутренняя мембраны оболочки хлоропласта, 3 – тилакоид, 4 – грана, 5 – фикобилисома, 6 – карбоксисома, 7 – пиреноид, 8 – слой пептидогликана, 9 – крахмал.

Fig. 9. Chloroplasts of Archaeplastida. а – glaucophytes, б – rhodophytes, с – chlorophytes.

1 – stroma, 2 – outer and inner membranes of chloroplast envelope, 3 – thylakoid, 4 – granum, 5 – phycobilisome, 6 – carboxysome, 7 – pyrenoid, 8 – peptidoglycan layer, 9 – starch.

К этой группе относится 3 отдела водорослей – Prasinodermophyta, Chlorophyta и Charophyta, разделение которых во многом основано на цитологических, биохимических и молекулярно-генетических признаках.

Отдел Prasinodermophyta, Prasinodermatophyta (празинодермофиты, празинодерматофиты) – одноклеточные или колониальные, свободноживущие или прикрепленные коккоидные формы; цитокинез неравный; морские виды. Отдел был выделен Li et al. (2020) на основании молекулярно-филогенетических и биохимических данных.

Отдел Chlorophyta (зеленые водоросли, хлорофиты) – одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы; митоз закрытый или полузакрытый; цитокинез происходит бороздой или с образованием клеточной пластинки, у многих с формированием фикопласта; микротрубочковые корешки жгутиков имеют крестообразное расположение, базальные тела могут быть расположены супротивно, быть сдвинуты по часовой стрелке (и не перекрываются) или против часовой стрелки (и перекрываются); присутствует гликолатдегидрогеназа (в пероксисомах).

Отдел Charophyta (харовые водоросли, харофиты)⁹ – одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы; митоз открытый или полузакрытый; цитокинез происходит бороздой или с образованием клеточной пластинки, у многих с формированием фрагмопласта; микротрубочко-

вые корешки расположены асимметрично, один корешок состоит из 1–2 микротрубочек, другой образует широкую ленту из микротрубочек, базальные тела жгутиков расположены почти параллельно и лежат на многослойной структуре (пластинке), от которой отходит лента из микротрубочек; присутствуют гликолатоксидаза и каталаза (в пероксисомах).

TSAR – монофилетическая супергруппа, включает 4 клады: Telonemia (включает гетеротрофных жгутиконосцев), Stramenopila, Alveolata и Rhizaria (рис. 8).

Stramenopila – подвижные клетки имеют два ряда трехчастных мастигонем на одном из жгутиков; митохондрии с трубчатыми кристами. Из водорослей к Stramenopila относится один отдел – Ochrophyta (табл. 1).

Отдел Ochrophyta (охрофитовые водоросли, охрофиты) – одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы; хлоропласт с четырьмя мембранами (внешняя мембрана хлоропласта чаще всего переходит во внешнюю мембрану ядра), трехтилакоидные ламеллы, у многих есть опоясывающая ламелла (рис. 10а); содержат хлорофиллы *a* и *c* (хлорофилл *c* может присутствовать в форме *c*₁, *c*₂, *c*₃; отсутствует у Eustigmatophyceae); дополнительные фотосинтетические пигменты – каротиноиды (фукоксантин, вошериаксантин, виолаксантин и др.); запасные продукты – хризоланарин, липиды (откладываются в цитоплазме).

Alveolata – у большинства представителей клеточные покровы имеют альвеолы (кортикальные везикулы), расположенные под цитоплазматической мембраной; митохондрии с трубчатыми кристами. К группам, имеющим пластиды, отно-

⁹ Вместе с сосудистыми растениями и мохообразными харовые водоросли относятся к группе Streptophyta. Мы приводим характеристику отдела Charophyta, включающего все классы водорослей, относящихся к линии Streptophyta (см. Frey, 2015).

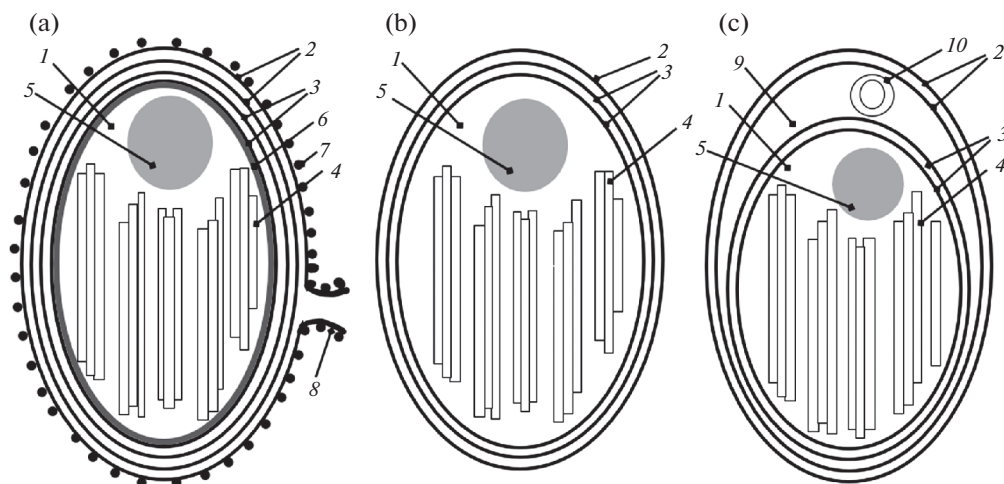


Рис. 10. Хлоропласты SAR. а – охрофитовые водоросли, б – динофитовые водоросли, с – хлораракниофитовые водоросли.

1 – строма, 2 – мембрана хлоропластного ЭПР, 3 – мембраны собственно хлоропласта, 4 – тилакоид, 5 – пиреноид, 6 – опоясывающая ламелла, 7 – рибосомы, 8 – часть хлоропластного ЭПР, переходящего во внешнюю мембрану ядра, 9 – перипластидное пространство, 10 – нуклеоморф.

Fig. 10. Chloroplasts of SAR. a – ochrophytes, b – dinophytes, c – chlorarachniophytes.

1 – stroma, 2 – membrane of chloroplast ER, 3 – membranes of chloroplast, 4 – thylakoid, 5 – pyrenoid, 6 – girdle lamella, 7 – ribosomes, 8 – chloroplast ER continuous with outer nuclear membrane, 9 – periplastidial space, 10 – nucleomorph.

сятся отдел Dinophyta, два рода из Colpodellida (табл. 1), а также Apicomplexa.

Отдел Dinophyta (динофитовые водоросли, динофиты, динофлагелляты) – одноклеточные и колониальные формы; хлоропласт с тремя мембранами (у перидинин-содержащих пластид), трехтилакоидные ламеллы (рис. 10b); содержат хлорофиллы *a* и *c*₂; дополнительные фотосинтетические пигменты – каротиноиды (перидинин, диатиноксантин, диатоксантин и др.); запасные продукты – крахмал, липиды, стеролы (откладываются в цитоплазме).

Динофлагелляты – необычная группа эукариот, так как у некоторых из них в клетках содержатся пластиды, полученные в результате эндосимбиоза с другими водорослями: гаптофитовыми, диатомовыми и зелеными. Вопрос о том, были такие хлоропласты приобретены клетками, имевшими исходно перидинин-содержащие пластиды и утратившими их, или получены изначально гетеротрофными клетками, до конца не изучен, однако преобладает точка зрения, что их изначально “красные” пластиды редуцировались и в процессе эволюции были замещены (Saldarriaga et al., 2001, 2004).

Пластиды, полученные в результате эндосимбиоза с гаптофитовой водорослью, известны у представителей семейства Kareniaceae (у родов *Karenia*, *Karlodinium* и *Takayama*). Такие пластиды окружены (как предполагают) четырьмя мембранами, содержат хлорофиллы *a*, *c*₁ и *c*₂, а также производные фукоксантина (Waller, Koenig, 2017).

У некоторых представителей семейства Gymnodiniaceae (род *Lepidodinium*) присутствуют пластиды, произошедшие в результате эндосимбиоза с зеленой водорослью и содержащие хлорофиллы *a* и *b*. Такие пластиды окружены четырьмя мембранами, при этом, между двумя внутренними и двумя внешними мембранами сохраняются цитоплазма эндосимбионта с рибосомами, везикулами и, возможно, нуклеоморфом (Waller, Koenig, 2017).

Помимо этого, среди динофлагеллят есть представители, у которых также обнаружены не перидинин-содержащие пластиды, например, *Kryptoperidinium foliaceum* (F. Stein) Er. Lindem. и *Durinskia baltica* (Levander) Carty et El.R. Cox. У этих видов присутствуют пластиды, произошедшие в результате третичного эндосимбиоза с диатомовой водорослью, содержащие хлорофиллы *a* и *c*₂, и фукоксантин. Интересно, что эндосимбионт отделен от цитоплазмы хозяина одной мембраной, под которой расположены ядро, митохондрии и хлоропласты симбионта (хлоропласты окружены четырьмя мембранами). Клетки этих динофлагеллят называют динотомы (*dinotoms*) (Hehenberger et al., 2014). Предполагают, что у этих видов собственные хлоропласты были утрачены в процессе эволюции и заменены на новые (Waller, Koenig, 2017). Видов динофлагеллят, содержащих в качестве симбионтов диатомовые водоросли, в настоящее время описано достаточно много, и все они относятся к семейству Kryptoperidaceae (подробнее см. Gómez, 2020).

Помимо этого, среди динофитовых есть виды, содержащие клептопласты, полученные от разных групп водорослей (например, криптонад и диатомовых).

Как было сказано выше, в группе *Alveolata* относительно недавно было описано два вида, в клетках которых содержатся четырехмембранные хлоропласты. Согласно Adl et al. (2019) эти виды относятся к группе *Colpodellida*.

Colpodellida — фотосинтезирующие или нефотосинтезирующие организмы, хищники; в апикальном комплексе присутствует коноид-подобная структура¹⁰; есть микропора¹¹.

Среди колподеллид известно два рода — *Chromera* и *Vitrella*, виды которых содержат хлоропласты, покрытые четырьмя мембранами.

Chromera — одноклеточные формы; хлоропласт с четырьмя мембранами; содержат хлорофилл *a*; дополнительные фотосинтетические пигменты — каротиноиды (виолаксантин, изофукоксантин, β -каротин). Известен один вид — *Chromera velia* R.V. Moore et al. (Moore et al., 2008).

Vitrella — одноклеточные формы; хлоропласт с четырьмя мембранами, тилакоиды собраны в стопки по 3 или более; содержат хлорофилл *a*; дополнительные фотосинтетические пигменты — каротиноиды (виолаксантин, вошериаксантин, β -каротин). Известен один вид — *Vitrella brassicaformis* Oborník et al. (Oborník et al., 2012).

Apicomplexa — одноклеточные, в основном внутриклеточные паразитические организмы; клетки с характерным апикальным комплексом; большинство обладает уникальной органеллой — апикопластом, представляющим собой редуцированный нефотосинтезирующий хлоропласт с четырьмя мембранами, содержащим кольцевую молекулу ДНК; в апикопласте происходит биосинтез изопреноидов и жирных кислот.

Rhizaria — одноклеточные организмы; клетки имеют разные псевдоподии (филоподии, ретикулоподии или аксоподии); митохондрии с трубчатыми кристами. Из представителей, имеющих пластиды, к *Rhizaria* относятся хлорарахниофиты и 3 вида рода *Paulinella* (табл. 1).

Отдел Chlorarachniophyta — одноклеточные и колониальные формы; хлоропласты четырехмембранные, между двумя внешними и двумя внутренними мембранами хлоропласта содержится нуклеоморф, одно-трехтилакоидные ламеллы (рис. 10с); содержат хлорофиллы *a* и *b*; запасной продукт — β -глюкан (откладывается в цитоплазме).

¹⁰Коноид — полая коническая структура, состоящая из волокон тубулина; представляет собой компонент апикального комплекса, который участвует в процессах проникновения в клетку и питания.

¹¹Микропора — втягивание поверхности клетки, служащее для поступления питательных веществ.

К группе *Rhizaria*, наряду с хлорарахниофитами, относится род филозных раковинных амёб *Paulinella*, у трех видов которых в клетках присутствуют первичные хлоропласты (см. выше).

Paulinella — одноклеточные организмы, 3 вида: *P. chromatophora*, *P. micropora* и *P. longichromatophora* имеют хлоропласты (содержат карбоксисомы), покрытые двумя мембранами, между которыми расположен муреиновый слой; содержат хлорофилл *a* и фикобилипротеины.

HAPTISTA — для клеток характерно наличие выростов (гаптонемы и аксоподий, которые содержат микротрубочки), используемых для питания; на поверхности клеток имеются минерализованные (кремнеземные или известковые) чешуйки. Эта супергруппа включает один отдел водорослей (*Haptophyta*) (ранее относившийся к *Chromalveolata* или к группе *Incertae sedis*), группу некультивируемых, но фотосинтезирующих организмов, названных раппемонады (*Rappemonads*) (табл. 1), а также гетеротрофных центрохелидных солнечников (*Centrohelida*) (рис. 8).

Отдел Prymnesiophyta, Haptophyta (примнезиофитовые водоросли, гаптофитовые водоросли, примнезиофиты, гаптофиты) — одноклеточные формы; хлоропласт с четырьмя мембранами (внешняя мембрана хлоропласта может переходить во внешнюю мембрану ядра), трехтилакоидные ламеллы (рис. 11а); содержат хлорофиллы *a* и *c* (хлорофилл *c* может быть в разных сочетаниях форм *c*₁, *c*₂ и *c*₃); дополнительные фотосинтетические пигменты — каротиноиды (фукоксантин, β -каротин, диатоксантин, диадиноксантин и др.).

Rappemonads — некультивируемые микроскопические морские и пресноводные фотосинтезирующие организмы; клетки содержат 2–4 пластиды; хлорофилл *a*; группа крайне мало изученная (до настоящего времени не описано ни одного вида и рода) (подробнее см. Kim et al., 2011).

CRYPTISTA — супергруппа, близкая к супергруппе *Archaeplastida* (вопрос о включении *Cryptista* в *Archaeplastida* остается дискуссионным). Из фотосинтезирующих представителей включает один отдел *Cryptophyta* (ранее относившийся к *Chromalveolata* или к группе *Incertae sedis*) (табл. 1), а также гетеротрофных *Katablepharida* и *Palpitomonas* (рис. 8).

Отдел Cryptophyta (криптофитовые водоросли, криптофиты, криптомонады) — одноклеточные формы; хлоропласт с четырьмя мембранами (внешняя мембрана хлоропласта может переходить во внешнюю мембрану ядра), между двумя внешними и двумя внутренними мембранами хлоропласта (в перипластидном пространстве) содержатся нуклеоморф и эукариотные рибосомы, ламеллы двух-трехтилакоидные (рис. 11б); содержат хлорофиллы *a* и *c*₂; дополнительные фотосинтетические пигменты — каротиноиды (α -

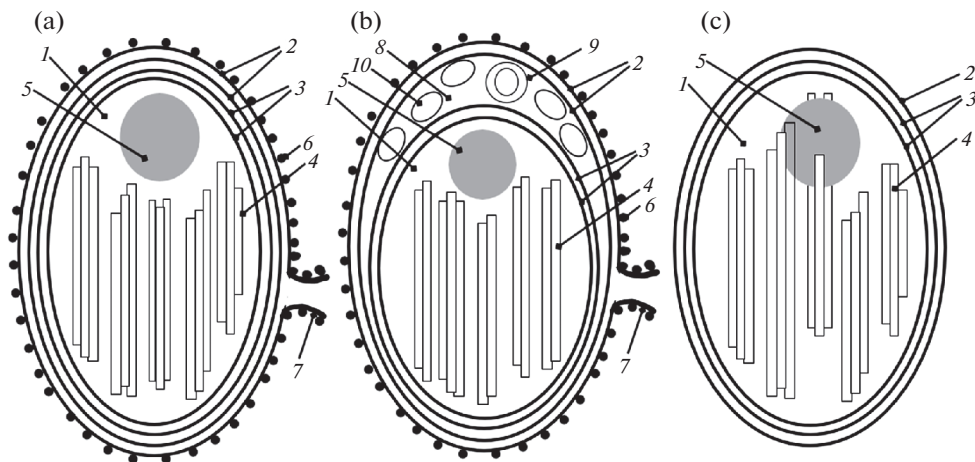


Рис. 11. Хлоропласты Haptista, Cryptista и Discoba. а – гаптофитовые водоросли, б – криптофитовые водоросли, с – эвгленовые водоросли.

1 – строма, 2 – мембрана хлоропластного ЭПР, 3 – мембраны собственно хлоропласта, 4 – тилакоид, 5 – пиреноид, 6 – рибосомы, 7 – часть хлоропластного ЭПР, переходящего во внешнюю мембрану ядра, 8 – перипластидное пространство, 9 – нуклеоморф, 10 – крахмал.

Fig. 11. Chloroplasts of Haptista, Cryptista and Discoba. а – haptophytes, б – cryptophytes, с – euglenophytes.

1 – stroma, 2 – membrane of chloroplast ER, 3 – membranes of chloroplast, 4 – thylakoid, 5 – pyrenoid, 6 – ribosome, 7 – part of chloroplast ER, continuous with outer nuclear membrane, 8 – periplastidial space, 9 – nucleomorph, 10 – starch.

β-каротин, зеаксантин, аллоксантин и др.) и фикобилипротеины (фикозеритрин или фикоцианин), не собранные в фикобилисомы, а расположенные внутри тилакоидов; запасные продукты – крахмал (откладывается между второй и третьей мембранами хлоропласта, в перипластидном пространстве), липиды (откладываются в цитоплазме).

EXCAVATA – одноклеточные организмы; многие представители имеют цитостом и пищевую борозду.

Первоначально супергруппа Excavata была выделена на основе морфологии (форме пищевой борозды и связанной с ней системой цитоскелета). Основываясь на молекулярно-генетических данных, в Excavata были выделены 3 монофилетические клады (Discoba, Metamonada и Malawimonadida), которые не всегда объединяли в одну группу. В настоящее время Excavata рассматривается как парафилетическая группа (Burki et al., 2020) (рис. 8). В работе G. Lax et al. (2018) Discoba выделяется в отдельную мега-группу (наряду с Amorphea+ и Diaphoretikes), а Metamonada и Malawimonadida отнесены в группу Amorphea+, в то время как Adl et al. (2019) рассматривают Excavata как группу *Incertae sedis*.

Discoba – клетки имеют митохондрии с дискоидными кристами. Из представителей, имеющих пластиды, к Discoba относится один отдел – Euglenophyta (табл. 1).

Отдел Euglenophyta (эвгленовые водоросли, эвгленофиты) – одноклеточные формы; хлоропласт с тремя мембранами, трехтилакоидные ламеллы

(рис. 11с); содержат хлорофиллы *a* и *b*; дополнительные фотосинтетические пигменты – каротиноиды (β-каротин, неоксантин и др.); запасной продукт – парамилон (откладывается в цитоплазме).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биоразнообразие водорослей оценить весьма сложно; по приблизительным оценкам эта группа насчитывает от 30 тысяч до более одного миллиона видов (Guiry, 2012). К сожалению, невозможно перечислить всех тех, кто внес вклад в изучение этой группы, однако, благодаря их усилиям, на протяжении всей истории развития альгологии происходило постоянное накопление различных данных о той или иной таксономической группе водорослей. Знаковой для понимания эволюции водорослей стала теория симбиогенеза, родоначальником которой был русский ученый К.С. Мережковский, и которую возродила американский ученый Л. Маргулис. Именно происхождение хлоропластов водорослей, и, соответственно, их строение, является одним из важнейших признаков для характеристики определенной таксономической группы, хотя установление эволюционной истории пластид и выяснение их родственных связей все еще требует дополнительных исследований. Очевидно, что это важно не только для понимания эволюции разных групп водорослей, но и основных эволюционных событий других эукариот в целом. В зависимости от развития разных методов и подходов к изучению организмов, менялись и взгляды исследователей на си-

стему органического мира и положение в ней групп водорослей. Со времен основания систематики, ученые пытались строить классификации, отражающие эволюционные отношения между таксонами. На сегодняшний день, среди десяти выделяемых монофилетических супергрупп эукариот (см. Burki et al., 2020), к пяти из них относятся водоросли (TSAR, Haptista, Cryptista, Archaeplastida, и Discoba). Несмотря на значительный прогресс в области молекулярной филогенетики, очевидно, что нельзя игнорировать цитологические и морфологические признаки организмов. Без адекватных знаний о строении и образе жизни водорослей невозможно правильно интерпретировать построенные филогенетические деревья. Тем более, что к настоящему времени далеко не для всех групп водорослей имеются надежные данные относительно их родства с другими группами. Очевидно, что имеющиеся к настоящему времени филогенетические реконструкции не являются окончательными и могут быть в большей

или меньшей степени пересмотрены в недалеком будущем.

“Как и все филогенетические системы и классификации, эта может быть только предварительной. Ее следует считать “рабочим документом”. Любая критика и комментарии активно приветствуются, поскольку существуют проблемы, решение которых полностью зависит от сотрудничества между знающими и заинтересованными людьми” (Margulis, 1974: 67).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300080-0. Авторы благодарны Елене Ворониной (Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова), а также рецензентам за критическое прочтение рукописи и ценные комментарии. М.А. Гололобова глубоко признательна всем сотрудникам лаборатории альгологии БИН им. В.Л. Комарова РАН за то, что вдохновили написать эту работу.

THE POSITION OF ALGAE ON THE TREE OF LIFE

M. A. Gololobova^{a,#} and G. A. Belyakova^a

^a Faculty of Biology, M.V. Lomonosov Moscow State University
Leninskie Gory, 1/12, Moscow, 119234, Russia

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

Different problems concerned the evolution of algal chloroplasts are reviewed. Progress in the studies on the classification of eukaryotes and understanding of the position of algae on the Tree of Life are discussed. Currently, among the numerous monophyletic supergroups of eukaryotes, five supergroups contain representatives of algae: Archaeplastida (Glaucocystophyta, Rhodophyta, Prasinodermophyta, Chlorophyta, Charophyta), TSAR (Ochrophyta, Dinophyta, Chlorachniophyta, and photosynthetic *Chromera*, *Vetrella* and *Paulinella*), Haptista (Prymnesiophyta, Rappemonads), Cryptista (Cryptophyta) and Discoba (Euglenophyta). Short diagnoses of the phyla and supergroups containing different phyla of algae are given.

Keywords: algae, evolution, chloroplast, Tree of Life

ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out as part of the Scientific Project of the State Order of the Government of Russian Federation to Lomonosov Moscow State University No. 121032300080-0. Authors would like to thank Elena Voronina (Lomonosov Moscow State University, Russia) and the reviewers for their critical reading of the manuscript and valuable comments. M.A. Gololobova is deeply grateful to colleagues of the Laboratory of Algology (Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia) for inspiring this work and friendly support.

REFERENCES

- Adl S.M., Bass D., Lane C.E., Lukeš J., Schoch C.L., Smirnov A., Agatha S., Berney C., Brown M.W., Burki F., Cárdenas P., Čepička I., Chistyakova L., del Campo J., Dunthorn M., Edvardsen B., Eglit Y., Guillou L., Hampl V., Heiss A.A., Hoppenrath M., James T.Y., Karnkowska A., Karpov S., Kim E., Kolisko M., Kudryavtsev A., Lahr D.J.G., Lara E., Le Gall L., Lynn D.H., Mann D.G., Massana R., Mitchell E.A.D., Morrow C., Park J.S., Pawlowski J.W., Powell M.J., Richter D.J., Rueckert S., Shadwick L., Shimano S., Spiegel F.W., Torruella G., Youssef N., Zlatogursky V., Zhang Q. 2019. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. – *J. Eukaryot. Microbiol.* 66 (1): 4–119. <https://doi.org/10.1111/jeu.12691>
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson O.R., Barta J.R., Bowser S.S., Brugerolle G., Fensome R.A., Fredericq S., James T.Y., Karpov S., Kugrens P., Krug J., Lane C.E., Lewis L.A., Lodge J., Lynn D.H., Mann D.G., McCourt R.M., Mendoza L., Moestrup Ø., Mozley-Standridge S.E., Nerad T.A., Shearer C.A., Smirnov A.V., Spiegel F.W., Taylor M.F.J.R. 2005. The new higher level classification of eukaryotes

- with emphasis on the taxonomy of protists. – *J. Eukaryot. Microbiol.* 52 (5): 399–451.
<https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2005.00053.x>
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Lane C.E., Lukeš J., Bass D., Bowser S.S., Brown M.W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., Le Gall L., Lynn D.H., Mcmanus H., Mitchell E.A.D., Mozley-Stanridge S.E., Parfrey L.W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick L., Schoch C.L., Smirnov A., Spiegel F.W. 2012. The revised classification of eukaryotes. – *J. Eukaryot. Microbiol.* 59 (5): 429–493.
<https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x>
- Allen J.F., Thake B., Martin W.F. 2019. Nitrogenase inhibition limited oxygenation of Earth's Proterozoic atmosphere. – *Trends Plant Sci.* 24 (11): 1022–1031.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.07.007>
- Archibald J.M., Keeling P.J. 2002. Recycled plastids: a 'green movement' in eukaryotic evolution. – *Trends Genet.* 18 (11): 577–584.
[https://doi.org/10.1016/S0168-9525\(02\)02777-4](https://doi.org/10.1016/S0168-9525(02)02777-4)
- Archibald J.M., Simpson A.G.B., Slamovits C.H. (Eds.). 2017. *Handbook of the protists*. 2nd Ed. Cham. 1657 p.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-28149-0>
- Baldauf S.L. 2008. An overview of the phylogeny and diversity of eukaryotes. – *J. Syst. Evol.* 46 (3): 263–273.
<https://doi.org/10.3724/SP.J.1002.2008.08060>
- Baldauf S.L., Roger A.J., Wenk-Siefert I., Doolittle W.F. 2000. A kingdom-level phylogeny of eukaryotes based on combined protein data. – *Science* 290: 972–977.
<https://doi.org/10.1126/science.290.5493.972>
- Baurain D., Brinkmann H., Petersen J., Rodríguez-Ezpeleta N., Stechmann A., Demoulin V., Roger A.J., Gertraud B., Lang B.F., Philippe H. 2010. Phylogenomic evidence for separate acquisition of plastids in cryptophytes, haptophytes, and stramenopiles. – *Mol. Biol. Evol.* 27 (7): 1698–1709.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msq059>
- Bhattacharya D., Archibald J.M., Weber A.P., Reyes-Prieto A. 2007. How do endosymbionts become organelles? Understanding early events in plastid evolution. – *Bioessays*. 29 (12): 1239–1246.
<https://doi.org/10.1002/bies.20671>
- Bodył A., Stiller J.W., Mackiewicz P. 2009. Chromalveolate plastids: direct descent or multiple endosymbioses? – *Trends Ecol. Evol.* 24 (3): 119–121.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.11.003>
- Burki F. 2017. The convoluted evolution of eukaryotes with complex plastids. – *Adv. Bot. Res.* 84: P. 1–30.
<https://doi.org/10.1016/bs.abr.2017.06.001>
- Burki F., Kaplan M., Tikhonenkov D.V., Zlatogursky V., Minh B.Q., Radaykina L.V., Smirnov A., Mylnikov A.P., Keeling P.J. 2016. Untangling the early diversification of eukaryotes: a phylogenomic study of the evolutionary origins of Centrohelida, Haptophyta and Cryptista. – *Proc. R. Soc. B.* 283: 20152802.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2802>
- Burki F., Okamoto N., Pombert J.-F., Keeling P.J. 2012. The evolutionary history of haptophytes and cryptophytes: phylogenomic evidence for separate origins. – *Philos. Trans. R. Soc. B.* 279: 2246–2254.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2301>
- Burki F., Roger A.J., Brown M.W., Simpson A.G. 2020. The new tree of eukaryotes. – *Trends Ecol. Evol.* 35 (1): 43–55. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.08.008>
- Burki F., Shalchian-Tabrizi K., Minge M., Skjæveland Å., Nikolaev S.I., Jakobsen K.S., Pawlowski J. 2007. Phylogenomics reshuffles the eukaryotic supergroups. – *PLoS One*. 2 (8): e790.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000790>
- Cavalier-Smith T. 1978. The evolutionary origin and phylogeny of microtubules, mitotic spindles and eukaryote flagella. – *BioSystems*. 10 (1–2): 93–114.
[https://doi.org/10.1016/0303-2647\(78\)90033-3](https://doi.org/10.1016/0303-2647(78)90033-3)
- Cavalier-Smith T. 1981. Eukaryote kingdoms: seven or nine? – *BioSystems*. 14 (3–4): 461–481.
[https://doi.org/10.1016/0303-2647\(81\)90050-2](https://doi.org/10.1016/0303-2647(81)90050-2)
- Cavalier-Smith T. 1999. Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: euglenoid, dinoflagellate, and sporozoan plastid origins and the eukaryote family tree. – *J. Eukaryot. Microbiol.* 46: 347–366.
<https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1999.tb04614.x>
- Cavalier-Smith T. 2000. Membrane heredity and early chloroplast evolution. – *Trends Plant Sci.* 5 (4): 174–182.
[https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01598-3](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01598-3)
- Couradeau E., Benzerara K., Gerard E., Moreira D., Bernard S., Brown G.E., Jr., López-García P. 2012. An early-branching microbialite cyanobacterium forms intracellular carbonates. – *Science*. 336: 459–462.
<https://doi.org/10.1126/science.1216171>
- Delaye L., Valadez-Cano C., Pérez-Zamorano B. 2016. How really ancient is *Paulinella chromatophora*? – *PLoS Curr.* 8: ecurrents.tol.e68a099364bb1a1e129a17b4e06b0c6b.
<https://doi.org/10.1371/currents.tol.e68a099364bb1a1e129a17b4e06b0c6b>
- Famintsyn A.S. 1907. [About the role of symbiosis in the evolution of organisms] – *Notes of Imp. Acad. Sci. Phys.-mat. dep. Series 8.* 20 (3): 1–14 (In Russ).
- Frey W. (Ed.). 2012. *Syllabus of Plant Families – A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*. 13th ed. Part 1/1. Blue-green Algae, Myxomycetes and Myxomycete-like organisms, Phytoparasitic protists, Heterotrophic Heterokontobionta and Fungi p.p. Stuttgart. 178 p.
- Frey W. (Ed.). 2015. *Syllabus of Plant Families – A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*. 13th ed. Part 2/1. Photoautotrophic eukaryotic Algae. Glaucocystophyta, Cryptophyta, Dinophyta/Dinzoa, Haptophyta, Heterokontophyta/Ochrophyta, Chlorarachniophyta/Cercozoa, Euglenophyta/Euglenozoa, Chlorophyta, Streptophyta p.p. Stuttgart. 324 p.
- Frey W. (Ed.). 2017. *Syllabus of Plant Families – A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*. 13th ed. Part 2/2. Photoautotrophic eukaryotic Algae. Rhodophyta. Stuttgart. 171 p.
- Gawryluk R.M.R., Tikhonenkov D.V., Hehenberger E., Husnik F., Mylnikov A.P., Keeling P.J. 2019. Non-photosynthetic predators are sister to red algae. – *Nature* 572: 240–243.
<https://doi.org/10.1038/s41586-019-1398-6>
- Gómez F. 2020. Diversity and classification of dinoflagellates. – In: *Dinoflagellates. Classification, Evolution, Physiology and Ecological Significance*. Albuquerque. P. 1–38.

- Guiry M.D. 2012. How many species of algae are there? – *J. Phycol.* 48 (5): 1057–1063.
<https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2012.01222.x>
- Hackett J.D., Su Yoon H., Li S., Reyes-Prieto A., Rümmele S.E., Bhattacharya D. 2007. Phylogenomic analysis supports the monophyly of Cryptophytes and Haptophytes and the association of Rhizaria with Chromalveolates. – *Mol. Biol. Evol.* 24 (8): 1702–1713.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msm089>
- Hehenberger E., Imanian B., Burki F., Keeling P.J. 2014. Evidence for the retention of two evolutionary distinct plastids in dinoflagellates with diatom endosymbionts. – *Genome Biol. Evol.* 6 (9): 2321–2334.
<https://doi.org/10.1093/gbe/evu182>
- Hrdá Š., Fousek J., Szabova J., Hampl V., Vlček Č. 2012. The plastid genome of *Eutreptiella* provides a window into the process of secondary endosymbiosis of plastid in euglenids. – *PLoS One* 7 (3): e33746.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033746>
- Janouškovec J., Horák A., Oborník M., Lukeš J., Keeling P.J. 2010. A common red algal origin of the apicomplexan, dinoflagellate, and heterokont plastids. – *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107 (24): 10949–10954.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1003335107>
- Junge W. 2019. Oxygenic photosynthesis: history, status and perspective. – *Q. Rev. Biophys.* 52 (e1): 1–17.
<https://doi.org/10.1017/S0033583518000112>
- Keeling P.J. 2009. Hacrobia Okamoto and Keeling 2009. Version 28 October 2009 (under construction). <http://tolweb.org/Hacrobia/124797/2009.10.28> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/> (accessed: 25 December 2020).
- Keeling P.J. 2010. The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. – *Philos. Trans. R. Soc. B.* 365: 729–748. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0103>
- Keeling P.J., Burger G., Durnford D.G., Lang B.F., Lee R.W., Pearlman R.E., Roger A.J., Gray M.W. 2005. The tree of eukaryotes. – *Trends Ecol. Evol.* 20 (12): 670–676.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.09.005>
- Kim E., Harrison J.W., Sudek S., Jones M.D., Wilcox H.M., Richards T.A., Worden A.Z., Archibald J.M. 2011. Newly identified and diverse plastid-bearing branch on the eukaryotic tree of life. – *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108 (4): 1496–1500.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1013337108>
- Lax G., Eglit Y., Eme L., Bertrand E.M., Roger A.J., Simpson A.G.B. 2018. Hemimastigophora is a novel supra-kingdom-level lineage of eukaryotes. – *Nature.* 564: 410–414. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0708-8>
- Letunic I., Bork P. 2019. Interactive Tree Of Life (iTOL) v4: recent updates and new developments. – *Nucleic Acids Res.* 47(W1): W256–W259.
<https://doi.org/10.1093/nar/gkz239>
- Lhee D., Ha J.S., Kim S., Park M.G., Bhattacharya D., Yoon H.S. 2019. Evolutionary dynamics of the chromatophore genome in three photosynthetic *Paulinella* species. – *Sci. Rep.* 9: 2560.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-38621-8>
- Li H.Y., Wang S., Kumar Sahu S., Marin B., Xu Y., Liang H.P., Li Z., Cheng S.F., Reder T., Cebi Z., Wittek S., Petersen M., Melkonian B., Du H.L., Yang H.M., Wang J., Wong G.K.-S., Xu X., Liu X., Van de Peer Y., Melkonian M., Liu H. 2020. The genome of *Prasinoderma coloniale* unveils the existence of a third phylum within green plants. – *Nature Eco. Evol.* 4: 1220–1231.
<https://doi.org/10.1038/s41559-020-1221-7>
- Linnæus C. 1735. *Systema naturæ, sive regna tria naturæ systematice proposita per classes, ordines, genera, & species.* Leiden. 12 p.
- Löffelhardt W., Bohnert H.J., Bryant D.A., Hagemann R. 1997. The cyanelles of *Cyanophora paradoxa*. – *Crit. Rev. Plant Sci.* 16 (4): 393–413.
<https://doi.org/10.1080/07352689709701955>
- Lyons T.W., Reinhard C.T., Planavsky N.J. 2014. The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere. – *Nature.* 506 (7488): 307–315.
<https://doi.org/10.1038/nature13068>
- Margulis L. 1974. Five-kingdom classification and the origin and evolution of cells. *Evolutionary Biology.* New York. P. 45–78.
https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6944-2_2
- Margulis L., Chapman M.J. 2009. *Kingdoms & Domains: An illustrated guide to the phyla of life on Earth.* 4th ed. London. 659 p.
- Marin B., Nowack E.C., Melkonian M. 2005. A plastid in the making: evidence for a second primary endosymbiosis. – *Protist.* 156 (4): 425–432.
<https://doi.org/10.1016/j.protis.2005.09.001>
- Mereschkowsky C. 1905. Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. – *Biol. Centralbl.* 25: 593–604.
- Merezhkowsky C.S. 1909. [The theory of two plasmas as the basis of symbiogenesis, a new doctrine of the origin of organisms]. *Kazan.* 102 s. (In Russ.).
- Moore R.B., Oborník M., Janouškovec J., Chrudimský T., Vancová M., Green D.H., Wright S.W., Davies N.W., Bolch C.J.S., Heimann K., Šlapeta J., Hoegh-Guldberg O., Logsdon Jr.J.M., Carter D.A. 2008. A photosynthetic alveolate closely related to apicomplexan parasites. – *Nature.* 451 (7181): 959–963.
<https://doi.org/10.1038/nature06635>
- Oborník M., Modrý D., Lukeš M., Černotíková-Štříbrná E., Cihlář J., Tesařová M., Kotabová E., Vancová M., Prášil O., Lukeš J. 2012. Morphology, ultrastructure and life cycle of *Vitrella brassicaformis* n. sp., n. gen., a novel chromerid from the Great Barrier Reef. – *Protist* 163 (2): 306–323.
<https://doi.org/10.1016/j.protis.2011.09.001>
- Okamoto N., Chantangsi C., Horák A., Leander B.S., Keeling P.J. 2009. Molecular phylogeny and description of the novel Katablepharid *Roombia truncata* gen. et sp. nov., and establishment of the Hacrobia taxon nov. – *PLoS One.* 4 (9): e7080.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007080>

- Petersen J., Ludewig A.K., Michael V., Bunk B., Jarek M., Baurain D., Brinkmann H. 2014. *Chromera velia*, endosymbioses and the rhodoplex hypothesis – plastid evolution in cryptophytes, alveolates, stramenopiles, and haptophytes (CASH lineages). – *Genome Biol. Evol.* 6 (3): 666–684. <https://doi.org/10.1093/gbe/evu043>
- Pfanzagl B., Zenker A., Pittenauer E., Allmaier G., Martinez-Torrecuadrada J., Schmid E. R., De Pedro M.A., Löffelhardt W. 1996. Primary structure of cyanelle peptidoglycan of *Cyanophora paradoxa*: a prokaryotic cell wall as part of an organelle envelope. – *J. Bacteriol.* 178 (2): 332–339. <https://doi.org/10.1128/JB.178.2.332-339.1996>
- Ponce-Toledo R.I., Deschamps P., López-García P., Zivanovic Y., Benzerara K., Moreira D. 2017. An early-branching freshwater cyanobacterium at the origin of plastids. – *Curr. Biol.* 27 (3): 386–391. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.11.056>
- Qiu H., Yang E.C., Bhattacharya D., Yoon H.S. 2012. Ancient gene paralogy may mislead inference of plastid phylogeny. – *Mol. Biol. Evol.* 29 (11): 3333–3343. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss137>
- Ragon M., Benzerara K., Moreira D., Tavera R., López-García P. 2014. 16S rDNA-based analysis reveals cosmopolitan occurrence but limited diversity of two cyanobacterial lineages with contrasted patterns of intracellular carbonate mineralization. – *Front. Microbiol.* 5: 331. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00331>
- Rogers M.B., Gilson P.R., Su V., McFadden G.I., Keeling P.J. 2007. The complete chloroplast genome of the chlorarachniophyte *Bigeloviella natans*: evidence for independent origins of chlorarachniophyte and euglenid secondary endosymbionts. – *Mol. Biol. Evol.* 24 (1): 54–62. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl129>
- Saldarriaga J.F., Taylor F.J.R., Keeling P.J., Cavalier-Smith T. 2001. Dinoflagellate nuclear SSU rRNA phylogeny suggests multiple plastid losses and replacements. – *J. Mol. Evol.* 53 (3): 204–213. <https://doi.org/10.1007/s002390010210>
- Saldarriaga J.F., Cavalier-Smith T., Menden-Deuer S., Keeling P.J. 2004. Molecular data and the evolutionary history of dinoflagellates. – *Europ. J. Protist.* 40 (1): 85–111. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2003.11.003>
- Sánchez-Baracaldo P., Raven J.A., Pisani D., Knoll A.H. 2017. Early photosynthetic eukaryotes inhabited low-salinity habitats. – *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114 (37): E7737–E7745. <https://doi.org/10.1073/pnas.1620089114>
- Sato N. 2019. Endosymbiotic theories of organelles revisited: retrospects and prospects. Singapore. 187 p. <https://doi.org/10.1007/978-981-15-1161-5>
- Sato N. 2020. Complex origins of chloroplast membranes with photosynthetic machineries: multiple transfers of genes from divergent organisms at different times or a single endosymbiotic event? – *J. Plant Res.* 133 (1): 15–33. <https://doi.org/10.1007/s10265-019-01157-z>
- Ševčíková T., Horák A., Klimeš V., Zbránková V., Demir-Hilton E., Sudek S., Jenkins J., Schmutz J., Příbyl P., Fousek J., Vlček C., Lang B.F., Oborník M., Worden A.Z., Eliáš M. 2015. Updating algal evolutionary relationships through plastid genome sequencing: did alveolate plastids emerge through endosymbiosis of an ochrophyte? – *Sci. Rep.* 5: 10134. <https://doi.org/10.1038/srep10134>
- Schimper A.F.W. 1883. Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörner. – *Bot. Zeit.* 41: 105–120.
- Simpson A.G., Roger A.J. 2002. Eukaryotic evolution: getting to the root of the problem. – *Curr. Biol.* 12 (20): R691–R693. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(02\)01207-1](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(02)01207-1)
- Sogin M.L. 1991. Early evolution and the origin of eukaryotes. – *Curr. Opin. Genet. Dev.* 1 (4): 457–463. [https://doi.org/10.1016/S0959-437X\(05\)80192-3](https://doi.org/10.1016/S0959-437X(05)80192-3)
- Stiller J.W., Schreiber J., Yue J., Guo H., Ding Q., Huang J. 2014. The evolution of photosynthesis in chromist algae through serial endosymbioses. – *Nat. Commun.* 5: 5764. <https://doi.org/10.1038/ncomms6764>
- Suzuki S., Hirakawa Y., Kofuji R., Sugita M., Ishida K.I. 2016. Plastid genome sequences of *Gymnochlora stellata*, *Lotharella vacuolata*, and *Partenskyella glossopodia* reveal remarkable structural conservation among chlorarachniophyte species. – *J. Plant Res.* 129 (4): 581–590. <https://doi.org/10.1007/s10265-016-0804-5>
- Tanifuji G., Onodera N.T. 2017. Cryptomonads: A model organism sheds light on the evolutionary history of genome reorganization in secondary endosymbioses. – *Adv. Bot. Res.* 84: 263–320. <https://doi.org/10.1016/bs.abr.2017.06.005>
- Vanclová A.M., Hadariová L., Hrdá Š., Hampl V. 2017. Secondary plastids of euglenophytes. – *Adv. Bot. Res.* 84: 321–358. <https://doi.org/10.1016/bs.abr.2017.06.008>
- Waller R.F., Kořený L. 2017. Plastid complexity in dinoflagellates: A picture of gains, losses, replacements and revisions. – *Adv. Bot. Res.* 84: 105–143. <https://doi.org/10.1016/bs.abr.2017.06.004>
- Whittaker R.H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. – *Science.* 163: 150–160. <https://doi.org/10.1126/science.163.3863.150>
- Woese C.R., Fox G.E. 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. – *Proc. Natl. Acad. Sci.* 74 (11): 5088–5090. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.11.5088>
- Yoon H.S., Hackett J.D., Ciniglia C., Pinto G., Bhattacharya D. 2004. A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes. – *Mol. Biol. Evol.* 21 (5): 809–818. <https://doi.org/10.1093/molbev/msh075>
- Yoon H.S., Reyes-Prieto A., Melkonian M., Bhattacharya D. 2006. Minimal plastid genome evolution in the *Paulinella endosymbiont*. – *Curr. Biol.* 16 (17): R670–R672. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.08.018>
- Zimorski V., Ku C., Martin W.F., Gould S.B. 2014. Endosymbiotic theory for organelle origins. – *Curr. Opin. Microbiol.* 22: 38–48. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2014.09.008>

ВОДОРΟΣЛИ И ЦИАНОПРОКАРИОТЫ ГРУНТОВ ОАЗИСА ХОЛМЫ ЛАРСЕМАНН (АНТАРКТИДА, СТАНЦИЯ ПРОГРЕСС)

© 2021 г. О. Я. Чаплыгина^{1,*}, С. В. Смирнова^{1,**}, Н. Б. Балашова^{2,***}

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

² Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

*e-mail: chaplygina@binran.ru,

**e-mail: SSmirnova@binran.ru

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

Поступила в редакцию 04.06.2021 г.

После доработки 18.07.2021 г.

Принята к публикации 27.07.2021 г.

Впервые представлены сведения о цианопрокариотах и водорослях — обитателях грунтов оазиса Холмы Ларсеманн в районе российской станции Прогресс. Культуральными методами выявлено 17 видов из трех отделов: Cyanoprokaryota — 6, Chlorophyta — 10, Ochrophyta — 1. Для всех видов перечислены районы Антарктиды, где они были найдены ранее. Основу изученных сообществ составляют виды, широко распространенные (*Pseudococcomyxa simplex*, *Stichococcus bacillaris*) и часто встречающиеся (*Leptolyngbya foveolaria*, *Schizochlamydeella minutissima*) в Антарктике, а также виды, выявленные лишь в нескольких районах континента (*Heterotetracystis intermedia*, *Myrmecia bisecta*, *Heterococcus* cf. *viridis*). Состав сообществ микроводорослей характерен для грунтов антарктических местообитаний. Наиболее богатыми по разнообразию таксонов оказались грунты под водорослевой и мохово-лишайниковыми дернинами во влажных, защищенных от ветра и, соответственно, хорошо прогреваемых местообитаниях.

Ключевые слова: Cyanoprokaryota, Chlorophyta, Ochrophyta, грунты, оазис Холмы Ларсеманн, Антарктида

DOI: 10.31857/S0006813621100057

Интенсивное развитие научных исследований в Антарктике, в том числе и ботанических, начатое более 50 лет назад с момента организации антарктических станций, позволило альгологам разных стран провести ряд исследований по выявлению таксономического разнообразия сообществ почвенных водорослей и цианопрокариот как материковой части Антарктиды, так и ближайших островов (Kol, 1968; Broady, 1976, 1979, 1982, 1984, 1986, 1987, 1989, 1996; Cavacini, 2001; Mataloni, Tell, 2002; Fermani et al., 2007; Zidarova, 2008; González Garraza et al., 2011; Andreeva, 2010, 2011, 2012, 2013; Chaplygina et al., 2017; Burdo et al., 2019; Andreev et al., 2020 и др.). Список обнаруженных водорослей и цианопрокариот включает более 300 видов, являющихся представителями различных систематических групп — Cyanoprokaryota (Cyanobacteria/Cyanophyta), Chlorophyta, Ochrophyta, Bacillariophyta, Charophyta.

Интерес к изучению почвенных водорослей Антарктиды вызван тем, что они, как важный

компонент наземных экосистем полярных регионов, наряду с мхами и лишайниками заметно влияют на развитие полярных почв и функционирование растительных сообществ в этих экстремальных условиях. Изучение таксономического состава наземной альгофлоры Антарктики является важным звеном в формировании наиболее полного представления о современной антарктической биоте и ее биоразнообразии. Для антарктических почв характерны сильные колебания концентрации питательных веществ, влажности и значений pH (Bölter et al., 2002). Эти факторы часто варьируют на коротких расстояниях, что приводит к мозаичности эдафической микробиоты. Цианопрокариоты и эукариотические водоросли весьма чувствительны также к перепадам температур и поэтому могут использоваться в качестве биологических индикаторов климатических изменений в антарктических экосистемах.

Первые сведения о водорослях станции Прогресс представлены в обобщающей сводке поч-

венных и аэрофильных неподвижных зеленых микроводорослей из районов работ Российской антарктической экспедиции (Andreeva, Kurbatova, 2014). Однако в районе станции Прогресс это исследование затронуло только зеленые микроводоросли-эпифиты мхов. Целью настоящей работы стало выявление наиболее полного состава альгофлоры грунтов оазиса Холмы Ларсеманн, включая представителей других систематических групп водорослей и цианопрокариот, обобщение данных по распространению выявленных видов в различных частях Антарктики и анализ альгологических сообществ исследованных местообитаний.

Самая “молодая” российская научно-исследовательская станция “Прогресс” расположена на берегу залива Олафа Прюдса. Ее открытие состоялось 1 апреля 1988 г., а к 2000 г. вся исследовательская деятельность была прекращена. Однако уже в 2003 г. работы возобновились. В настоящее время “Прогресс” считается главной российской полярной станцией: именно там находится административный, научный и логистический центр Русской Антарктиды. Для ее размещения было выбрано каменисто-песчаное плато, приподнятое на высоту 15.5 метра над уровнем моря. С восточной стороны расположены холмы Ларсеманн, с западной — Тюленья бухта залива Прюдса.

Оазис Холмы Ларсеманн расположен на юго-восточном берегу залива Прюдс (берег Ингрид Кристенсен, земля принцессы Елизаветы, Восточная Антарктида) (рис. 1). Эта по большей части свободная от ледникового покрова территория площадью 40 км² включает в себя два крупных полуострова (Сторнес и Брокнес), четыре небольших мыса, около 130 прибрежных островков и 150 озер, нередко подпруженных ледниками. Территория сложена скальными выходами из вулканических и осадочных пород различного возраста, высотой от 60 до 150 м над уровнем моря и долинами с крутыми склонами, заполненными крупнообломочными отложениями (рис. 2). Климат в районе расположения станции “Прогресс” считается довольно мягким: среднегодовая температура составляет -9.8°C , а зарегистрированный температурный минимум не опускается ниже -38°C . Среднемесячная температура летом составляет 0°C , зимой достигает -18°C . Лето здесь наступает с приближением декабря: в этом месяце температура воздуха может подняться до $+9^{\circ}\text{C}$. За короткий летний период сухие участки склонов и террас оттаивают до 40–50 см, а влажные участки долин и озерных котловин — до 80–100 см. Важной особенностью климата является наличие постоянных сильных ветров (до 90 м/с), дующих с Антарктического плато и небольшое количество осадков (250 мм в год). Немногие участки со скудной растительностью встречаются чаще в

глубине суши вдали от берега моря (Abramov et al., 2011; Andreeva, Kurbatova, 2014).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Пробы грунтов были собраны д.б.н. М.П. Андреевым (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН)) в январе 2014 г. в сезон 59-й Российской антарктической экспедиции. Они сопровождаются подробными описаниями, которые приводятся ниже.

1. $69^{\circ}23'378''$ ю.ш., $76^{\circ}23'903''$ в.д. Высота 68 м над ур. м., 1 км к югу от станции, нижняя часть пологой долины к югу от горы Бейз Ридж, у ледника Долк. Склон северо-восточной экспозиции, основание скалы у снежника. Грунт под мохово-лишайниковой дерниной. 2.01.2014.

2. $69^{\circ}23'520''$ ю.ш., $76^{\circ}24'589''$ в.д. Высота 60 м над ур. м., 1 км к юго-юго-востоку от станции, терраса над морем под горой. Пологий песчаный склон с валунами восточной экспозиции. Грунт под мохово-лишайниковой дерниной. 2.01.2014.

3. $69^{\circ}24'292''$ ю.ш., $76^{\circ}23'303''$ в.д. Высота 130 м над ур. м., 2.5 км к югу от станции, вершина горы Велл. Песчаная лунка между скалами около ледника. 2.01.2014.

4. $69^{\circ}24'033''$ ю.ш., $76^{\circ}21'679''$ в.д. Высота 95 м над ур. м., 3 км к юго-западу от станции, плоское днище долины между невысокими холмами. Ручей от снежника. Грунт под водорослевой дерниной. 7.01.2014.

5. $69^{\circ}23'272''$ ю.ш., $76^{\circ}21'497''$ в.д. Высота 5 м над ур. м., 1.5 км к юго-западу от станции, песчаная площадка под скалой у залива Нелла. Грунт под гнездом буревестника. 7.01.2014.

6. $69^{\circ}23'272''$ ю.ш., $76^{\circ}21'501''$ в.д. Высота 10 м над ур. м., 1.5 км к юго-западу от станции, терраса на берегу залива Нелла, ниже оз. Дискашн. Грунт около ручья от снежника у моря. 7.01.2014.

Пробы обработаны в лаборатории альгологии БИН РАН в 2018–2019 гг. на световом микроскопе типа Nf фирмы Carl Zeiss Jena при увеличении в $\times 40$ и $\times 100$ (иммерсия), микрофотографии выполнены на микроскопе Carl Zeiss AxioImager.A1. Используемые питательные среды, методы выделения монокультур, условия выращивания подробно описаны в ряде публикаций (Andreeva et al., 1983, Andreeva, 2011). Определение таксономической принадлежности водорослей проведено в 6 накопительных культурах и 39 монокультурах при регулярных просмотрах через 7–14 дней. Идентификация с использованием монокультур была применена, главным образом, для одноклеточных зеленых микроводорослей, поскольку их определение до вида требует наблюдений за их жизненным циклом.

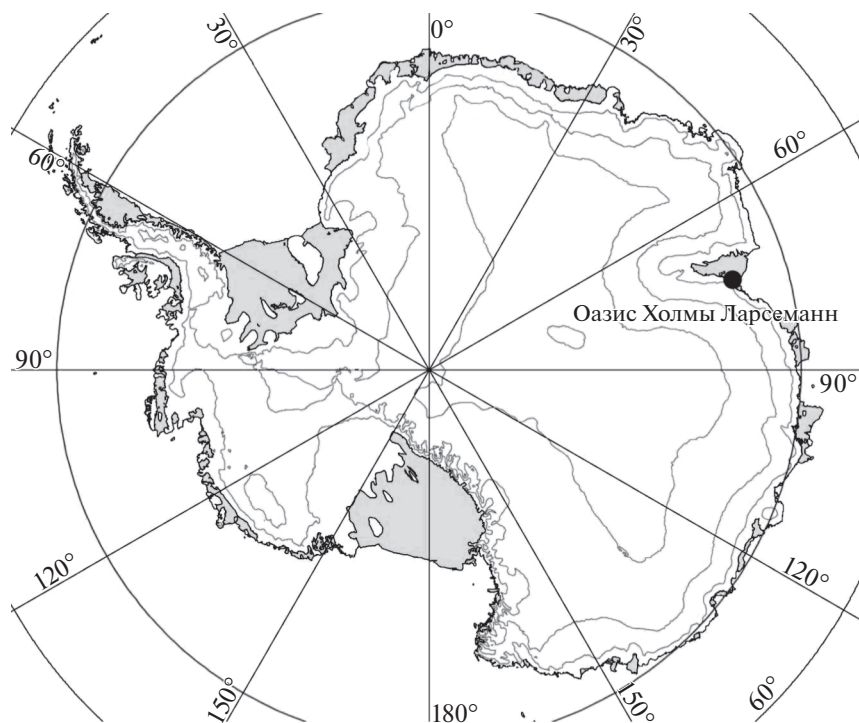


Рис. 1. Оазис Холмы Ларсеманн на карте Антарктиды.
Fig. 1. Larsemann Hills Oasis on the map of Antarctica.



Рис. 2. Типичный ландшафт оазиса Холмы Ларсеманн.
Fig. 2. Typical landscape of the Larsemann Hills Oasis.

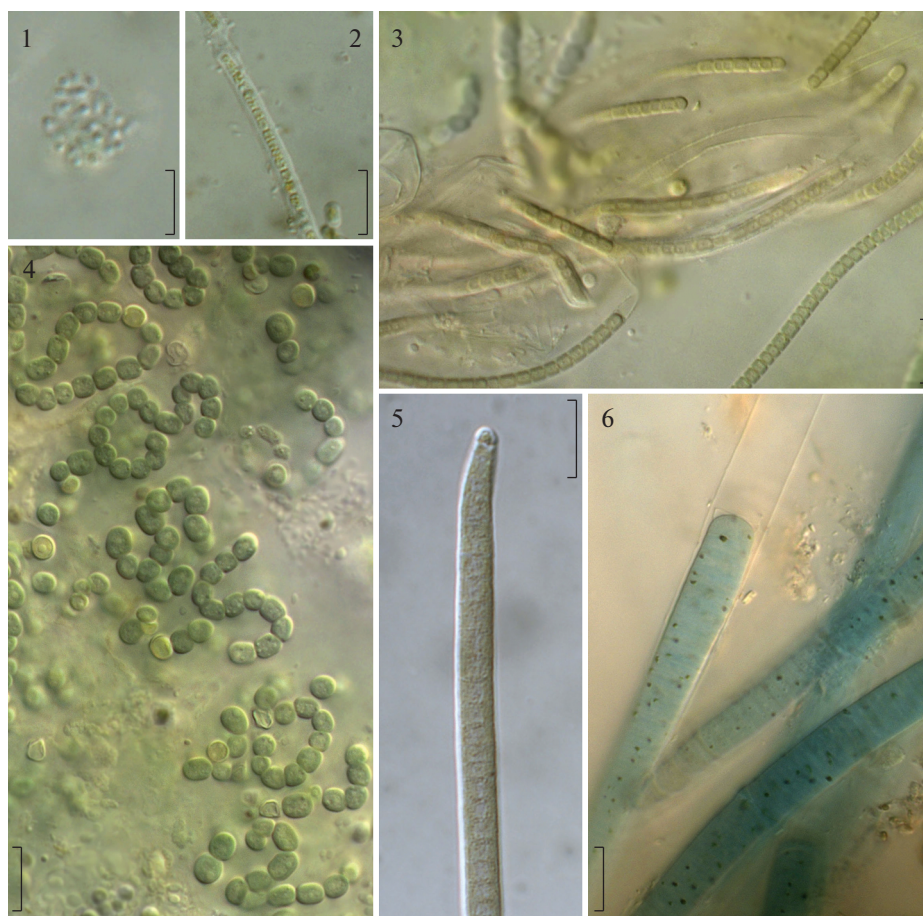


Рис. 3. Цианопрокариоты.

1 – *Aphanocapsa muscicola*; 2 – *Leptolyngbya foveolara*; 3 – *Phormidesmis priestlyi*; 4 – *Nostoc commune*; 5 – *Microcoleus vulgaris*; 6 – *Lyngbya antarctica*. Масштабная линейка – 10 мкм.

Fig. 3. Cyanoprokaryota.

1 – *Aphanocapsa muscicola*; 2 – *Leptolyngbya foveolara*; 3 – *Phormidesmis priestlyi*; 4 – *Nostoc commune*; 5 – *Microcoleus vulgaris*; 6 – *Lyngbya antarctica*. Scale bar – 10 μm.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В представленном ниже списке обнаруженных водорослей и цианопрокариот таксоны Cyanoprokaryota приведены по системе J. Komárek с соавторами (Komárek et al., 2014). В отделах Chlorophyta и Ochrophyta классы и порядки представлены согласно сводке A. Ruggiero с соавторами (Ruggiero et al., 2015), семейства, роды и виды перечислены в алфавитном порядке. Номенклатурные комбинации проверялись по электронной базе данных – *Algaebase* (Guiry, Guiry, 2021). Для удобства пользования результатами настоящего исследования и сравнения с ранее опубликованными работами по Антарктиде в скобках приведены синонимы видов. Названия водорослей и цианопрокариот, фамилии авторов приведены по стандартам базы данных International Plant Names Index (IPNI). Номера проб, в которых встречены

водоросли и цианопрокариоты, указаны после их названий. Для всех видов указываются районы Антарктики, где они были обнаружены ранее и ссылки на работы, в которых опубликованы эти данные.

Отдел CYANOPROKARYOTA

Класс CYANOPHYCEAE

Подкласс SYNECHOCOCCOPHYCIDAE

Пор. SYNECHOCOCCALES

Сем. Merismopediaceae

1. *Aphanocapsa muscicola* (Menegh.) Wille (*Microcystis muscicola* (Menegh.) Elenkin) – Проба № 6 (рис. 3.1).

Распространение: Южные Оркнейские о-ва, о-в Сигни (Broady, 1979); Земля Уилкса, о-ва

Уиндмилл (Ling, Seppelt, 1998); Земля королевы Мод (Singh et al., 2008); Антарктический п-ов, мыс Сьерва (Australian Antarctic Data Centre, 2016); Земля Мак-Робертсона, горы Принс-Чарльз, массив Клеменс (Chaplygina et al., 2017); Южные Шетландские о-ва, о-в Кинг-Джордж (Burdo et al., 2019).

Сем. Leptolyngbyaceae

2. *Leptolyngbya foveolarum* (Gomont) Anagn. et Komárek (*Phormidium foveolarum* Gomont) – Пробы № 1, 2, 4, 5 (рис. 3.2).

Распространение: Земля Эндерби, оазис Тала (Starmach, 1995); Земля Уилкса, о-ва Уиндмилл (Ling, Seppelt, 1998); Земля Виктории (Cavacini, 2001); Антарктический п-ов, мыс Сьерва (Mataloni et al., 2000, 2005; Izaguirre et al., 2001; Mataloni, Tell, 2002); Южные Шетландские о-ва, о-в Десепшен (Fermani et al., 2007); Южные Шетландские о-ва, о-в Ливингстон (Zidarova, 2008; González Garraga et al., 2011); Земля Мак-Робертсона, горы Принс-Чарльз, массив Клеменс (Chaplygina et al., 2017); Южные Шетландские о-ва, о-в Кинг-Джордж (Burdo et al., 2019).

3. *Phormidesmis priestlyi* (F.E. Fritsch) Komárek, Kaštovský, Ventura, Turicchia et J. Šmarda (*Phormidium priestleyi* F. E. Fritsch) – Проба № 5 (рис. 3.3).

Распространение: Антарктический п-ов, Южная Джорджия (Broady, 1979); Земля королевы Мод, окрестности ст. Сева (Higano, 1979); Земля принцессы Елизаветы, оазис Холмы Ларсеманн (Taton et al., 2006); Земля Виктории (Cavacini, 2001); Антарктический п-ов, мыс Сьерва (Mataloni, Tell, 2002); Земля Виктории, сухие долины Мак-Мердо (Taton et al., 2006).

Подкласс OSCILLATORIOPHYCIDAE

Пор. OSCILLATORIALES

Сем. Microcoleaceae

4. *Microcoleus vulgaris* Strunecký, Komárek et J.R. Johans. – Проба № 5 (рис. 3.5).

Распространение: Земля Мак-Робертсона, горы Принс-Чарльз, массив Клеменс (Chaplygina et al., 2017).

Сем. Oscillatoriaceae

5. *Lyngbya antarctica* Gain – Проба № 5 (рис. 3.6).

Распространение: Антарктический п-ов (Gain, 1911; Komárek, Anagnostidis, 2005); Земля Мак-Робертсона, горы Принс-Чарльз, массив Клеменс (Chaplygina et al., 2017).

Подкласс NOSTOCOPHYCIDAE

Пор. NOSTOCALES

Сем. Nostocaceae

6. *Nostoc commune* Vaucher ex Bornet et Flahault – Проба № 5 (рис. 3.4).

Распространение: Земля принцессы Елизаветы, оазис Вестфолль (Broady, 1986); о-в Росса (Broady, 1989); Южные Шетландские о-ва, о-в Кинг-Джордж (Vinocur, Pizarro, 2000); Земля Виктории (Cavacini, 2001); Земля королевы Мод (Singh et al., 2008); Земля Мак-Робертсона, горы Принс-Чарльз, массив Клеменс (Chaplygina et al., 2017).

Отдел CHLOROPHYTA

Класс CHLOROPHYCEAE

Пор. CHLAMYDOMONADALES

Сем. Actinochloridaceae

7. *Deasonia multinucleata* (Deason et Bold) Ettl et Komárek – Проба № 4.

Распространение: Земля Мак-Робертсона, горы Принс-Чарльз, массив Клеменс (Andreeva, Kurbatova, 2014; Chaplygina et al., 2017).

Сем. Tetracystaceae

8. *Heterotetracystis intermedia* E.R. Cox et Deason – Пробы № 1–6 (рис. 4.1).

Распространение: Южные Шетландские о-ва, о-в Кинг-Джордж, станция Беллинггаузен (Andreeva, 2011); Земля Эндерби, станция Молодежная (Andreeva, 2013); Земля Мак-Робертсона, горы Принс-Чарльз, массив Клеменс (Andreeva, Kurbatova, 2014; Chaplygina et al., 2017).

Пор. SPHAEROPLEALES

Сем. Bracteacoccaceae

9. *Bracteacoccus pseudominor* H.W. Bischoff et Bold – Пробы № 2, 4.

Распространение: Земля королевы Мод, оазис Ширмахера, станция Новолазаревская (Andreeva, 2012); Земля Мак-Робертсона, горы Принс-Чарльз, массив Клеменс (Chaplygina et al., 2017).

Сем. Radiococcaceae

10. *Coenochloris oleifera* (Broady) Kostikov, Darienko, Lukešová et L. Hoff. (*Sphaerocystis oleifera* Broady, *Coenocystis oleifera* (Broady) Hindák) – Пробы № 1, 4 (рис. 4.2).

Распространение: Южные Оркнейские о-ва, о-в Сигни, (Broady, 1976); Земля принцессы Елизаветы, Земля Мак-Робертсона (Broady,

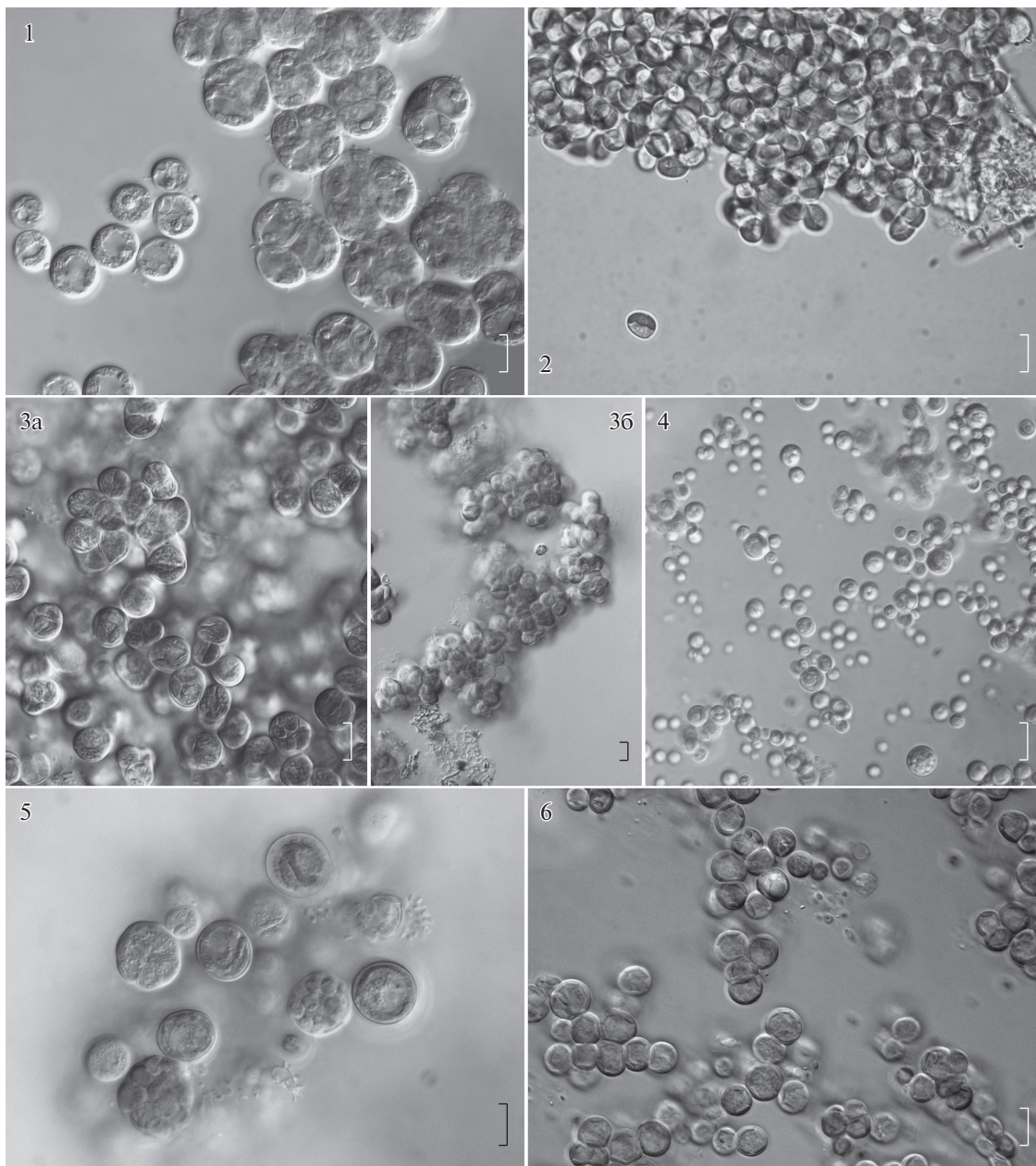


Рис. 4. Эукариотические водоросли.

1 – *Heterotetracystis intermedia*; 2 – *Coenochloris oleifera*; 3 – *Apatococcus lobatus*; 4 – *Schizochlamydeella minutissima*; 5 – *Myrmeclia bisecta*; 6 – *Heterococcus* cf. *viridis*. Масштабная линейка – 10 мкм.

Fig. 4. Eukaryotic algae.

1 – *Heterotetracystis intermedia*; 2 – *Coenochloris oleifera*; 3 – *Apatococcus lobatus*; 4 – *Schizochlamydeella minutissima*; 5 – *Myrmeclia bisecta*; 6 – *Heterococcus* cf. *viridis*. Scale bar – 10 μ m.

1982); о-в Росса, гора Эребус (Broady, 1984); Земля Виктории (Cavacini, 2001); Земля королевы Мод, оазис Ширмахера, станция Новолазаревская (Andreeva, 2012); Земля Эндерби, станция Молодежная (Andreeva, 2013); Земля Мак-Робертсона, горы Принс-Чарльз, массив Клеменс (Chaplygina et al., 2017).

Класс TREBOUXIOPHYCEAE

Пор. CHLORELLALES

Сем. Chlorellaceae

11. *Apatococcus lobatus* (Chodat) J.B. Petersen –
Пробы № 1, 4 (рис. 4.3а, 3б)

Распространение: Земля Виктории (Cavacini, 2001).

12. *Dictyosphaerium chlorelloides* (Nauman) Komárek et Pergman – Проба № 4.

Распространение: Земля принцессы Елизаветы, Земля Мак-Робертсона (Broady, 1982); Земля принцессы Елизаветы, оазис Вестфолль (Broady, 1986); Земля принцессы Елизаветы, оазис Холмы Ларсеманн, станция Прогресс (Andreeva, Kurbatova, 2014).

Сем. Oocystaceae

13. *Pseudococcomyxa simplex* (Mainx) Fott (*Coccomyxa simplex* Mainx, *Pseudococcomyxa adhaerens* Korshikov) – Пробы № 1–6.

Распространение: Земля принцессы Елизаветы, Земля Мак-Робертсона (Broady, 1982); о-в Росса, гора Эребус (Broady, 1984); Земля принцессы Елизаветы, оазис Вестфолль (Broady, 1986); Антарктический п-ов, мыс Сьерва (Mataloni et al., 2000; Mataloni, Tell, 2002; González Garraza et al., 2011); Земля Виктории (Cavacini, 2001); Южные Шетландские о-ва, о-в Десепшен (Fermani et al., 2007); Южные Шетландские о-ва, о-в Ливингстон (Zidarova, 2008); Земля Мэри Бэрд, мыс Беркс, станция Русская; нунатак Ленинградский, станция Ленинградская (Andreeva, 2010); Южные Шетландские о-ва, о-в Кинг-Джордж, станция Беллингаузен (Vinocur, Pizarro, 2000; Andreeva, 2011); Земля королевы Мод, оазис Ширмахера, станция Новолазаревская (Andreeva, 2012); Земля Эндерби, станция Молодежная (Andreeva, 2013); Земля принцессы Елизаветы, оазис Холмы Ларсеманн, станция Прогресс; Земля Мак-Робертсона, горы Принс-Чарльз, массив Клеменс (Andreeva, Kurbatova, 2014; Chaplygina et al., 2017).

14. *Schizochlamydeella minutissima* Broady – Пробы № 1, 2, 4, 6 (рис. 4.4)

Распространение: Земля принцессы Елизаветы, Земля Мак-Робертсона (Broady, 1982); о-в Росса, гора Эребус (Broady, 1984); Земля принцессы Елизаветы, оазис Вестфолль (Broady, 1986); Южные Шетландские о-ва, о-в Кинг-Джордж, станция Беллингаузен (Andreeva, 2011); Земля королевы Мод, оазис Ширмахера, станция Новолазаревская (Andreeva, 2012); Земля Эндерби, станция Молодежная (Andreeva, 2013); Земля принцессы Елизаветы, оазис Холмы Ларсеманн, станция Прогресс; Земля Мак-Робертсона, горы Принс-Чарльз, массив Клеменс (Andreeva, Kurbatova, 2014; Chaplygina et al., 2017).

Пор. PRASIOLALES

Сем. Prasiolaceae

15. *Stichococcus bacillaris* Nägeli (= *Stichococcus nivalis* Chodat) – Пробы № 1, 2, 4, 5.

Распространение: о-в Хасуэлл (Kol, 1968); о-ва Баллени (Kol, Flint, 1968); Южные Оркнейские о-ва, о-в Сигни (Broady, 1979); Земля Уилкса, о-ва Уиндмилл (Ling, 1996); Антарктический п-ов, мыс Сьерва (Mataloni et al., 1998, 2000; González Garraza et al., 2011); Земля Виктории (Cavacini, 2001); Антарктический п-ов, бухта Надежды (Bonaventura et al., 2006); Южные Шетландские о-ва, о-в Десепшен (Fermani et al., 2007); Южные Шетландские о-ва, о-в Ливингстон (Zidarova, 2008); Земля Мак-Робертсона, горы Принс-Чарльз, массив Клеменс (Chaplygina et al., 2017).

Пор. TREBOUXIALES

Сем. Trebouxiaceae

16. *Myrmeclia bisecta* Reisigl – Пробы № 1–4 (рис. 4.5)

Распространение: Антарктический п-ов, Южная Джорджия (Broady, 1979); Земля Мэри Бэрд, мыс Беркс, станция Русская; нунатак Ленинградский, станция Ленинградская (Andreeva, 2010); Южные Шетландские о-ва, о-в Кинг-Джордж, станция Беллингаузен (Andreeva, 2011).

Отдел OCHROPHYTA

Класс XANTHOPHYCEAE

Пор. TRIBONEMATALES

Сем. Heteropodiaceae

17. *Heterococcus* cf. *viridis* Chodat – Пробы № 1, 3–6 (рис. 4.6).

По общему виду, размеру клеток, строению хлоропласта данная водоросль соответствует виду *Heterococcus viridis*, но ее не удалось выделить в монокультуру и проследить весь цикл развития, в том числе образование репродуктивных клеток. В связи с этим невозможна ее точная идентификация.

Распространение *Heterococcus viridis*: Южные Оркнейские о-ва, о-в Сигни (Ettl, Gärtner, 1995); Антарктический п-ов, мыс Сьерва (Mataloni, Tell, 2002); Земля Мак-Робертсона, горы Принс-Чарльз, массив Клеменс (Chaplygina et al., 2017).

В результате изучения альгофлоры грунтов оазиса Холмы Ларсеманн выявлено 17 видов из разных систематических групп: Cyanoprokaryota – 6; Chlorophyta – 10; Ochrophyta – 1.

Сравнение с данными литературы показывает, что выявленный состав сообществ микроводорослей характерен для грунтов антарктических местообитаний, но в целом альгофлора Антарктиды более разнообразна, и, кроме указанных выше групп водорослей, может включать также представителей диатомовых и десмидиевых. Отсутствие в нашем исследовании последних отчасти связано с составом используемой питатель-

Таблица 1. Встречаемость видов водорослей и циано-прокариот в пробах.
Table 1. Occurrence of algae and cyanoprokaryotes species in the samples.

Виды Species	Пробы/Samples					
	1	2	3	4	5	6
Суанопрокариота						
<i>Aphanocapsa muscicola</i>						+
<i>Leptolyngbya foveolaria</i>	+	+		+	+	
<i>Phormidesmis priestlyi</i>					+	
<i>Microcoleus vulgaris</i>					+	
<i>Lynghya antarctica</i>					+	
<i>Nostoc commune</i>					+	
Chlorophyta						
<i>Deasonia multinucleata</i>				+		
<i>Heterotetracystis intermedia</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Bracteaococcus pseudominor</i>		+		+		
<i>Coenochloris oleifera</i>	+			+		
<i>Apatococcus lobatus</i>	+			+		
<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>				+		
<i>Pseudococcomyxa simplex</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Schizochlamydeella minutissima</i>	+	+		+		+
<i>Stichococcus bacillaris</i>	+	+		+	+	
<i>Myrmecia bisecta</i>	+	+	+	+		
Ochrophyta						
<i>Heterococcus</i> cf. <i>viridis</i>	+		+	+	+	+
Количество видов в пробе Number of species in the samples	9	7	4	12	9	5

ной среды, предназначенной для выделения представителей отделов Chlorophyta и Ochrophyta.

Наиболее разнообразно представлен отдел Chlorophyta – 10 видов, которые относятся к 2 классам, 5 порядкам, 8 семействам, 10 родам. Меньшее количество видов отмечено в группе Суанопрокариота – 6 видов, относящихся к 1 классу, 3 подклассам, 3 порядкам, 5 семействам, 6 родам. Из охрофитовых водорослей встречен только один вид, принадлежащий к классу желтозеленых водорослей (Xanthophyceae). При значительном представительстве таксонов выше ранга рода видовое разнообразие всех родов представлено 1 видом. Обнаруженные в изученном регионе виды водорослей и цианопрокариот ранее встречались в различных районах Антарктиды. Так вид *Pseudococcomyxa simplex* зафиксирован фактически на всех исследованных территориях Антарктики и, согласно данным Р. Broady (1987), относится к широко распространенным антарктическим водорослям. Во многих регионах Антарктиды также были найдены *Leptolyngbya foveolaria*, *Stichococcus*

bacillaris, *Schizochlamydeella minutissima*. Следует отметить, что из 7 зафиксированных ранее в районе станции Прогресс видов зеленых микроводорослей – эпифитов мхов (Andreeva, Kurbatova, 2014), 3 вида (*Dictyosphaerium chlorelloides*, *Pseudococcomyxa simplex*, *Schizochlamydeella minutissima*) были выявлены нами в грунтах оазиса Холмы Ларсеманн. Это вполне закономерно, поскольку аэрофилы – обычные обитатели поверхности почв, грунтов и других наземных субстратов, в том числе мхов и лишайников.

Наиболее богатыми по разнообразию таксонов оказались грунты под водорослевой и мохово-лишайниковыми дернинами во влажных, защищенных от ветра и соответственно хорошо прогреваемых местообитаниях (табл. 1: пробы № 1, 2, 4). В этих биотопах выявлен весь спектр обнаруженных нами зеленых и желтозеленых водорослей и один часто встречающийся в Антарктике вид цианопрокариот – *Leptolyngbya foveolaria*. Зеленые водоросли *Deasonia multinucleata*, *Bracteaococcus pseudominor*, *Coenochloris oleifera*, *Dictyosphaerium chlorelloides* и *Apatococcus lobatus* были отмечены только в этих биотопах. Резкое увеличение видового разнообразия цианопрокариот (5 видов) отмечено в песчаном грунте под гнездом буревестника (табл. 1: проба № 5), что, видимо, связано с поступлением в почву значительного количества органики. При этом цианопрокариоты *Phormidesmis priestlyi*, *Microcoleus vulgaris*, *Lynghya antarctica* и *Nostoc commune* были выявлены только в данном местообитании. Зеленые и желтозеленые водоросли здесь были представлены набором широко распространенных и часто встречаемых в Антарктике видов. Не отличались видовым разнообразием сообщества водорослей грунтов высокогорной, скалистой, сильно продуваемой части оазиса (табл. 1: проба № 3–4 вида) и береговой зоны залива Нелла (табл. 1: проба № 6–5 видов). Они были представлены видами, которые обнаружены во всех или большинстве исследованных местообитаний (*Heterotetracystis intermedia*, *Pseudococcomyxa simplex*, *Schizochlamydeella minutissima*, *Myrmecia bisecta*, *Heterococcus* cf. *viridis*). Вид *Aphanocapsa muscicola* (Суанопрокариота) был отмечен только во влажном грунте на берегу залива Нелла (табл. 1: проба № 6).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представлены первые сведения о водорослях – обитателях грунтов оазиса Холмы Ларсеманн. Выявлено 17 видов, относящихся к группам Суанопрокариота, Chlorophyta, Ochrophyta. Обнаруженные виды водорослей и цианопрокариот ранее встречались в различных районах Антарктиды, что дает основание предполагать о достаточно

полной изученности ее почвенной альгофлоры, особенно прибрежных районов материка, где расположено большинство научных станций и где проведены основные альгологические исследования. Несмотря на неоднородность микроклиматических условий местообитаний, характерных для шестого континента, сообщества микроводорослей грунтов оазиса Холмы Ларсеманн не отличаются специфичностью. Основу сообществ изученных биотопов составляют широко распространенные и часто встречающиеся в Антарктике виды — *Pseudococcomyxa simplex*, *Stichococcus bacillaris*, *Schizochlamydeella minutissima*, *Leptolyngbya foveolaria*, а также виды, выявленные лишь в нескольких районах материка — *Heterotetracystis intermedia*, *Myrmecia bisecta*, *Heterococcus* cf. *viridis*. Наибольшее видовое разнообразие представлено в сообществах грунтов межсопочных долин — областей максимального развития антарктической биоты и, соответственно, максимального биоразнообразия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за собранный материал М.П. Андрееву (БИН РАН).

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме: “Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира” (№ 121021600184-6), на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Abramov et al.] Абрамов А.А., Слеттен Р.С., Ривкина Е.М., Миронов В.А., Гиличинский Д.А. 2011. Геокриологические условия Антарктиды. — Криосфера земли. 15 (3): 3–19.
- Andreev M., Andersen D., Kurbatova L., Smirnova S., Chaplygina O. 2020. Lichens, bryophytes and terrestrial algae of the Lake Untersee Oasis (Wohlthat Massiv, Dronning Maud Land, Antarctica). — Czech Polar Reports. 10 (2): 203–225.
<https://doi.org/10.5817/cpr2020-2-16>
- [Andreeva] Андреева В.М. 2010. Неподвижные зеленые микроводоросли (Chlorophyta) в грунтах станций Ленинградская и Русская (Антарктида). — Новости сист. низш. раст. 44: 3–10.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2010.44.3>
- [Andreeva] Андреева В.М. 2011. Неподвижные зеленые микроводоросли (Chlorophyta) из грунтов станции Беллинсгаузен (остров Кинг-Джордж, Южные Шетландские острова, Антарктика). — Новости сист. низш. раст. 45: 3–16.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2011.45.3>
- [Andreeva] Андреева В.М. 2012. Неподвижные зеленые микроводоросли (Chlorophyta) из грунтов оазиса Ширмахера (окрестности станции Новолазаревская, Земля Королевы Мод, Антарктида). — Новости сист. низш. раст. 46: 4–17.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2012.46.4>
- [Andreeva] Андреева В.М. 2013. Неподвижные зеленые микроводоросли (Chlorophyta) из грунтов станции Молодежная (Антарктика). — Новости сист. низш. раст. 47: 3–12.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2013.47.3>
- [Andreeva, Kurbatova] Андреева В.М., Курбатова Л.Е. 2014. Почвенные и аэрофильные неподвижные зеленые микроводоросли (Chlorophyta) из районов работ Российской антарктической экспедиции. — Новости сист. низш. раст. 48: 12–26.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2014.48.12>
- [Andreeva et al.] Андреева В.М., Слобникова Н.В., Чаплыгина О.Я. 1983. О почвенных водорослях Оренбургской области. — Новости сист. низш. раст. 20: 3–10.
- Australian Antarctic Data Centre. Biodiversity database. Gabriela Mataloni on 18-Jun-2004© Commonwealth of Australia 2016. https://data.aad.gov.au/aadc/biodiversity/taxon_profile.cfm?taxon_id=114877
- Bölter M., Beyer L., Stonehouse B. 2002. Antarctic coastal landscapes: characteristics, ecology and research. — In: Beyer L., Bölter M. (eds) Geocology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes Ecological Studies 154. Springer, Heidelberg. P. 3–15.
- Bonaventura S.M., Vinocur A., Allende L., Pizarro H. 2006. Algal structure of the littoral epilithon in lentic water bodies at Hope Bay, Antarctic Peninsula. — Polar Biol. 29 (8): 668–680.
<https://doi.org/10.1007/s00300-005-0104-3>
- Broady P.A. 1976. Six new species of terrestrial algae from Signy Island, South Orkney Islands, Antarctica. — Brit. Phycol. J.: 387–405.
<https://doi.org/10.1080/00071617600650451>
- Broady P.A. 1979. Terrestrial algae of Signy Island, South Orkney Islands. — Sci. Rep. Brit. Antarct. Surv. 98: 1–117.
- Broady P.A. 1982. New record of chlorophycean microalgae cultured from antarctic terrestrial habitats. — Nova Hedwigia. 36 (2–4): 445–484.
- Broady P.A. 1984. Taxonomic and ecological investigation of algae on stream-warmed soil on Mt. Erebus, Ross Island, Antarctica. — Phycologia. 23 (3): 257–271.
<https://doi.org/10.2216/i0031-8884-23-3-257.1>
- Broady P.A. 1986. Ecology and taxonomy of the terrestrial algae of the Vestfold Hills. — In Antarctic oasis. Sydney. P. 165–202.
- Broady P.A. 1987. The morphology, distribution and ecology of *Pseudococcomyxa simplex* (Mainx) Fott (Chlorophyta, Chlorophyceae), a widespread terrestrial Antarctic alga. — Polar Biol. 7 (1): 25–30.
<https://doi.org/10.1007/BF00286820>
- Broady P.A. 1989. Broad-scale patterns in the distribution of aquatic and terrestrial vegetation at three ice-free re-

- gions on Ross Island, Antarctica. — *Hydrobiologia*. 172 (1): 77–95.
<https://doi.org/10.1007/BF00031614>
- Broady P.A. 1996. Diversity, distribution and dispersal of Antarctic terrestrial algae. — *Biodivers. Conversat.* 5 (11): 1307–1335.
<https://doi.org/10.1007/BF00051981>
- Burdo A., Nikitina V., Abakumov E. 2019. Algae of terrestrial biotopes near the Russian Antarctic scientific station Bellingshausen, King George Island. — *Bio Comm.* 64 (3): 189–200.
<https://doi.org/10.21638/spbu03.2019.303>
- Cavacini P. 2001. Soil algae from northern Victoria Land (Antarctica). — *Polar Biosci.* 14: 45–60.
- [Chaplygina et al.] Чаплыгина О.Я., Смирнова С.В., Балашова Н.Б. 2017. Водоросли и цианопроکاریоты из грунтов массива Клеменс (горы Принс-Чарльз, Антарктида). — *Бот. журн.* 102 (4): 477–493.
<https://doi.org/10.1134/S0006813617040032>
- Ettl H., Gärtner G. 1995. *Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen*. Stuttgart. 721 p.
- Fermani P., Mataloni G., Van de Vijver B. 2007. Soil microalgae communities on an Antarctic active volcano (Deception Island, South Shetlands). — *Polar Biol.* 30 (11): 1381–1393. <https://doi.org/10.1007/s00300-007-0299-6>
- Hirano M. 1979. Freshwater algae from Yukidori Zawa, near Syowa Station, Antarctica. — *Memories of the National Institute of Polar Research. Special Issu.* 11: 1–25.
- Gain L. 1911. Note sur trois espèces nouvelles d'algues marines provenant de la région antarctique sud-américaine. — *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*. 17: 482–484.
- González Garraza G., Mataloni G., Fermani P., Vinocur A. 2011. Ecology of algal communities of different soil types from Cierva Point, Antarctic Peninsula. — *Polar Biol.* 34 (3): 339–351.
<https://doi.org/10.1007/s00300-010-0887-8>
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2021. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> (Accessed 18.05.2021)
- Izaguirre I., Mataloni G., Allende L., Vinocur A. 2001. Summer fluctuations of microbial planktonic communities in a eutrophic lake — Cierva Point, Antarctica. — *J. Plankt. Res.* 23 (10): 1095–1109.
<https://doi.org/10.1093/plankt/23.10.1095>
- Kol E. 1968. Algae from the Antarctica. — *Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung.* 60: 71–76.
- Kol E., Flint E.A. 1968. Algae in green ice from Balleny islands, Antarctica. — *N. Z. J. Bot.* 6 (3): 249–261.
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1968.10428810>
- Komárek J., Anagnostidis K. 2005. *Cyanoprokaryota. 2. Oscillatoriales*. Süßwasserflora von Mitteleuropa. 19 (2). München. 759 p.
- Komárek J., Káštovský J., Mareš J., Johansen J.R. 2014. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacteria genera) 2014, using a polyphasic approach. — *Preslia*. 86 (4): 295–335.
- Ling H.U. 1996. Snow algae Windmill of the Island region, Antarctica. — *Hydrobiologia*. 336 (1): 99–106.
<https://doi.org/10.1007/BF00010823>
- Ling H.U., Seppelt R.D. 1998. Non-marine algae and cyanobacteria of the Windmill Islands region, Antarctica, with descriptions of two new species. — *Archiv für Hydrobiologie Supplement* 124, *Algological Studies* 89: 49–62.
https://doi.org/10.1127/algol_stud/89/1998/49
- Mataloni G., Tell G. 2002. Microalgal communities from ornithogenic soils at Cierva Point, Antarctic Peninsula. — *Polar Biol.* 25 (7): 488–491.
<https://doi.org/10.1007/s00300-002-0369-8>
- Mataloni G., Tell G., Wynn-Williams D.D. 2000. Structure and diversity of soil algal communities from Cierva Point (Antarctic Peninsula). — *Polar Biol.* 23 (3): 205–211.
<https://doi.org/10.1007/s003000050028>
- Mataloni G., Tesolín G., Tell G. 1998. Characterization of a small eutrophic Antarctic lake (Otero Lake, Cierva Point) on the basis of algal assemblages and water chemistry. — *Polar Biol.* 19 (2): 107–114.
<https://doi.org/10.1007/s003000050221>
- Mataloni G., Vinocur A., de Tezanos Pinto P. 2005. Abiotic characterization and epilithic communities of a naturally enriched stream at Cierva Point, Antarctic Peninsula. — *Antarct. Sci.* 17 (2): 163–170.
<https://doi.org/10.1017/S0954102005002579>
- Ruggiero M.A., Gordon D.P., Orrell T.M., Bailly N., Bourgoin T., Brusca R.C., Cavalier-Smith T., Michael D., Guiry M.D., Kirk P.M. 2015. A higher level classification of all living organisms. — *PLoS ONE*. 10 (4): 1–60.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119248>
- Singh S.M., Singh P., Thajuddin N. 2008. Biodiversity and distribution of cyanobacteria at Dronning Maud Land, East Antarctica. — *Acta Bot. Malac.* 33: 17–28.
<https://doi.org/10.24310/abm.v33i0.6964>
- Starmach K. 1995. Freshwater algae of the Thala Hills oasis (Enderby Land, East Antarctica). — *Polish Polar Research*. 16 (3/4): 113–148.
<https://doi.org/10.4467/2543702XSHS.17.007.7708>
- Taton A., Grubisic S., Ertz D., Hodgson D.A., Piccardi R., Biondi N., Tredici M.R., Mainini M., Losi D., Marinelli F., Willemotte A. 2006. Polyphasic study of Antarctic cyanobacterial strains. — *J. Phycol.* 42: 1257–1270.
<https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00278/x>
- Vinocur A., Pizarro H. 2000. Microbial mats of twenty-six lakes from Potter Peninsula, King George Island, Antarctica. — *Hydrobiologia*. 437 (1): 171–185.
<https://doi.org/10.1023/A:1026511125146>
- Zidarova R.P. 2008. Algae from Livingston Island (S. Shetland Islands): a checklist. — *Phytologia Balcanica*. 14 (1): 19–35.

ALGAE AND CYANOPROKARYOTES FROM THE SOILS OF THE LARSEMANN HILLS OASIS (PROGRESS STATION, ANTARCTICA)

O. Ya. Chaplygina^{a, #}, S. V. Smirnova^{a, ##}, and N. B. Balashova^{b, ###}

^a Komarov Botanical Institute RAS

Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

^b Saint Petersburg State University

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

[#] e-mail: chaplygina@binran.ru,

^{##} e-mail: SSmirnova@binran.ru

^{###} e-mail: balanataliya@yandex.ru

Information on the cyanoprokaryotes and eukaryotic algae inhabiting the grounds of the Larsemann Hills oasis in the area of the Russian station Progress is presented for the first time. The Larsemann Hills Oasis is located on the southeast coast of Prydz Bay (Ingrid Christensen Shore, Princess Elizabeth Land, East Antarctica). The oasis covers an area of 40 km². The territory is composed of rocky outcrops of volcanic and sedimentary rocks of various ages with heights from 60 to 150 m a. s. l. and valleys with steep slopes. Culture methods revealed 17 species of three divisions: Chlorophyta – 10, Cyanoprokaryota – 6, Ochrophyta – 1. For all the species, the regions of Antarctica are listed where they were found earlier. The studied communities include widespread species (*Pseudococcomyxa simplex*, *Stichococcus bacillaris*) and those frequently occurring (*Leptolyngbya foveolaria*, *Schizochlamydeella minutissima*) in the Antarctic region, as well as the species identified only in a few regions of the continent (*Heterotetracystis intermedia*, *Myrmecia bisecta*, *Heterococcus cf. viridis*). The composition of the microalgae communities is typical of the Antarctic soils. The richest in the number and diversity of taxa are the soils under algal and moss-lichen sods in humid, wind-protected and, consequently, well-warmed habitats.

Keywords: Cyanoprokaryota, Chlorophyta, Ochrophyta, soils, Larsemann Hills Oasis, Antarctica

ACKNOWLEDGMENTS

The authors are grateful to M.P. Andreyev (BIN RAS) for collecting the materials.

The work was carried out within the framework of the state assignment in accordance with the thematic plan of the Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences “Flora and systematics of algae, lichens and mosses of Russia and phytogeographically important regions of the World” (No. 121021600184-6). The microphotographs were taken using equipment of the Core Facility Center “Cell and Molecular Technologies in Plant Science” at the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science.

REFERENCES

- Abramov A.A., Sletten R.S., Rivkin E.M., Mironov V.A., Gilichinski D.A. 2011. Geocryological conditions of Antarctica. – *Earth Cryosphere*: 15 (3): 3–19 (In Russ.).
- Andreev M., Andersen D., Kurbatova L., Smirnova S., Chaplygina O. 2020. Lichens, bryophytes and terrestrial algae of the Lake Untersee Oasis (Wohlthat Massiv, Dronning Maud Land, Antarctica). – *Czech Polar Reports*. 10 (2): 203–225. <https://doi.org/10.5817/cpr2020-2-16>
- Andreeva V.M. 2010. Nonmotile green microalgae (Chlorophyta) in soils of the Leningradskaya and Russkaya stations (Antarctica). – *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*. 44: 3–10 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2010.44.3>
- Andreeva V.M. 2011. Nonmotile green microalgae (Chlorophyta) in soils of Bellinshausen station (King George island, South Shetland islands, Antarctic). – *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*. 45: 3–16 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2011.45.3>
- Andreeva V.M. 2012. Nonmotile green microalgae (Chlorophyta) in soils of Schirmacher oasis (environs of Novolazarevskaya station, Dronning Maud Land, Antarctica). – *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*. 46: 4–17 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2012.46.4>
- Andreeva V. M. 2013. Nonmotile green microalgae (Chlorophyta) in soils of Molodyozhnaya station (Antarctic). – *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*. 47: 3–12 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2013.47.3>
- Andreeva V.M., Kurbatova L.E. 2014. Terrestrial and aerophilic nonmotile green microalgae (Chlorophyta) from regions of investigation of Russian Antarctic expedition. – *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*. 48: 12–26 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2014.48.12>
- Andreeva V.M., Sdobnikova N.V., Chaplygina O.Ya. 1983. Soil algae of Orenburg region. – *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*. 20: 3–10 (In Russ.).
- Australian Antarctic Data Centre. Biodiversity database. Gabriela Mataloni on 18-Jun-2004© Commonwealth of Australia 2016. https://data.aad.gov.au/aadc/biodiversity/taxon_profile.cfm?taxon_id=114877
- Bölter M., Beyer L., Stonehouse B. 2002. Antarctic coastal landscapes: characteristics, ecology and research. – In: Beyer L., Bölter M. (eds) *Geocology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes*. Ecological Studies 154. Springer, Heidelberg. P. 3–15.
- Bonaventura S.M., Vinocur A., Allende L., Pizarro H. 2006. Algal structure of the littoral epilithon in lentic water bodies at Hope Bay, Antarctic Peninsula. – *Polar Biol*. 29 (8): 668–680. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0104-3>

- Broady P.A. 1976. Six new species of terrestrial algae from Signy Island, South Orkney Islands, Antarctica. — *Brit. Phycol. J.* 11 (4): 387–405.
<https://doi.org/10.1080/00071617600650451>
- Broady P.A. 1979. Terrestrial algae of Signy Island, South Orkney Islands. — *Sci. Rep. Brit. Antarc. Surv.* 98: 1–117.
- Broady P.A. 1982. New record of chlorophycean micro-algae cultured from antarctic terrestrial habitats. — *Nova Hedwigia.* 36 (2–4): 445–484.
- Broady P.A. 1984. Taxonomic and ecological investigation of algae on stream-warmed soil on Mt. Erebus, Ross Island, Antarctica. — *Phycologia.* 23 (3): 257–271.
<https://doi.org/10.2216/i0031-8884-23-3-257.1>
- Broady P.A. 1986. Ecology and taxonomy of the terrestrial algae of the Vestfold Hills. — *In Antarctic oasis.* Sydney. P. 165–202.
- Broady P.A. 1987. The morphology, distribution and ecology of *Pseudococcomyxa simple* (Mainx) Fott (Chlorophyta, Chlorophyceae), a widespread terrestrial Antarctic alga. — *Polar Biol.* 7 (1): 25–30.
<https://doi.org/10.1007/BF00286820>
- Broady P.A. 1989. Broad-scale patterns in the distribution of aquatic and terrestrial vegetation at three ice-free regions on Ross Island, Antarctica. — *Hydrobiologia.* 172 (1): 77–95. <https://doi.org/10.1007/BF00031614>
- Broady P.A. 1996. Diversity, distribution and dispersal of Antarctic terrestrial algae. — *Biodivers. Conversat.* 5 (11): 1307–1335.
<https://doi.org/10.1007/BF00051981>
- Burdo A., Nikitina V., Abakumov E. 2019. Algae of terrestrial biotopes near the Russian Antarctic scientific station Bellingshausen, King George Island. — *Bio Comm.* 64 (3): 189–200.
<https://doi.org/10.21638/spbu03.2019.303>
- Cavacini P. 2001. Soil algae from northern Victoria Land (Antarctica). — *Polar Biosci.* 14: 45–60.
- Chaplygina O.Ya., Smirnova S.V., Balashova N.B. 2017. Algae and Cyanoprokaryota in soil of massiv Clemens (prince Charles mountains, antarctic continent). — *Bot. Zhurn.* 102 (4): 477–493 (In Russ).
<https://doi.org/10.1134/S0006813617040032>
- Ettl H., Gärtner G. 1995. *Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen.* Stuttgart. 721 p.
- Fermani P., Mataloni G., Van de Vijver B. 2007. Soil microalgal communities on an Antarctic active volcano (Deception Island, South Shetlands). — *Polar Biol.* 30 (11): 1381–1393. <https://doi.org/10.1007/s00300-007-0299-6>
- Hirano M. 1979. Freshwater algae from Yukidori Zawa, near Syowa Station, Antarctica. — *Memories of the National Institute of Polar Research, Special Issue.* 11: 1–25.
- Gain L. 1911. Note sur trois espèces nouvelles d'algues marines provenant de la région antarctique sud-américaine. — *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle.* 17: 482–484.
- González Garraza G., Mataloni G., Fermani P., Vinocur A. 2011. Ecology of algal communities of different soil types from Cierva Point, Antarctic Peninsula. — *Polar Biol.* 34 (3): 339–351.
<https://doi.org/10.1007/s00300-010-0887-8>
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2021. *AlgaeBase.* World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> (Accessed 18.05.2021)
- Izaguirre I., Mataloni G., Allende L., Vinocur A. 2001. Summer fluctuations of microbial planktonic communities in a eutrophic lake — Cierva Point, Antarctica. — *J. Plankt. Res.* 23 (10): 1095–1109.
<https://doi.org/10.1093/plankt/23.10.1095>
- Kol E. 1968. Algae from the Antarctica. — *Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung.* 60: 71–76.
- Kol E., Flint E.A. 1968. Algae in green ice from Balleny islands, Antarctica. — *N. Z. J. Bot.* 6 (3): 249–261.
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1968.10428810>
- Komárek J., Anagnostidis K. 2005. *Cyanoprokaryota. 2. Oscillatoriales.* Süßwasserflora von Mitteleuropa. 19 (2). München. 759 p.
- Komárek J., Kástovský J., Mareš J., Johansen J.R. 2014. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacteria genera) 2014, using a polyphasic approach. — *Preslia.* 86 (4): 295–335.
- Ling H.U. 1996. Snow algae of the Windmill Island region, Antarctica. — *Hydrobiologia.* 336 (1): 99–106.
<https://doi.org/10.1007/BF00010823>
- Ling H.U., Seppelt R.D. 1998. Non-marine algae and cyanobacteria of the Windmill Islands region, Antarctica, with descriptions of two new species. — *Archiv für Hydrobiologie Supplement* 124, *Algological Studies* 89: 49–62. https://doi.org/10.1127/algol_stud/89/1998/49
- Mataloni G., Tell G. 2002. Microalgal communities from ornithogenic soils at Cierva Point, Antarctic Peninsula. — *Polar Biol.* 25 (7): 488–491.
<https://doi.org/10.1007/s00300-002-0369-8>
- Mataloni G., Tell G., Wynn-Williams D.D. 2000. Structure and diversity of soil algal communities from Cierva Point (Antarctic Peninsula). — *Polar Biol.* 23 (3): 205–211. <https://doi.org/10.1007/s003000050028>
- Mataloni G., Tesolín G., Tell G. 1998. Characterization of a small eutrophic Antarctic lake (Otero Lake, Cierva Point) on the basis of algal assemblages and water chemistry. — *Polar Biol.* 19 (2): 107–114.
<https://doi.org/10.1007/s003000050221>
- Mataloni G., Vinocur A., de Tezanos Pinto P. 2005. Abiotic characterization and epilithic communities of a naturally enriched stream at Cierva Point, Antarctic Peninsula. — *Antarct. Sci.* 17 (2): 163–170.
<https://doi.org/10.1017/S0954102005002579>
- Ruggiero M.A., Gordon D.P., Orrell T.M., Bailly N., Bourgoin T., Brusca R.C., Cavalier-Smith T., Michael D., Guiry M.D., Kirk P.M. 2015. A higher level classification of all living organisms. — *PLoS ONE.* 10 (4): 1–60.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119248>
- Singh S.M., Singh P., Thajuddin N. 2008. Biodiversity and distribution of cyanobacteria at Dronning Maud Land, East Antarctica. — *Acta Bot. Malac.* 33: 17–28.
<https://doi.org/10.24310/abm.v33i0.6964>
- Starmach K. 1995. Freshwater algae of the Thala Hills oasis (Enderby Land, East Antarctic). — *Polish Polar Research* 16 (3/4): 113–148.
<https://doi.org/10.4467/2543702XSHS.17.007.7708>
- Taton A., Grubisic S., Ertz D., Hodgson D.A., Piccardi R., Biondi N., Tredici M.R., Mainini M., Losi D., Marinelli F., Wilmotte A. 2006. Polyphasic study of Antarctic cyanobacterial strains. — *J. Phycol.* 42: 1257–1270.
<https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00278/x>
- Vinocur A., Pizarro H. 2000. Microbial mats of twenty-six lakes from Potter Peninsula, King George Island, Antarctica. — *Hydrobiologia.* 437 (1): 171–185.
<https://doi.org/10.1023/A:1026511125146>
- Zidarova R.P. 2008. Algae from Livingston Island (S. Shetland Islands): a checklist. — *Phytologia Balcanica.* 14 (1): 19–35.

ФЛОРА МХОВ НИЛОВОЙ ПУСТЫНИ (ВОСТОЧНЫЙ САЯН, РЕСПУБЛИКА БУРЯТИЯ)

© 2021 г. О. М. Афонина

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
e-mail: stereodon@yandex.ru

Поступила в редакцию 31.05.2021 г.

После доработки 29.06.2021 г.

Принята к публикации 27.07.2021 г.

Приводится аннотированный список мхов для Ниловой Пустыни (Тункинский национальный парк, Республика Бурятия, Восточный Саян). Список, включающий 162 вида и одну разновидность, составлен на основе идентификации коллекции мхов, собранной автором во время кратковременных бриофлористических исследований в июле 2019 г. 7 видов приводятся впервые для флоры республики — *Anoetangium stracheyanum*, *Anobryum nitidum*, *Didymodon erosodenticulatus*, *Hedwigia emodica* var. *echinata*, *H. mollis*, *Homomallium japonico-adnatum*, *Pseudosymblypharis* cf. *bombayensis*, для четырех краснокнижных видов: *Gollania turgens*, *Haplocladium angustifolium*, *Pseudanomodon attenuatus*, *Struckia enervis* выявлены новые местонахождения. Обсуждается специфика флоры мхов Ниловой Пустыни, заключающаяся в относительно большой представленности азиатских, восточноазиатских и восточноазиатско-североамериканских видов.

Ключевые слова: мхи, флора, распространение, фитогеография, Нилова Пустынь, Тункинский национальный парк, Республика Бурятия, Восточный Саян, Россия

DOI: 10.31857/S0006813621100021

В июле 2019 г. кратковременные бриофлористические исследования были проведены в окрестностях небольшого пос. Нилова Пустынь (Ниловка), расположенном в Тункинском национальном парке (южные склоны Восточного Саяна, Тункинские гольцы). Это совершенно уникальное место, еще А.А. Еленкин в своем отчете о путешествии в 1902 г. в Саянских горах вместе с В.Л. Комаровым писал "... Нилова пустынь т.е. узкая и глубокая долина р. Ухе-Угуна, при впадении ее в Иркут, поражает богатством и красотой споровых" (Elenkin, 1902). Климат этого района умеренно континентальный, характерна продолжительная холодная зима и умеренно теплое лето. Наиболее холодный месяц — январь с температурой около -25°C , в июле $+15-20^{\circ}\text{C}$. Сборы мхов проводились в узкой долине р. Эхэ-Ухгунь ($51^{\circ}40'35-51^{\circ}41'39$ с.ш., $101^{\circ}39'39-101^{\circ}40'57$ в.д.), впадающей в р. Иркут. Склоны, окружающие долину реки, крутые, с выходами коренных пород или с замоховелыми каменными глыбами, иногда с участками каменных россыпей, покрыты лесами преимущественно смешанными (*Betula platyphylla*, *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*). Основные доминанты напочвенного покрова в таких лесах — широко распространенные виды мхов: *Abiethinella abietina*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomiadelphus*

triquetrus, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*, также заметную роль играют виды родов *Brachythecium*, *Plagiomnium*. Большое видовое разнообразие отмечено на замоховелых глыбах, которые очень характерны для этих лесов, и здесь были отмечены *Amphidium asiaticum*, *Anomodon minor* subsp. *integerrimus*, *Bartramia pomiformis*, *Bryoerythrophyllum ferruginascens*, *Distichium capillaceum*, *Homalia trichomanoides*, *Plagiomnium confertidens*, *Plagiothecium svalbardense*, *Thuidium assimilis* и др. Довольно разнообразный видовой состав мхов и на валежниках — это *Brothera leana*, *Haplocladium angustifolium*, *Oncophorus elongatus*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. rostratum*, *Ptilidium cristata-castrensis*, *Sanionia uncinata*, *Timmia austriaca* и др. Значительные площади на исследуемой территории занимают сосновые леса с подлеском из *Rhododendron dauricum*, моховой покров в них развит неравномерно, на почве обычны *Abietinella abietina*, *Dicranum fuscescens*, *D. japonicum*, *Mnium spinosum*, *Rhodobryum ontariense*, *Rhytidium rugosum*, также нередки *Brachythecium dahuricum*, *B. complanatum*; на камнях — *Grimmia pilifera*, *Hedwigia emodica*, *Tortula mucronifolia*. Довольно редко встречаются еловые леса, на правом берегу реки были проведены сборы во влажном березово-еловом лесу с багульником. Здесь в образовании мохово-

го покрова участвуют широко распространенные виды — *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilidium crista-castrensis*, а также *Aulacomnium palustre*, *Dicranum fragilifolium*, *Oncophorus elongatus*, *Plagiomnium cuspidatum*, виды рода *Brachythecium*. Береговые склоны по левому берегу реки часто скалистые, резко обрывающиеся в воду и практически недоступные. По берегам реки и в пойме встречаются заросли ивняков и ольховника, а также небольшие тополевыи рожицы. В ивняках и ольховниках мхи не образуют сомкнутого покрова, здесь были отмечены *Bryum pseudotriquetrum*, *Calliergonella lindbergii*, *Cratoneuron filicinum*, *Philonotis falcatum*; на камнях и крупных валунах у воды были собраны *Anomobryum concinatum*, *Bryoerythrophyllum ferruginascens*, *Bryum rutilans*, *Dichodontium pelucidum*, *Schistidium rivulare* и др. В тополевыи на стволах деревьев встречены *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Lewinskya elegans*, *Platydictia jungermannioides*, *Pylaisia polyantha*, *Zygodon sibiricus* и др. Самое высокое разнообразие мхов зарегистрировано на скальных выходах. Так на затененных влажных скалах наиболее часто встречаются — *Amphidium asiaticum*, *Brachythecium buchanani*, *Chionoloma cylindrotheca*, *Entodon concinnus*, *Isopterygiopsis catagonioides*, *Myuroclada maximowiczii*, *Plagiomnium confertidens*, *Rhodobryum roseum*, *Syntrichia submontana*, *Thuidium assimile*, а также виды родов *Didymodon*, *Schistidium*. На сухих и освещенных скалах преобладают ксерофиты — *Aloina rigida*, *Buckia vaucheri*, *Encalypta ciliata*, *E. pilifera*, *Hypnum cupressiforme*, *H. leptothallum*, *Leptopterigynandrum incurvatum*, *Syntrichia pagorum*, *Trichostomum crispulum* и др.

Небольшая территория исследования в бриофлористическом отношении оказалась очень интересной и довольно разнообразной. Первые сборы мхов здесь были проведены А.А. Еленкиным в 1902 г. во время экспедиции в Восточном Саяне. Коллекцию мхов, собранную им, определили В.Ф. Бротерус и Л.И. Савич, и результаты были опубликованы (Brotherus, Savicz, 1932). Для Ниловой Пустыни приводится 18 видов мхов, из них 3 вида мной не были собраны, это *Bartramia ithyphilla*, *Didymodon fallax*, *Syntrichia ruralis*. Образец, на основании которого указывался *Brachythecium turgidum*, был мной переопределен как *B. dahuricum*. В 1960 г. однодневные бриофлористические исследования в этом районе проводил Л.В. Бардунов. Полученные результаты были включены в монографию “Листостебельные мхи Восточного Саяна” (Bardunov, 1965). Кроме уже известных данных в этой работе для Ниловой Пустыни приводятся 6 дополнительных видов — *Anacamptodon latidens*, *Drepanocladus aduncus*, *Campyllum hispidulum*, *Dichodontium denudatum*, *Leucodon sciurioides*, *Plagiomnium ellipticum*. Следует отметить, что в настоящее время в отношении систематического положения *Campyllum hispidulum* (Brid.) Mitt.

(*Campyllum hispidulum* (Brid.) Ochyra, *Campylophyllum hispidulum* (Brid.) Hedenäs) нет однозначного мнения, в приводимом здесь аннотированном списке он рассматривается в качестве синонима *Campyllum sommerfeltii*. Кроме того, Бардунов приводит для Восточного Саяна виды с широким распространением на данной территории без конкретных указаний местонахождений, эти виды мной не учитывались при составлении списка мхов для Ниловой Пустыни.

В результате обработки собранных материалов с учетом имеющихся литературных данных для исследованной территории составлен аннотированный список мхов, включающий 162 вида, из них 7 видов являются новыми для флоры Республики Бурятия — *Anoetangium stracheyanum*, *Anomobryum nitidum*, *Didymodon erosodenticulatus*, *Hedwigia emodica* var. *echinata*, *H. mollis*, *Homomallium japonico-adnatum*, *Pseudosymblypharis* cf. *bombayensis*, в списке они отмечены звездочкой, выявлены новые местонахождения для четырех краснокнижных видов: *Gollania turgens*, *Haplocladium angustifolium*, *Pseudanomotodon attenuatus*, *Struckia enervis*. Виды в списке приводятся в алфавитном порядке, названия даны согласно “Списку мхов Восточной Европы и Северной Азии” (Ignatov et al., 2006) и “An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus” (Hodgetts et al., 2020) с учетом последних таксономических обработок. Для некоторых видов, названия которых изменились в последнее время, приводятся синонимы. После названия вида приводятся местообитания и курсивом коллекторский номер; для широко распространенных видов дается общая характеристика, для редких приводится краткий комментарий, касающийся главным образом распространения. Поскольку бриофлористические исследования в заказнике имели кратковременный характер, встречаемость видов в списке не указывается.

Abietinella abietina (Hedw.) M. Fleisch. — На территории исследования обычный, довольно распространенный вид, часто образует чистые покрытия на каменных глыбах и выходах коренных пород, в сухих сосновых рододендроновых лесах. Также указывается по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932).

Aloina rigida (Hedw.) Limpr. — Замоховелые глыбы в основании склона и скальные выходы, в нишах на мелкозем и на небольших скальных уступах, 0319(fr.); 0419(fr.).

Amblystegium serpens (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel — Скальные выходы в основании склона с зарослями осины, березы и акации, 1519.

Amphidium asiaticum Sim-Sim, Afonina et M. Stech — На выходах скальных пород в березово-пихотниковом лесу в распадке на склоне, 0119(fr.); на скалах по левому берегу реки, 0519(fr.); смешанный березово-сосновый лес, в основании ствола

березы, 0919; затененные влажные скалы в основании склона, 1619(fr). Образует чистые дерновинки или с небольшой примесью *Chionoloma cylindrotheca*, *Schistidium* sp., *Herbertus aduncus*. Вид недавно описан из Монголии (Sim-Sim et al., 2017), для Бурятии приводится с о-ва Большой Колтыгей (Чивыркуйский залив) (Czernyadjeva, Ignatova, 2017); на территории России известен в Забайкальском крае, где является нередким видом (Afonina et al., 2017), недавно был обнаружен в Республике Хакасия (Kalinina (Sergeeva), Lavrskiy, 2020). Ареал вида пока недостаточно хорошо выявлен.

Anacamptodon latidens (Besch.) Broth. — Смешанный долинный лес, в нижней части и в основании ствола тополя, 15 VII 1960. Для Ниловой Пустыни указывается Л.В. Бардуновым (Bardunov, 1965, 1974), в моих сборах отсутствует. Восточноазиатский вид, в Бурятии известны также находки на р. Снежная, в окрестностях поселков Выдрино и Танхой и на территории Байкальского заповедника (Czernyadjeva, 2007).

**Anoetangium stracheyanum* Mitt. — Замоховелые каменные глыбы в основании склона, 0319. Восточноазиатско-североамериканский вид, в России обычен на юге Приморского края, в Хабаровском крае и Амурской обл., на западе доходит до Иркутской обл.; за пределами России известен из Китая, Кореи, Японии, Вьетнама, Индии, Бирмы, востока Северной Америки (Ignatova, 2009).

Anomobryum concinnatum (Spruce) Lindb. — Замоховелые каменные глыбы в основании склона, 0319, 1619; скальные выходы, 0419, 0519; валуны по берегу реки, у воды, 1319. Встречается обычно в небольшой примеси среди других мхов, реже образует мелкие чистые дерновинки. Ранее для Ниловой Пустыни приводился Л.В. Бардуновым (Bardunov, 1965).

**A. nitidum* (Mitt.) A. Jaeger — Сосняк рододендроновый на склоне, 0819. Восточноазиатский вид, в России выявлен на Алтае, в Забайкальском крае, на о-ве Беринга, в Амурской обл. и в Приморье; за ее пределами известен в Бутане, Бирме, Индии, Японии, Непале, Пакистане (Czernyadjeva, Ignatova, 2018).

Anomodon minor (Hedw.) Fűrnr. subsp. *integerrimus* (Mitt.) Z. Iwats. — Распространенный вид на исследуемой территории, обычно образует покрытия в лесу на замоховелых глыбах и выходах коренных пород.

Aulacomnium palusre (Hedw.) Schwägr. — Смешанный березово-еловый лес с багульником, 1419. Также указывается по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932).

Barbula unguiculata Hedw. — На камнях на берегу реки у воды, s.n.

Bartramia ithyphylla Brid. — Приводится по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932), в моих сборах отсутствует, данных по экологии нет.

B. pomiformis Hedw. — Березовый папоротниковый лес с замоховелыми каменными глыбами и выходами коренных пород в распадке на склоне, в нишах среди глыб, 0119, 0319(fr).

Brachythecium baicalense Ignatov — Березовый лес на склоне, на замоховелой каменной глыбе, 0619. Довольно редкий вид, известен на юге Сибири, в Приморском крае, на Сахалине, Курилах; на западе доходит до Кемеровской обл. и Алтая (Ignatov, 2020).

B. buchananii (Hook.) A. Jaeger — Замоховелые каменные глыбы в основании склона, с примесью *Didymodon erosodenticulatus*, 1119; влажные затененные выходы коренных пород в основании склона, 1619. Восточноазиатский вид, на территории Бурятии известен в Чивыркуйском заливе на о-ве Большой Колтыгей (Czernyadjeva, Ignatova, 2017), в Алтайском заказнике (Afonina, 2019), в бывшем Ацульском заказнике (Tubanov et al., 2021); в России часто встречается на юге Дальнего Востока, в Южной Сибири и редко на Алтае, изолированные находки известны на Камчатке, в Якутии и на Среднем Урале (Ignatov, 2020).

B. cirrosum (Schwägr.) Schimp. — Березовый папоротниковый лес в распадке на склоне с каменными глыбами и выходами коренных пород, 0119; на камнях в основании склона, 0319; смешанный березово-сосновый лес, в основании ствола березы, 0919.

B. complanatum Broth. — Березовый лес, на замоховелой каменной глыбе, 0619; сосняк рододендроновый, на почве, 0819, образует обширную дерновинку с небольшой примесью *Rhodobryum ontariense*. Восточноазиатский вид, впервые в Бурятии обнаружен в Джергинском заповеднике (Tubanov et al., 2006), Нилова Пустынь — его второе местонахождение в республике. В России *B. complanatum* распространен преимущественно на юге Сибири и Дальнего Востока; за ее пределами единичные находки известны в Японии, Китае и в Монголии (Ignatov, 2020).

B. dahuricum Ignatov — Сосновый рододендроновый лес, на почве, 0819(fr.); смешанный березово-еловый лес с багульником, на валежнике, с *Plagiomnium cuspidatum*, 1419. Восточноазиатский вид, в Бурятии известен в Джергинском заповеднике, в Окинском р-не (пос. Орлик) (Ignatov, Milyutina, 2010) и в Алтайском заказнике (Afonina, 2019); довольно обычен в засушливых районах Забайкалья (Afonina et al., 2017), недавно был обнаружен в Хакасии (Kalinina (Sergeeva), Lavrskiy, 2020); за пределами России встречается в Монголии и Китае (Ignatov, 2020).

B. rotaezanum De Not. — Выходы коренных пород в основании склона на левом берегу реки, 0519(fr).

B. salebrosum (Hoffm. ex F. Weber et D. Mohr) Schimp. — На валуне на берегу реки, 1319(fr.).

Brothera leana (Sull.) Müll. Hal. — Сосняк рододендроновый на склоне, на поваленном стволе дерева, 0819. Восточноазиатско-североамериканский вид. В Бурятии известен из окрестностей поселков Аршан и Монды (Ivanov et al., 2017) и из бывшего Ацульского заказника (Tubanov et al., 2021); в России встречается в Южной Сибири и на юге Дальнего Востока (Ignatov et al., 2006); за ее пределами в Восточной Азии (Гималаи, Китай, Тайвань, Корея, Япония), а также на востоке США, в Мексике и Гватемале, единичные находки известны в Восточной Африке (Gao et al., 1999; Ireland, 2007).

Bryobrittonia longipes (Mitt.) D.G. Horton — Основание склона у дороги с нарушенным слабо задернованным растительным покровом, 1719.

Bryoerythrophyllum ferruginascens (Stirt.) Giacom. — Березовый папоротниковый лес с каменными глыбами и выходами коренных пород в распадке на склоне, на поверхности камней, 0119; замоховелые глыбы в основании склона, 0319; скальные выходы, 0419; на валуне на берегу реки, 1319.

B. inaequalifolium (Taylor) R.H. Zander — Скальные выходы по правому берегу реки, 0419. В России редкий вид, известны его единичные находки в Республике Алтай, Забайкальском крае, в Бурятии (Fedosov, Ignatova 2008), Тыве, Амурской обл. и в Приморье (Ivanov et al., 2017).

B. recurvirostrum (Hedw.) P.C. Chen (*Didymodon rubellus* Bruch, Schimp. et W. Gümbel) — Замоховелые глыбы в основании склона, 0319; скальные выходы, 0419; 0519. Также указывается по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932).

Bryum argenteum Hedw. — Скальные выходы, на мезоземе, 0419; 0719.

B. lonchocaulon Müll. Hal. — Скальные выходы по правому берегу реки, 0419(fr.). Вторая находка вида на территории Республики Бурятия, впервые он указывался для долины р. Сорок (Окинский р-н) (Afonina, Tubanova, 2010).

B. pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb. — На валуне на берегу реки, у воды, 1319; 1819 (с обильно развитыми выводковыми нитями).

B. rutilans Brid. — На мезоземе на валунах по берегу реки, 1319.

Buckia vaucheri (Lesq.) D. Rios, M.T. Gallego et J. Guerra — Замоховелые глыбы в основании склона, 0319; сухие скалы с зарослями шиповника, смородины и акации, 1119; затененные влажные скалы в основании склона, 1619.

Calliergonella lindbergii (Mitt.) Hedenäs — Обрастает валуны на берегу реки, 1319; заросли ивняка на галечнике, 1819.

Campylidium sommerfeltii (Myrin) Ochyra — Смешанный березово-еловый лес с багульником, на валежнике, в примеси к *Haplocladium angustifolium*, 1419.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. — Березовый папоротниковый лес в распадке, на почве у основания ствола березы, 0119(fr.).

Chionoloma cylindrotheca (Mitt.) M. Alonso, M.J. Cano et J. A. Jiménez (*Chionoloma daldinianum* (De Not.) M. Alonso, M.J. Cano et J.A. Jiménez, *Oxystegus daldinianus* (De Not.) Köckinger, O. Werner et Ros) — На замоховелой каменной глыбе в сосняке рододендроновом, 0819; смешанный березово-сосновый лес, в основании ствола березы, 0919; на затененных выходах коренных пород, 1619. Впервые для России вид приводился для Кавказа как *Oxystegus daldinianus* (Ignatova et al., 2012); затем был найден в Бурятии в Тункинской долине (Ellis et al., 2018). Позднее *Oxystegus daldinianus* был переведен в род *Chionoloma* (Alonso et al., 2018), а затем синонимизирован с *Chionoloma cylindrotheca* (Alonso et al., 2019).

C. tenuirostre (Hook. et Taylor) M. Alonso, M.J. Cano, J.A. Jiménez (*Oxystegus tenuirostris* (Hook. et Taylor) A.J.E. Sm. — Довольно обычный вид на исследуемой территории, чаще встречается как примесь в смешанных моховых дерновинках, но иногда образует небольшие чистые группировки на каменных глыбах, на скальных выходах коренных пород.

Claopodium pellucinerve (Mitt.) Best — Замоховелые каменные глыбы в основании склона, в небольшой примеси в смешанной моховой дерновине, 0319; смешанный березово-сосновый лес, в основании ствола березы, в примеси к *Didymodon* cf. *icmadophilus*, 0919. Восточноазиатско-североамериканский вид, в России распространен на юге Сибири и Дальнего Востока, единичные находки известны на Камчатке и Командорских островах (Ignatov, Ignatova, 2020c).

Climacium dendroides (Hedw.) F. Weber et D. Mohr — Скалы по левому берегу реки, 0519; затененные влажные скалы в основании склона, 1619. Приводится также по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932).

Cratoneuron filicinum (Hedw.) Spruce — На валунах на берегу реки, у воды, 1319; галечник по берегу реки с зарослями ивы и ольховника, 1819.

Cynodontium asperifolium (Lindb. et Arnell) Paris — Березовый папоротниковый лес в распадке на склоне, на поверхности каменной глыбы, 0119(fr.); скальные выходы на склоне, 0719(fr.). Приводится также по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932).

C. strumiferum (Hedw.) Lindb. — Березовый папоротниковый лес в распадке на склоне, на выходе коренных пород, 0119(fr.).

Cyrtomium hymenophylloides (Huebener) T.J. Kop. — На валуне на берегу реки, в небольшой примеси в смешанной дерновинке, 1319; скалы в основании склона с зарослями осины, березы и акации, 1519.

Dichodontium pellucidum (Hedw.) Schimp. — На валуне на берегу реки, в примеси к *Myuroclada longiramea*, 1319.

Dicranella grevilleana (Brid.) Schimp. — Основание склона с нарушенным слабо задернованным растительным покровом, 1719.

D. heteromalla (Hedw.) Schimp. — Основание склона с нарушенным слабо задернованным растительным покровом, 1719(fr.).

D. varia (Hedw.) Schimp. — Обочина дороги, 1019; основание склона с нарушенным слабо задернованным растительным покровом, 1719(fr.).

Dicranodontium denudatum (Brid.) E. Britton — Тенистые прибрежные скалы, на полого наклоненной поверхности камней со слоем мелкоземно-гумусного материала, *s.n.* Приводится Л.В. Бардуновым (Bardunov, 1965), в моих сборах отсутствует.

Dicranum cf. flagellare Hedw. — На большом валуне в березовом лесу, 0619.

D. fragilifolium Lindb. — Березовый папоротниковый лес на склоне в распадке с замоховелыми каменными глыбами, на валежнике, 0219; смешанный березово-еловый лес с багульником, на валежнике, 1419.

D. fuscescens Turner. — Сосняк рододендроновый на склоне, 0819; затененные влажные скалы в основании склона, 1619.

D. japonicum Mitt. — Сосняк рододендроновый на склоне по правому берегу реки, 0819. Довольно редкий восточноазиатский вид, распространен в Южной Сибири, на российском Дальнем Востоке, в Китае, Корее и Японии (Tubanova et al., 2017).

D. scoparium Hedw. — Березовый папоротниковый лес в распадке на склоне с замоховелыми каменными глыбами, на почве, 0119(fr.). Также указывается по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932).

Didymodon anserinocapitatus (X.J. Li) R.H. Zander — Скалы по левому берегу в основании склона с зарослями осины, березы и акации, 1519. Редкий восточноазиатско-североамериканский вид, впервые в Бурятии был обнаружен в Джергинском заповеднике (Sofronova et al., 2016), Нилова Пустынь — второе местонахождение в республике. В России известен в Красноярском крае, Хакасии, Алтае, Забайкальском крае; за ее пределами в Казахстане, Китае, Монголии, США (Otnyukova, 2002; Jiménez, 2006).

**D. erosodenticulatus* (Müll. Hal.) K. Saito — Сухие скалы с зарослями шиповника, смородины и

акации, 1119. Редкий восточноазиатский вид, для Бурятии приводится впервые, на территории России встречается на Алтае, в Забайкальском и Приморском краях (Afonina et al., 2010) и Командорских островах (Fedosov et al., 2012); за ее пределами известны отдельные находки в Восточной Азии (Япония, Китай, Корея, Гималаи).

D. fallax (Hedw.) R.H. Zander (*Barbula fallax* (Brid.) Brid.) — Приводится по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932), в моих сборах отсутствует.

D. ferrugineus (Schimp. ex Besch.) M.O. Hill — Скальные выходы по правому берегу реки, 0419; смешанный березово-сосновый лес, в основании ствола березы, 0919. Образует довольно обширные чистые дерновинки или с примесью *Anomodon minor* subsp. *integerrimus*, *Brachythecium cirrosum*, *B. dahuricum* и др.

D. glaucus Ryan — Замоховелые каменные глыбы в основании склона по правому берегу реки, 0319; сосняк рододендроновый на склоне, на камнях, 0819; затененные влажные скалы в основании склона, 1619. В собранных образцах представлены довольно крупные и практически чистые дерновинки, обычно в других регионах этот вид встречается в небольшой примеси среди других мхов. Редкий вид, распространен преимущественно в Европе; для Бурятии ранее приводился для островов Ушканьего архипелага и Чивыркуйского залива (Czernyadjeva, Ignatova, 2017); известны единичные находки в Иркутской обл., Забайкальском крае, на Камчатке и в Приморском крае (Ignatova, Ignatov, 2007; Czernyadjeva, 2012); за ее пределами довольно широко распространен в Европе и недавно был обнаружен в Монголии (Sofronova et al., 2016).

D. hedysarififormis Otnyukova — Скальные выходы, на мелкозем в примеси к *Schistidium pulchrum*, 0519; на скалах с зарослями осины, березы и акации, 1519.

D. icmadophilus (Schimp. ex Müll. Hal.) K. Saito — Очень полиморфный, наиболее часто встречающийся вид данного рода, характерный для мохового покрова скальных выходов, замоховелых валунов, образует довольно обширные чистые покрытия или с примесью *Distichium capillaceum*, *Didymodon ferrugineus*, *Rhodobryum* sp. и др.

D. rigidulus Hedw. — На замоховелом валуне на берегу реки, 1319.

D. validus — Замоховелые глыбы в основании склона по правому берегу реки, с примесью *D. ferrugineus*, 0319.

D. zanderi Afonina et Ignatova — Березовый папоротниковый лес с каменными глыбами и выходами коренных пород в распадке, на замоховелых глыбах, 0119, 0319; сухие скалы с зарослями шиповника, смородины и акации, 1119. Вид сравнительно недавно описан из Забайкальского края,

где в настоящее время выявлено его широкое распространение. Он также известен на Алтае, Анабарском плато, в центральной Якутии, Бурятии, на Чукотке, Камчатке, в Приморском крае (Afonina, Ignatova, 2007a; Fedosov et al., 2011; Czernyadjeva, 2012); за пределами России — в Китае и Монголии (Bai et al., 2008; Tsegmed, 2010).

Distichium capillaceum (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel — На территории исследования распространённый вид, растёт на скалах и других каменных субстратах, в нишах между каменных глыб, на почве, также на валежнике и в основании стволов деревьев.

Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst. — На берегу горячего источника, 15 VII 1960. Приводится Л.В. Бардуновым (Bardunov, 1965), в моих сборах отсутствует.

Encalypta ciliata Hedw. — На скалах, на мелкозем в трещинах и нишах, 0419; 0519; 1219(fr.).

E. pilifera Funck — Скалы, в трещинах на мелкозем, 1519(fr.); 1619(fr.).

Entodon concinnus (De Not.) Par. — Замоховелые затенённые скалы в основании склона 1219; 1619. Приводится также по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932),

E. schleicheri (Schimp.) Demeter — На территории исследования довольно распространённый вид, растёт на каменных глыбах, на скальных выходах, в лесу на валежнике, образует обширные чистые дерновинки, часто со спорофитами. Приводится также по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932).

Entosthodon pulchellus (H. Philib.) Brugués — Скальные выходы по правому берегу реки, на мелкозем, 0419(fr.); сухие скалы с зарослями шиповника, смородины и акации, 1119; скалы с зарослями осины, березы и акации, 1519(fr.).

Eurhynchiastrum pulchellum (Hedw.) Ignatov et Huttunen — Березовый папоротниковый лес, на выходах коренных пород, 0119(fr.). Довольно часто встречается как примесь в смешанных моховых дерновинках.

Fabronia ciliaris (Brid.) Brid. — Скальные выходы по правому берегу реки, 0419; сосняк рододендроновый на крутом склоне, 0819; сухие скалы с зарослями шиповника, смородины и акации, 1119. Указывается также Л.В. Бардуновым (Bardunov, 1965).

Fissidens bryoides Hedw. — Скальные выходы, 0419(fr.); 0519(fr.).

Flexitrichum gracile (Mitt.) Ignatov et Fedosov — Березовый папоротниковый лес на склоне в распадке, на валежнике, 0219.

Fontinalis antipyretica Hedw. — В воде ручья, образует густые заросли, s.n.

Funaria hygrometrica Hedw. — Основание склона с нарушенным слабо задернованным растительным покровом, 1719(fr.).

Gollania turgens (Müll. Hal.) Ando — Замоховелые каменные глыбы в основании склона, 0319. Восточноазиатско-североамериканский вид, включен в Красную книгу Республики Бурятия (Red ..., 2013). Ранее в Бурятии было известно одно местонахождение в долине р. Сорок (Окинский р-н) (Afonina, Tubanova, 2010), находка в Ниловой Пустыне является второй. На территории России *Gollania turgens* кроме Бурятии встречается на Алтае, в Иркутской обл., Якутии, Забайкальском крае, на Сахалине; за ее пределами в Северной Америке, Китае, Японии, Непале (Red ..., 2013).

Grimmia elatior Bruch ex Bals.-Criv et De Not. — На валуне на берегу реки, 1319.

G. longirostris Hook. — Березовый лес на склоне, на поверхности каменной глыбы, 0619(fr.); скальные выходы на склоне, 0719.

G. pilifera P. Beauv. — Сосняк рододендроновый на склоне, на камнях, 0819; сухие скалы с зарослями шиповника, смородины и акации, 1119; скалы в основании склона с зарослями осины, березы и акации, 1519. Восточноазиатско-североамериканский вид, довольно широко распространённый в Южной Сибири и на юге российского Дальнего Востока.

Gymnosomum aeruginosum Sm. — Замоховелые глыбы в основании склона по правому берегу реки, 0319. Образует небольшую дернинку с примесью *Hydrogonium amplexifolium* и *Didymodon* sp.

Haplocladium angustifolium (Hampe et Müll. Hal.) Broth. — Смешанный березово-еловый лес с багульником, на валежнике, 1419. Вид включен в Красную книгу Республики Бурятия (Red ..., 2013), на территории республики известен из нескольких местонахождений — окр. с. Зун-Мурино (Тункинский р-н), окр. пос. Наушки (Кяхтинский р-н) и окр. с. Малый Куналей (Бичурский р-н), недавно был обнаружен в Алтае в заказнике (Afonina, 2019) и в сборах С.Г. Казановского из Байкальского заповедника (неопубл. данные); в России встречается на Алтае, обычен в Забайкальском крае и на Дальнем Востоке.

Hedwigia czernyadjevae Ignatov, Ignatova et Fedosov — На валуне на берегу реки, 1319(fr.). Впервые для Бурятии приводится по образцу, собранному Егоровым в Булуктуевском руднике “Горка” 18 IX 1941 (Afonina et al., 2017). В настоящее время выявлено распространение этого недавно описанного вида в южной части Восточной Сибири (Якутия, Бурятия, Забайкальский край) и Хабаровском крае (Буреинский заповедник) (Ignatova, Ignatov, 2018). На основании имеющихся данных ареал вида можно характеризовать как азиатский.

H. emodica Hampe ex Müll. Hal. var. *emodica* — Сосняк рододендроновый, на камнях, 0819(fr.); затененные влажные скалы в основании склона, 1619.

**H. emodica* var. *echinata* Ignatova et Ignatov — Березовый лес, на каменной глыбе, 0619(fr.). Эта разновидность ранее была известна только на юге российского Дальнего Востока (Ignatova, Ignatov, 2018).

**H. mollis* Ignatova, Ignatov et Fedosov — Замоховелье глыбы в основании склона по правому берегу реки, 0319(fr.); скалы в основании склона с зарослями осины, березы и акации, 1519(fr.). На территории России вид распространен преимущественно в европейской части, в азиатской был известен только на Алтае (Ignatova, Ignatov, 2018).

Homalia trichomanoides (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel — На замоховелых глыбах в смешанном лесу, 0119; на валуне на берегу реки, 1319. Ранее приводился для Ниловой Пустыни Л.В. Бардуновым (Bardunov, 1965).

Homomallium connexum (Cardot) Broth. — Сухие скалы с зарослями шиповника, смородины и акации, 1119. Восточноазиатский вид, ранее в Бурятии был известен только из Джергинского заповедника (Sofronova et al., 2016); в России встречается в Южной Сибири и на Дальнем Востоке; за ее пределами в Японии, Корее, Китае (Ignatov, Ignatova, 2013).

**H. japonico-adnatum* (Broth.) Broth. — Смешанный березово-сосновый лес, в основании ствола березы, 0919; на валуне на берегу реки у воды, 1319. Восточноазиатский вид, в России был известен только по отдельным сборам в Приморском крае; за ее пределами встречается в Японии, Кореи и Китае (Ignatov, Ignatova, 2013).

Hydrogonium amplexifolium (Mitt.) P.C. Chen — Замоховелье глыбы в основании склона по правому берегу реки, 0319. Редкий вид, на территории России известны единичные находки на Алтае, в Якутии, на Таймыре и Забайкальском крае; для Бурятии впервые приводится из Окинского р-на (приблизительно в 25 км ЗЮЗ пос. Монды) (Ellis et al., 2018), Нилова Пустынь — второе местонахождение в республике.

Hypohypnum luridum (Hedw.) Jenn. — Замоховелье каменные глыбы в основании склона, 0319; сырые затененные скалы, 1919.

Hylocomiadelphus triquetrus (Hedw.) Ochyra et Stebel (*Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.) — Обычный вид на исследуемой территории, образует напочвенное покрытие в лесах вместе с *Hylocomium splendens*, *Abietinella abietina* и *Ptilium crista-castrensis*, а также растет на валежнике и каменных глыбах.

Hylocomium splendens (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel (*Hylocomium proliferum* (Brid.) Lindb.) —

Довольно обычный и широко распространенный вид, растет на почве в лесах и образует покрытия вместе с другими мхами на поверхности камней и затененных скальных выходах. Указывается также по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932).

Hymenostilium recurvirostrum (Hedw.) Dixon — Замоховелье глыбы в основании склона по правому берегу реки, 0319(fr.).

Hypnum cupressiforme Hedw. — на скальных выходах, 0419, 0519.

H. leptothallum Müll. Hal. (*Eurohypnum leptotal-lum* (Müll. Hal.) Ando) — Скальные выходы по правому берегу реки, 0419; сухие скалы с зарослями шиповника, смородины и акации, 1119. Восточноазиатский вид, в России встречается в Южной Сибири (особенно широко распространен в Забайкальском крае) и на юге Дальнего Востока (Afonina et al., 2017).

Isopterygiopsis catagonioides (Broth.) Ignatov et Ignatova — Затененные влажные скалы в основании склона, 1619. На основании молекулярно-филогенетического анализа и совокупности морфологических признаков выявлено, что растения из азиатской части России и сопредельных территорий, ранее приводимые как *Isopterygiopsis muelleriana* (Schimp.) Z. Iwats., следует относить к *I. catagonioides* (Ignatov, Ignatova, 2020a).

Jochenia pallescens (Hedw.) Hedenäs, Schlesak et D. Quandt (*Stereodon pallescens* (Hedw.) Mitt.) — Замоховелье глыбы в основании склона по правому берегу реки, 0319.

Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wilson — Основание склона с нарушенным слабо задернованным растительным покровом, 1719.

Leptopterigynandrum incurvatum Broth. — Сухие скалы с зарослями шиповника, смородины и акации, 1119. Восточноазиатский вид, описан из Китая, в России известен в Бурятии, Иркутской обл. и Забайкальском крае (Ignatov, Afonina, 2020).

Leucodon sciuroides (Hedw.) Schwägr. — Тенистые скалы северной экспозиции, на вертикальной поверхности, 15 VII 1960. Приводится Л.В. Бардуновым (Bardunov, 1965), в моих сборах отсутствует.

Lewinskya elegans (Schwägr. ex Hook. et Grev.) F. Lara, Garilleti et Goffinet — Березовый папоротниковый лес с замоховелыми глыбами на склоне в распадке, на валежнике, 0219(fr.); скальные выходы, 0419(fr.); разреженный тополевый лес по берегу реки, на стволе тополя, вместе с *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Pylaisia polyantha*, s.n.

L. sordida (Sull. et Lesq.) F. Lara, Garilleti et Goffinet — На скалах, образует мелкие дерновинки, 0419(fr.).

Lignocariosa fauriei (Cardot) Hedenäs, Schlesak, D. Quandt (*Stereodon fauriei* (Cardot) Ignatov et Ig-

natova) — Березовый папоротниковый лес на склоне в распадке, на валежнике, в примеси к *Jochenia pallescens*, 0219; сосняк рододендроновый на склоне, 0819. Восточноазиатско-североамериканский вид, в Бурятии ранее приводился из окр. пос. Бичура (Tubanova et al., 2017); в азиатской части России встречается спорадически; за ее пределами распространен в Японии, Корее, Китае, (Afonina, Ignatova, 2007b).

Mnium lycopodioides Schwägr. — Берег реки, на стволе тополя, s.n.

M. marginatum (Dicks.) P. Beauv. — Скалы по левому берегу в основании склона с зарослями осины, березы и акации, в примеси к *Cyrtomium hymenophylloides*, 1519.

M. spinosum (Voit) Schwägr. — Сосняк рододендроновый, 0819; затененные влажные скалы в основании склона, 1619. Ранее приводился для Ниловой Пустыни (скалы, на тенистых гумусированных участках) Л.В. Бардуновым (Bardunov, 1965).

M. thomsonii Schimp. — Замоховелые глыбы в основании склона, 0319.

Molendoa schliephackei (Limpr. ex Schlieph.) R.H. Zander — Обочина дороги, 1019; правый берег реки, затененные выходы коренных пород в основании склона, 1619. Таксономическое положение этого вида не совсем ясное, некоторые авторы рассматривают его как синоним *M. sendtneriana* или *M. hornschuchiana* (Hook.) Lindb. ex Limpr. Однако R.H. Zander монограф сем. Pottiaceae, признает самостоятельность *M. schliephackei* и отмечает в качестве его характерных признаков отвернутость края листа и крупные клетки пластинки листа (Zander, 1993). На территории России *M. schliephackei* приводится для Кавказа и недавно сообщалось о его находке в Бурятии в Алтачейском заказнике (Afonina, 2019).

M. sendtneriana (Bruch, Schimp. et W. Gümbel) Limpr. — Выходы коренных пород, 0419; сухие скалы с *Caragana arborescens* и зарослями кустарников *Rosa* sp., *Ribes* sp., 1119; скалы в основании склона с зарослями осины, березы и акации, 1519. Для Ниловой Пустыни также приводится по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932). Довольно распространенный вид на исследуемой территории, на скальных выходах часто образует обширные чистые покрытия, заполняет трещины и ниши.

Myurella julacea (Schwägr.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel — Обочина дороги, 1019; скалы в основании склона с зарослями осины, березы и акации, 1519.

M. sibirica (Müll. Hal.) Reimers — Замоховелые глыбы в основании склона, 0319.

Myuroclada longiramea (Müll. Hal.) Min Li, Y.F. Wang, Ignatov et Huttunen — На валуне на берегу реки, 1319.

M. maximowiczii (G.G. Borshch.) Steere et W.B. Schofield — Скальные выходы, 0419; затененные влажные скалы в основании склона, 1619. Для Ниловой Пустыни указывается Л.В. Бардуновым (Bardunov, 1965). Восточноазиатско-североамериканский вид, широко распространенный в Восточной Азии (Китай, Япония, Корея, Монголия), довольно обычный на юге российского Дальнего Востока и в Южной Сибири (Ignatov, Ignatova, 2004).

Neckera oligocarpa Bruch — Довольно обычный вид на территории исследования, растет на каменных глыбах, на скалах и выходах коренных пород, часто со спорофитами.

Nyholmiella obtusifolia (Brid.) Holmen et E. Warncke — На валуне на берегу реки, 1319.

Oncophorus elongatus (I. Hagen) Hedenäs — Березовый папоротниковый лес в распадке на склоне, 0119(fr), 0219(fr); скальные выходы на склоне, 0719(fr); смешанный березово-еловый лес с багульником, на валежнике, 1419.

Orthotrichum anomalum Hedw. — Сосняк рододендроновый на склоне, 0813; на валуне на берегу реки, 1319(fr). Указывается также по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932).

Paraleucobryum longifolium (Hedw.) Loeske — Березовый лес на склоне с каменными глыбами, в примеси к *Hedwigia emodica* var. *echinata*, 0619.

Philonotis falcata (Hook.) Mitt. — Галечник по берегу реки с зарослями ивы и ольховника, 1819.

Plagiomnium confertidens (Lindb. et Arnell) T.J. Кор. — Березовый папоротниковый лес в распадке на склоне с замоховелыми каменными глыбами, в моховых дернинках на почве и на камнях, 0119; сосняк рододендроновый на склоне, 0819; замоховелые, затененные скалы в основании склона, 1219.

P. cuspidatum (Hedw.) T.J. Кор. — Березовый папоротниковый лес с замоховелыми глыбами и выходами коренных пород в распадке на склоне, 0119; смешанный березово-еловый лес с багульником, на валежнике, 1419; затененные влажные скалы в основании склона, 1619.

P. ellipticum (Brid.) T.J. Кор. (*Mnium rugicum* Lauger) — Тенистые скалы, на гумусированных участках, 15 VII 1960. Приводится Л.В. Бардуновым (Bardunov, 1965), в моих сборах отсутствует.

P. maximowiczii (Lindb.) T.J. Кор. — Замоховелые глыбы в основании склона, 0319, 1219. Восточноазиатский вид, в России встречается в Приморье, на Курильских островах, в Хабаровском крае, в Бурятии и на юге Якутии; за ее пределами известен в Китае, Корее и Индии (Koronen, Ignatova, 2018).

P. rostratum (Schrad.) T.J. Кор. — Смешанный березово-еловый лес с багульником, на валежнике, 1419.

Plagiopus oederi (Schwägr.) Limpr. — На замоховелых каменных глыбах, 0119, 0319(fr.).

Plagiothecium svalbardense Frisvoll — Березовый папоротниковый лес в распадке на склоне, на почве, 0119(fr.).

Platydictia jungermannioides (Brid.) H.A. Crum — Разреженный тополевый лес на берегу реки, на стволе тополя, вместе с *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Pylaisia polyantha*.

Platygyrium repens (Brid.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel — Березовый лес, на каменных глыбах, 0619.

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. — Довольно обычный вид, часто является доминантом мохового покрова в лесах.

Pohlia cruda (Hedw.) Lindb. — На замоховелом валуне в основании склона, 0319(fr.).

P. nutans (Hedw.) Lindb. — На каменной глыбе в березовом лесу, в примеси к *Cynodontium asperifolium*, 0119.

Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G.L. Sm. — На каменной глыбе в березовом лесу, в примеси к *Cynodontium asperifolium*, 0119.

Pseudanomodon attenuatus (Hedw.) Ignatov et Fedosov (*Anomodon attenuatus* (Hedw.) Huebener) — Для Ниловой Пустыни приводится в Красной книге Республики Бурятия (Red ..., 2013), в моих сборах отсутствует. В Бурятии кроме Ниловой Пустыни указывается для окр. пос. Выдрино (Кабанский р-н), и о-ва Тонкий (Ушканий архипелаг); вид довольно обычен в европейской части России и на Северном Кавказе, изредка встречается на Урале и в Сибири; за ее пределами распространен в Северной и Центральной Америке, Европе, Средней и Центральной Азии (Red ..., 2013).

Pseudoleskeella nervosa (Brid.) Nyholm — Березовый лес на склоне с каменными глыбами, 0619(fr.).

P. rupestris (Berggr.) Hedenäs et L. Söderstr. — На валуне на берегу реки, 1319.

P. tectorum (Funck ex Brid.) Kindb. — Сухие скалы с зарослями шиповника, смородины и акации, 1119.

**Pseudosymblepharis* cf. *bombayensis* (Müll. Hal.) P. Sollmen — Правый берег реки, на замоховелом валуне в основании склона, 0319; est. Е.А. Игнатова. Образует мелкие чистые дерновинки или с примесью *Brachythecium cirrosus*, *Distichium capillaceum*. В России очень редкий вид, известный на Кавказе (Гунибское плато, Республики Дагестан); за ее пределами встречается в Грузии, широко распространен в тропических и субтропических регионах (Ignatova et al., 2012).

Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not. — Довольно распространенный вид на территории исследования, растет в лесах на почве, валежнике, а также в смешанных моховых дернинках на каменных глыбах. Приводится также по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932),

Pylaisia polyantha (Hedw.) Schimp. — Скальные выходы по правому берегу реки, в примеси к *Lewinskya* sp., 0419(fr.); скалы в основании склона с зарослями осины, березы и акации, 1519(fr.); разреженный тополевый лес по берегу реки, на стволе тополя, s.n. Приводится также по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932),

Rhodobryum ontariense (Kindb.) Kindb. — Замоховелые глыбы в основании склона, 0319; сосновый лес с *Rhododendron dauricum*, s.n.

R. roseum (Hedw.) Limpr. — Скальные выходы по правому берегу реки, 0419. Также указывается по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932).

Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb. — Распространенный вид на исследуемой территории, растет на почве в лесах, на скалах и выходах коренных пород, часто образует обширные чистые покрытия. Был собран также А.А. Еленкиным (Brotherus, Savicz, 1932).

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske — Обычный, часто встречающийся вид с широкой экологической амплитудой.

Schistidium lancifolium (Kindb.) H.H. Blom — Замоховелые, затененные скалы в основании склона по правому берегу реки, 1219(fr.); на валуне на берегу реки, 1319(fr.).

S. marginale H.H. Blom — На камне в сосняке рододендроновом, 0819(fr.).

S. pruinosum (Wilson) G. Rhot — На валуне на берегу реки, 1319(fr.). Редкий преимущественно европейский вид, но недавно несколько его местонахождений были обнаружены на Урале и в азиатской части России (Ignatova, Blom, 2017).

S. pulchrum H.H. Blom — Замоховелые валуны на правом берегу реки, 0319; скальные выходы, на мелкоземе, 0519(fr.), на камнях в сосновом лесу с *Rhododendron dauricum*. Образует чистые дерновинки или с примесью *Anomobryum concinatum*, *Didymodon hedyarififormis*. В азиатской части России это самый распространенный вид рода.

S. rivulare (Brid.) Podp. — На камне у воды, 1519(fr.).

S. sinensiapocarpum (Müll. Hal.) Ochuga — Скалы по левому берегу в основании склона с зарослями осины, березы и акации, 1519.

Streblotrichum convolutum (Hedw.) P. Beauv. (*Barbula convoluta* Hedw.) — Скальные выходы по правому берегу реки, 0419; основание склона с нарушенным слабо задернованным растительным покровом, 1719.

Struckia enervis (Broth.) Ignatov, T.J. Kop. et D.G. Long — Замоховелые каменные глыбы в основании склона, 0319; скалы по левому берегу реки, 0519. Редкий восточноазиатский вид, включен в Красную Книгу Республики Бурятия (Red ..., 2013), на ее территории известен в Тункинском р-не (бассейн р. Иркут и долина р. Маргасан); в России распространен в Южной Сибири, встречается в Хабаровском крае и в Якутии (хребет Сетте-Дабан) (Ignatov, Ignatova, 2020b).

Syntrichia pagorum (Milde) J.J. Amann — Скальные выходы, 0419.

S. ruralis (Hedw.) F. Weber, D. Mohr (*Totula ruralis* (Hedw.) Gaertn., Mey., Scherb.) — Приводится по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932), без указания места произрастания, в моих сборах отсутствует.

S. sinensis (Müll. Hal.) Ochyra (*Tortula alpina* (Bruch, Schimp. et W. Gümbel) Bruch) — На скалах, 0419(fr.), 1519. Также указывается по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932).

S. submontana (Broth.) Ochyra — Довольно распространенный вид на исследуемой территории, обычно на скалах и выходах коренных пород образует крупные чистые дерновины, растет также в основании стволов деревьев, спорофиты часто.

Thuidium assimile (Mitt.) A. Jaeger — Березовый лес с замоховелыми каменными глыбами и выходами коренных пород, 0119(fr.); затененные скалы в основании склона, 1219. Также указывается по сборам А.А. Еленкина (Brotherus, Savicz, 1932).

Timmia austriaca Hedw. — Скальные выходы по правому берегу реки, 0419; на валежнике в смешанном березово-еловом лесу с багульником, s.n.

T. bavarica Hessel. — Березовый папоротниковый лес в распадке на склоне, на замоховелых глыбах, 0119(fr.); затененные влажные скалы в основании склона, 1619(fr.).

T. megapolitana Hedw. — Скальные выходы, 0419(fr.); на валуне на берегу реки, 1319.

Timmiella anomala (Bruch, Schimp. et W. Gümbel) Limpr. — На каменных глыбах и на сухих скальных выходах, 0319, 0419(fr.), 1219, 1619.

Tortella fragilis (Hook. et Wilson) Limpr. — Замоховелые каменные глыбы в основании склона, 0319.

Tortula mucronifolia Schwägr. — Скальные выходы по правому берегу реки, 0419(fr.); сосняк рододендроновый на склоне, 0819.

Trichostomum crispulum Bruch — Скальные выходы по правому берегу реки, 0419(fr.); скалы в основании склона с зарослями осины, березы и акации, 1519; затененные влажные скалы в основании склона, 1619.

Zygodon sibiricus Ignatov, Ignatova, Z. Iwats. et V.C. Tan — Замоховелые каменные глыбы в основании склона, 0319; скальные выходы, 0419; сос-

няк рододендроновый на склоне, 0819; разреженный тополевый лес по берегу реки, на стволе тополя, вместе с *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Pylaisia polyantha*.

Представленный аннотированный список мхов Ниловой Пустыни включает 162 вида, из них 7 видов являются новыми для флоры Республики Бурятия — *Anoetangium stracheyanum*, *Anomobryum nitidum*, *Didymodon erosodenticulatus*, *Hedwigia emodica* var. *echinata*, *H. mollis*, *Homomallium japonico-adnatum*, *Pseudosymblypharis* cf. *bombayensis*. Особый интерес представляют находки двух последних очень редких видов, так *Homomallium japonico-adnatum* ранее в России был известен только в Приморском крае, а *Pseudosymblypharis* cf. *bombayensis* приводился только для Кавказа (Гунибское плато, Дагестан). В целом список видов небогатый, но и территория, на которой проводились исследования, небольшая с ограниченным набором местообитаний. Здесь отсутствуют сырые заболоченные растительные сообщества, соответственно во флоре не представлены виды родов *Sphagnum*, *Calliergon*, *Warnstorfia*, которые характерны для таких сообществ, и нет таких видов как *Meesia trquetra*, *Paludella squarrosa*, *Scorpidium scorpioides* и др. Кроме того, сборы мхов проводились в пределах лесного пояса, и этим обусловлено отсутствие ряда арктомонтанных видов. Особенностью выявленной флоры является высокая представленность в ней видов с азиатским, восточноазиатским и восточноазиатско-североамериканским распространением. К группе азиатских видов относятся *Amphidium asiaticum*, *Brachythecium baicalense*, *Didymodon zanderi*, *Hedwigia czernyadjjevae* — это недавно описанные виды, первые три вида являются нередкими и довольно распространенными на юге Сибири. Более представительной является группа восточноазиатских видов, среди них есть редкие, имеющие единичные местонахождения в России (*Anacamptodon latidens*, *Anomobryum nitidum*, *Didymodon erosodenticulatus*, *Homomallium connexum*, *H. japonico-adnatum*), а также виды довольно распространенные главным образом в Южной Сибири и на Дальнем Востоке (*Brachythecium buchananii*, *B. complanatum*, *B. dahuricum*, *Dicranum japonicum*, *Hypnum leptothallum*, *Leptopterigynandrum incurvatum*, *Plagiomnium maximoviczii*, *Struckia enervis*). В исследуемой флоре было выявлено 8 видов с восточноазиатско-североамериканским распространением — *Anoetangium stracheyanum*, *Brothera leana*, *Claopodium pellucinerve*, *Didymodon anserinocapitatus*, *Gollania turgens*, *Grimmia pilifera*, *Lignocariosa fauriei*, *Myuroclada maximowiczii*. Присутствие видов с преимущественно восточноазиатским распространением отмечается и для флоры печеночников Тункинского национального флорного парка (Konstantinova et al., 2018), и рассматривается это как одна из ее особенностей. Следует также отметить, что в Красной книге Республики Буря-

тия (Red ..., 2013) из 33 видов мхов 16 встречаются на территории Тункинского национального парка, это свидетельствует о наличии на данной территории рефугиумов для этих видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках госзадания по плановой теме БИН РАН “Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира”. № 121021600184-6.

Благодарю Минобрнауки за поддержку ЦКП “Гербарий ГБС РАН”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Afonina] Афонина О.М. 2019. Материалы к флоре мхов Алтачейского заказника (Республика Бурятия). — Бот. журн. 104 (11): 19–35.
https://doi.org/10.31857/S0006813619110024
- Afonina O.M., Ignatova E.A. 2007a. A new species of *Didymodon* (Pottiaceae, Musci) from Asian Russia. — *Arctoa*. 16: 133–138.
https://doi.org/10.15298/arctoa.16.12
- Afonina O.M., Ignatova E.A. 2007b. East Asian species of genus *Stereodon* (Brid.) Mitt. (Pylaisiaceae, Musci) in Russia. — *Arctoa*. 16: 7–20.
https://doi.org/10.15298/arctoa.16.02
- [Afonina, Tubanova] Афонина О.М., Тубанова Д.Я. 2010. К флоре мхов юго-западной части Бурятии (Восточный Саян). — *Новости сист. низш. раст.* 44: 257–271.
https://doi.org/10.31111/nsnr/2010.44.257
- Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Ignatova E.A., Kučera J. 2010. Five species of *Didymodon* (Pottiaceae, Bryophyta) new for Russia. — *Arctoa*. 19: 51–62.
https://doi.org/10.15298/arctoa.19.03
- [Afonina et al.] Афонина О.М., Чернядьева И.В., Игнатова Е.А., Мамонтов Ю.С. 2017. Мхи Забайкальского края. СПб. 301 с.
- Alonso M., Jiménez J.A., Cano M.J. 2018. New synonyms and typifications in *Chionoloma tenuirostre* (Pottiaceae, Bryophyta). — *Phytotaxa*. 373 (2): 147–154.
https://doi.org/10.11646/phytotaxa.373.2.5
- Alonso M., Jiménez J.A., Cano M.J. 2019. Taxonomic revision of *Chionoloma* (Pottiaceae, Bryophyta). — *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 104: 563–632.
- Bai X.-L., Yan Z., Ignatov M.S. 2008. New moss records from China. 1. — *Arctoa*. 17: 231.
https://doi.org/10.15298/arctoa.17.16
- [Bardunov] Бардунов Л.В. 1965. Листостебельные мхи Восточного Саяна. Москва–Ленинград. 161 с.
- [Bardunov] Бардунов Л.В. 1974. Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск. 169 с.
- [Brotherus, Savicz] Бротерус В.Ф., Савич Л.И. 1932. Список мхов, собранных А.А. Еленкиным в 1902 г. в Саянских горах и в Монголии. — *Изв. Бот. сада АН СССР*. 30 (1–2): 81–96.
- Czernyadjeva I.V. 2007. The genus *Anacamptodon* (Amblystegiaceae, Bryophyta) in Russia and Transcaucasia. — *Arctoa*. 16: 1–16.
https://doi.org/10.15298/arctoa.16.01
- [Czernyadjeva] Чернядьева И.В. 2012. Мхи полуострова Камчатка. СПб. 459 с.
- [Czernyadjeva, Ignatova] Чернядьева И.В., Игнатова Е.А. 2017. Мхи Ушканьего архипелага и островов Чивыркуйского залива (Забайкальский национальный парк, Республика Бурятия). — *Бот. журн.* 102 (9): 1203–1218.
- [Czernyadjeva, Ignatova] Чернядьева И.В., Игнатова Е.А. 2018. Род 2. *Anomobryum* Schimp. — *Аномобриум*. — В кн.: Флора мхов России. Т. 4. Bartramiales – Aulacomniales. М. С. 361–368.
- [Elenkin] Еленкин А.А. 1902. Краткий предварительный отчет о споровых, собранных в Саянских горах летом 1902 г. — *Изв. СПб. ботан. сада*. II: 218–220.
- Ellis L.T., Afonina O.M., Andriamiarisoa R.L., Asthana G., Bharti R., Aymerich P., Bambe B., Boiko M., Brugués M., Ruiz E., Sáez L., Cano M.J., Ros R., Čihál L., Deme J., Csiky J., Dihoru, Dřevojan P., Ezer T., Fedosov E.V., Ignatova E.A., Seregin A.P., Garcia C.A., Martins A., Sérgio C., Sim-Sim M., Rodrigues A.S.B., Gradstein S.R., Reeb C., Irmah A., Suleiman M., Koponen T., Kučera J., Lebouvier M., LiQun Y., Long D.G., Maksimov A.I., Maksimova T.A., Muñoz J., Nobis M., Nowak A., Ochya R., O’Leary S.V., Osorio F., Pisarenko O.Yu., Plášek V., Skoupá Z., Schäfer-Verwimp A., Schnyder N., Shevock J.R., Ștefănuț S., Sulayman M., Sun B.-Y., Park S.J., Tubanova D.Ya., Váně J.†, Wolski G.J., Yao K.-Y., Yoon Y.-J., Yücel E. 2018. New national and regional bryophyte records, 56. — *Journal of Bryology*. 40 (3): 271–296.
https://doi.org/10.1080/03736687.2018.1487687
- Fedosov V.E., Ignatova E.A. 2008. The genus *Bryoerythrophyllum* (Pottiaceae, Bryophyta) in Russia. — *Arctoa*. 17: 153–174.
https://doi.org/10.15298/arctoa.17.02
- Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ignatov M.S., Maksimov A.I. 2011. Rare species and preliminary list of mosses of the Anabar Plateau (Subarctic Siberia). — *Arctoa*. 20: 153–174.
https://doi.org/10.15298/arctoa.20.11
- Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ignatov M.S., Maksimov A.I., Zolotov V.I. 2012. Moss flora of Bering Island (Commandor Islands, North Pacific). — *Arctoa*. 21: 113–164.
https://doi.org/10.15298/arctoa.21.12
- Gao C., Vitt D.H., He S. 1999. Dicranaceae. — In: *Moss Flora of China*. English Version. Beijing, New York and St. Louis, Science Press and Missouri Botanical Garden. 1: 90–241.
- Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L., Caspari S., Ignatov M.S., Konstantinova N.A., Lockhart N., Papp B., Schröck C., Sim-Sim M., Bell D., Bell N.E., Blom H.H., Bruggeman-Nannenga M.A., Brugués M., Enroth J., Flatberg K.I., Garilleti R., Hedenäs L., Holyoak D.T., Hugonnot V., Kariyawasam I., Köckinger H., Kučera J., Lara F., Porley R.D. 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. — *Journal of Bryology*. 42(1):1–116.
https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329
- [Ignatov] Игнатов М.С. 2020. Сем. Brachytheciaceae Schimp. — *Брахитециевые*. — В кн.: Флора мхов

- России. Т. 5. Hypopterygiales – Hurnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). М. С. 407–588.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-List of Mosses of East Europe and North Asia. – *Arctoa*. 15: 1–130.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- [Ignatov, Afonina] Игнатов М.С., Афонина О.М. 2020. Род *Leptopterigynandrum* Müll. Hal. – Лептоптеригинандрум. – В кн.: Флора мхов России. Т. 5. Hypopterygiales – Hurnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). М. С. 219–229.
- [Ignatov, Ignatova] Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2004. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae. М. С. 609–944.
- [Ignatov, Ignatova] Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2013. Род *Homomallium* (Schimp.) Loeske – Гомомаллиум. Версия 10. III. 2013 (<http://arctoa.ru/Flora/taxonomy-ru/Homomallium-text-russian.pdf>).
- [Ignatov, Ignatova] Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2020a. Род 4. *Isopterygiopsis* Z. Iwats. – Изоптеригиопсис. – В кн.: Флора мхов России. Т. 5. Hypopterygiales – Hurnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). М. С. 82–86.
- [Ignatov, Ignatova] Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2020b. Род *Struckia* Müll. Hal. – Штрукиа. – В кн.: Флора мхов России. Т. 5. Hypopterygiales – Hurnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). М. С. 99–101.
- [Ignatov, Ignatova] Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2020c. Род *Claopodium* (Lesq. & James) Renaud & Cadot – Клаоподиум. – В кн.: Флора мхов России. Т. 5. Hypopterygiales – Hurnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). М. С. 419–423.
- Ignatov M.S., Milyutina I.A. 2010. The genus *Brachythecium* (Brachytheciaceae, Musci) in Russia: comments on species and key for identification. – *Arctoa*. 19: 1–30.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.19.01>
- Ignatova E.A. 2009. The genus *Anoetangium* (Pottiaceae, Bryophyta) in Russia. – *Arctoa*. 18: 167–176.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.18.10>
- [Ignatova, Blom] Игнатова Е.А., Блом Х.Х. 2017. Род *Schistidium*. – В кн.: Флора мхов России. Т. 2. Oedipodiales – Grimmiales. М. С. 438–551.
- Ignatova E.A., Ignatov M.S. 2007. The first record from Siberia *Didymodon glaucus* Ryan (Pottiaceae, Musci). – *Arctoa*. 16: 139–143.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.16.13>
- [Ignatova, Ignatov] Игнатова Е.А., Игнатов М.С. 2018. Порядок Hedwigiales Ochуга. – В кн.: Флора мхов России. Т. 4. Bartramiales – Aulacomniales. М. С. 48–66.
- Ignatova E.A., Kuznetsova O.I., Ignatov M.S., Köckinger H. 2012. The genera *Oxystegus* and *Pseudosymblypharis* (Pottiaceae, Bryophyta) in the Caucasus. – *Arctoa*. 21: 173–180.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.21.15>
- Ireland R.R. 2007. Dicranaceae. In: Flora North America. Editorial Committee (eds.) Flora of North America of Mexico. 27: 358–432.
- Ivanov O.V., Kolesnikova M.A., Afonina O.M., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Czernyadjeva I.V., Dudov S.V., Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ivanova E.I., Kozhin M.N., Lapshina E.D., Notov A.A., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Savchenko A.N., Teleganova V.V., Ukrainskaya G.Yu., Ignatov M.S. 2017. The database of the Moss flora of Russia. – *Arctoa*. 26 (1): 1–10.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.26.01>
- Jiménez J.A. 2006. Taxonomic revision of the genus *Didymodon* Hedw. (Pottiaceae, Bryophyta) in Europe, North Africa and southwest and central Asia. – *Journal of Hattori Botanical Laboratory*. 100: 211–292.
- [Kalinina (Sergeeva), Lavrovskiy] Калинина (Сергеева) Ю.М., Лавровский А.Ю. 2020. К флоре мхов Хакасского заповедника, кластер “Малый Абакан” (Республика Хакасия, Южная Сибирь). – *Новости сист. низш. раст.* 54 (1): 165–188.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.165>
- [Koronen, Ignatova] Копонен Т., Игнатова Е.А. 2018. Сем. Мниацеае. – В кн.: Флора мхов России. Т. 4. Bartramiales – Aulacomniales. М. С. 439–517.
- Konstantinova N.A., Mamontov Yu.S., Savchenko A.N. 2018. On the liverwort flora of Tunkinskiy National Park (Republic of Buryatia, Russia). – *Arctoa*. 27: 131–139.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.27.13>
- Otnyukova T.N. 2002. A study of the *Didymodon* species (Pottiaceae, Musci) in Russia. 1. – *Arctoa*. 11: 337–349.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.11.23>
- [Red...] Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. 2013. Улан-Удэ. 340 с.
- Sim-Sim M., Afonina O.M., Almeida T., Desamore A., Laenen B., Garcia C.A., Gonzalez-Mamcebo J.M., Stech M. 2017. Integrative taxonomy reveals too extensive lumping and a new species in the moss genus *Amphidium* (Bryophyta). – *Systematics and Biodiversity*. 15 (5): 451–463.
- Sofronova E.V. et al. 2016. New bryophyte records. 6. – *Arctoa*. 25 (1): 183–288.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.25.17>
- [Tsegmed] Цэгмэд Ц. 2010. Флора мхов Монголии. 635 р.
- [Tubanova et al.] Тубанова Д.Я., Игнатова Е.А., Золотов В.И. 2006. Новые находки мхов в Республике Бурятия. 1. Новые находки. – *Arctoa*. 15: 261–263.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.15.14>
- [Tubanova et al.] Тубанова Д.Я., Мамонтов Ю.С., Афонина О.М., Потемкин А.Д. 2017. Новые и редкие виды мхов и печеночников во флоре Республики Бурятия. – *Бот. журн.* 102 (10): 1442–1454.
- [Tubanova et al.] Тубанова Д.Я., Чернядьева И.В., Дугарова О.Д. 2021. Мхи Ангорского и бывшего Ацуль-

ского заказников (Республика Бурятия). — Бот. журн. 106 (2): 126–146.
<https://doi.org/10.31857/S0006813620120170>

Zander R.H. 1993. Genera of the Pottiaceae: Mosses of harsh environments. — Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci. 32: 378 p.

THE MOSS FLORA OF NILOVA PUSTYN' (EASTERN SAYAN, REPUBLIC OF BURYATIA)

O. M. Afonina

Komarov Botanical Institute RAS
 Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia
 e-mail: stereodon@yandex.ru

An annotated list of mosses of Nilova Pustyn' (Tunkinsky National Park, Republic of Buryatia, Eastern Sayan) is provided for the first time. The list includes 162 species, 7 of them (*Anoetangium stracheyanum*, *Anobryum nitidum*, *Didymodon erosodenticulatus*, *Hedwigia emodica* var. *echinata*, *H. mollis*, *Homomallium japonico-adnatum*, *Pseudosymblypharis* cf. *bombayensis*) being newly found in Buryatia. New localities of 4 species listed in the Red Data Book of Republic of Buryatia (*Gollania turgens*, *Haplocladium angustifolium*, *Pseudanomodon attenuatus*, *Struckia enervis*) are reported. The distribution of a number of rare species and the peculiar features of the moss flora of Nilova Pustyn' are discussed.

Keywords: mosses, distribution, flora, phytogeography, Nilova Pustyn', Tunkinsky National Park, Republic of Buryatia, Eastern Sayan, Russia

ACKNOWLEDGMENTS

The study was carried out within the institutional research project of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences “Flora and taxonomy of algae, lichens and bryophytes in Russia and phytogeographically important regions of the world”, № 121021600184-6.

I am grateful to Ministry of Education and Science for support of CKP “Herbarium of Main Botanical Garden RAS”.

REFERENCES

- Afonina O.M. 2019. Contribution to the moss flora of Al-tacheisky Sanctuary (Republic Buryatia). — Bot. Zhurn. 104 (11): 19–35 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813619110024>
- Afonina O.M., Ignatova E.A. 2007a. A new species of *Didymodon* (Pottiaceae, Musci) from Asian Russia. — Arctoa. 16: 133–138. <https://doi.org/10.15298/arctoa.16.12>
- Afonina O.M., Ignatova E.A., 2007b. East Asian species of genus *Stereodon* (Brid.) Mitt. (Pylaisiaceae, Musci) in Russia. — Arctoa. 16: 7–20.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.16.02>
- Afonina O.M., Tubanova D.Ya. 2010. To moss flora of south-west part of Buryatia (East Sayan). — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 44: 257–271 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2010.44.257>
- Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Ignatova E.A., Kučera J. 2010. Five species of *Didymodon* (Pottiaceae, Bryophyta) new for Russia. — Arctoa. 19: 51–62.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.19.03>
- Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Ignatova E.A., Mamontov Yu.S. 2017. Mosses of Zabaikalsky Territory. St. Petersburg. 301 p. (In Russ.).
- Alonso M., Jiménez J.A., Cano M.J. 2018. New synonyms and typifications in *Chionoloma tenuirostre* (Pottiaceae, Bryophyta). — Phytotaxa. 373 (2): 147–154.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.373.2.5>
- Alonso M., Jiménez J.A., Cano M.J. 2019. Taxonomic revision of *Chionoloma* (Pottiaceae, Bryophyta). — Annals of the Missouri Botanical Garden. 104: 563–632.
- Bai X.-L., Yan Z., Ignatov M.S. 2008. New moss records from China. 1. — Arctoa. 17: 231.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.17.16>
- Bardunov L.V. 1965. Mosses of East Sayan. Moscow–Leningrad. 161 p. (In Russ.).
- Bardunov L.V. 1974. Mosses of Altay and Sayan. Novosibirsk. 169 p. (In Russ.).
- Brotherus V.F., Savicz L.I. 1932. Check-list of bryophytes collected by A.A. Elenkin in 1902 in Sayan Mountains and Mongolia. — Izvestiya Botanicheskogo Sada AN SSSR. 30 (1–2): 81–96 (In Russ.).
- Czernyadjeva I.V. 2007. The genus *Anacamptodon* (Amblystegiaceae, Bryophyta) in Russia and Transcaucasia. — Arctoa. 16: 1–16.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.16.01>
- Czernyadjeva I.V. 2012. Mosses of Kamchatka Peninsula. Saint Petersburg. 459 p. (In Russ.).
- Czernyadjeva I.V., Ignatova E.A. 2017. Mosses of Ushkaniy Archipelago and islands of Chivyrkuysky Bay (Zabaykalsky National Park, Republic of Buryatia). — Bot. Zhurn. 102 (9): 1203–1218 (In Russ.).
- Czernyadjeva I.V., Ignatova E.A. 2018. Genus 2. *Anobryum* Schimp. — In: Moss flora of Russia. Vol. 4. Bartramiales – Aulacomniales. Moscow. P. 361–368 (In Russ. and Engl.).
- Elenkin A.A. 1902. A brief preliminary account of cryptogams collected in the Sayan Mountains in the summer of 1902. — Izvestiya Saint Petersburg Botanicheskogo Sada. II: 218–220.

- Ellis L.T., Afonina O.M., Andriamiarisoa R.L., Asthana G., Bharti R., Aymerich P., Bambe B., Boiko M., Brugués M., Ruiz E., Sáez L., Cano M.J., Ros R., Cihal L., Deme J., Csiky J., Dihoru, Dřevojan P., Ezer T., Fedosov V.E., Ignatova E., Seregin A.P., Garcia C.A., Martins A., Sérgio C., Sim-Sim M., Rodrigues A.S.B., Gradstein S.R., Reeb C., Irmah A., Suleiman M., Koponen T., Kučera J., Lebouvier M., LiQun Y., Long D.G., Maksimov A.I., Maksimova T.A., Muñoz J., Nobis M., Nowak A., Ochyra R., O'Leary S.V., Osorio F., Pisarenko O.Yu., Plášek V., Skoupá Z., Schäfer-Verwimp A., Schnyder N., Shevock J.R., Ștefănuț S., Sulayman M., Sun B.-Y., Park S.J., Tubanova D.Ya., Váně J.†, Wolski G.J., Yao K.-Y., Yoon Y.-J., Yücel E. 2018. New national and regional bryophyte records, 56. — *Journal of Bryology*. 40 (3): 271–296.
<https://doi.org/10.1080/03736687.2018.1487687>
- Fedosov V.E., Ignatova E.A. 2008. The genus *Bryoerythrophyllum* (Pottiaceae, Bryophyta) in Russia. — *Arctoa*. 17: 153–174. <https://doi.org/10.15298/arctoa.17.02>
- Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ignatov M.S., Maksimov A.I. 2011. Rare species and preliminary list of mosses of the Anabar Plateau (Subarctic Siberia). — *Arctoa*. 20: 153174. <https://doi.org/10.15298/arctoa.20.11>
- Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ignatov M.S., Maksimov A.I., Zolotov V.I. 2012. Moss flora of Bering Island (Commandor Islands, North Pacific). *Arctoa*. 21: 113–164. <https://doi.org/10.15298/arctoa.21.12>
- Gao C., Vitt D.H., He S. 1999. Dicranaceae. — In: Moss Flora of China. English Version. Beijing, New York and St. Louis, Science Press and Missouri Botanical Garden. 1: 90–241.
- Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L., Caspari S., Ignatov M.S., Konstantinova N.A., Lockhart N., Papp B., Schröck C., Sim-Sim M., Bell D., Bell N.E., Blom H.H., Bruggeman-Nannenga M.A., Brugués M., Enroth J., Flatberg K.I., Garilieti R., Hedenäs L., Holyoak D.T., Hugonnot V., Kariyawasam I., Köckinger H., Kučera J., Lara F., Porley R.D. 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. — *Journal of Bryology*. 42 (1): 1–116.
<https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329>
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyjadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-List of Mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa* 15: 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Ignatov M.S., Afonina O.M. 2020. *Leptopterigynandrum* Müll. Hal. — In: Moss flora of Russia. Vol. 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). Moscow. P. 219–229 (In Russ. and Engl.).
- Ignatov M.S., Milyutina I.A. 2010. The genus *Brachythecium* (Brachytheciaceae, Musci) in Russia: comments on species and key for identification. — *Arctoa*. 19: 1–30. <https://doi.org/10.15298/arctoa.19.01>
- Ignatov M.S., Ignatova E.A. 2004. Moss flora of the Middle European Russia. Vol. 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae. Moscow. P.: 609–944 (In Russ.).
- Ignatov M.S. 2020. Family Brachytheciaceae Schimp. — In: Moss flora of Russia. Vol. 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). Moscow. P. 407–588 (In Russ. and Engl.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A. 2013. Genus *Homomallium* (Schimp.) Loeske. Versia 10.III.2013 (<http://arctoa.ru/Flora/taxonomy-ru/Homomallium-text-russian.pdf>).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A. 2020a. *Isopterygiopsis* Z. Iwats. — In: Moss flora of Russia. Vol. 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). Moscow. P. 82–86 (In Russ. and Engl.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A. 2020b. Genus *Struckia*. — In: Moss flora of Russia. Vol. 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). Moscow. P. 99–101 (In Russ. and Engl.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A. 2020c. *Claopodium*. — In: Moss flora of Russia. Vol. 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). Moscow. P. 419–423 (In Russ. and Engl.).
- Ignatova E.A., Blom H.H. 2017. *Schistidium*. — In: Moss flora of Russia. Vol. 2. Oedipodiales – Grimmiiales. Moscow. P. 438–551 (In Russ. and Engl.).
- Ignatova E.A., Ignatov M.S. 2007. The first record from Siberia *Didymodon glaucus* Ryan (Pottiaceae, Musci). — *Arctoa* 16: 139–143.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.16.13>
- Ignatova E.A., Ignatov M.S. 2018. Hedwigiales Ochyra. — In: Moss flora of Russia. Vol. 4. Bartramiales – Aulacomniales. Moscow. P. 48–66 (In Russ. and Engl.).
- Ignatova E.A., Kuznetsova O.I., Ignatov M.S., Köckinger H. 2012. The genera *Oxystegus* and *Pseudosymblypharis* (Pottiaceae, Bryophyta) in the Caucasus. — *Arctoa*. 21: 173–180. <https://doi.org/10.15298/arctoa.21.15>
- Ignatova E.A. 2009. The genus *Anoetangium* (Pottiaceae, Bryophyta) in Russia. — *Arctoa*. 18: 167–176. <https://doi.org/10.15298/arctoa.18.10>
- Ivanov O.V., Kolesnikova M.A., Afonina O.M., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Czernyjadjeva I.V., Dudov S.V., Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ivanova E.I., Kozhin M.N., Lapshina E.D., Notov A.A., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Savchenko A.N., Teganova V.V., Ukrainskaya G.Yu., Ignatov M.S. 2017. The database of the Moss flora of Russia. — *Arctoa*. 26 (1): 1–10. <https://doi.org/10.15298/arctoa.26.01>
- Ireland R.R. 2007. 2007. Dicranaceae. In: Flora North America Editorial Committee (eds.) *Flora of North America of Mexico*. 27: 358–432.
- Jiménez J.A. 2006. Taxonomic revision of the genus *Didymodon* Hedw. (Pottiaceae, Bryophyta) in Europe, North Africa and southwest and central Asia. — *Journal of Hattori Botanical Laboratory*. 100: 211–292.
- Kalinina (Sergeeva) Yu.M., Lavrskiy A.Yu. 2020. Contribution to the moss flora of Khakasskiy Reserve, cluster “Malyi Abakan” (Republik of Khakassia, Soth Siberia). — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 54 (1): 165–188 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.165>
- Koponen T., Ignatova E.A. 2018. Mniaceae. — In: Moss flora of Russia. Vol. 4. Bartramiales – Aulacomniales. Moscow. P. 439–517 (In Russ. and Engl.).

- Konstantinova N.A., Mamontov Yu.S., Savchenko A.N. 2018. On the liverwort flora of Tunkinskiy National Park (Republic of Buryatia, Russia). – *Arctoa*. 27: 131–139. <https://doi.org/10.15298/arctoa.27.13>
- Otnyukova T.N. 2002. A study of the *Didymodon* species (Pottiaceae, Musci) in Russia. 1. – *Arctoa*. 11: 337–349. <https://doi.org/10.15298/arctoa.11.23>
- Red Data Book of Republic of Buryatia: Rare and endangered species of animals, plants and fungi. 2013. Ulan-Ude. 340 p. (In Russ.).
- Sim-Sim M., Afonina O.M., Almeida T., Desamore A., Laenen B., Garcia C.A., Gonzalez-Mamcebo J.M., Stech M. 2017. Integrative taxonomy reveals too extensive lumping and a new species in the moss genus *Amphidium* (Bryophyta). – *Systematics and Biodiversity*. 15 (5): 451–463.
- Sofronova E.V. et al. 2016. New bryophyte records. 6. – *Arctoa*. 25(1): 183–288. <https://doi.org/10.15298/arctoa.25.17>
- Tsegmed Ts. 2010. Moss flora of Mongolia. Moscow. 635 p. (In Russ.).
- Tubanova D.Ya., Czernyadjeva I.V., Dugarova O.D. 2020. Contribution to the moss flora of Angirsky and former Atzul'sky Reserves (Republic of Buryatia). – *Bot. Zhurn.* 106 (2): 126–146 (In Russ.). <https://doi.org/10.311857/S0006813620120170>
- Tubanova D.Ya., Ignatova E.A., Zolotov V.I. 2006. New moss records from Republic Buryatia. 1. / New records. – *Arctoa*. 15: 261–263 (In Russ.). <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.14>
- Tubanova D.Ya., Mamontov Yu.S., Afonina O.M., Potemkin A.D. 2017. New and rare species in the moss and liverwort flora of the Republic of Buryatia. – *Bot. Zhurn.* 102 (10): 1442–1454 (In Russ.).
- Zander R.H. 1993. Genera of the Pottiaceae: Mosses of harsh environments. – *Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci.* 32: 378 p.

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ МЕТОДА ГЛАВНЫХ КОМПОНЕНТ ДЛЯ ОРДИНАЦИИ ЛУГОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЙМЫ РЕКИ ВЯТКИ

© 2021 г. К. В. Щукина

*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
e-mail: vyatka_ks_72@mail.ru, schukina@binran.ru*

Поступила в редакцию 19.04.2021 г.

После доработки 20.07.2021 г.

Принята к публикации 27.07.2021 г.

Проведен анализ луговой растительности поймы реки Вятки методом непрямой ординации (РСА) с привлечением экологических шкал Л.Г. Раменского, с целью выявления основных экологических факторов, влияющих на дифференциацию синтаксонов. Ординация синтаксонов лугов поймы р. Вятки в осях 2 основных факторов с применением экологических шкал показала наличие относительно коротких градиентов в структуре используемых данных. Сообщества 21 лугового синтаксона (вариантов, субассоциаций и ассоциаций) поймы р. Вятки обладают близкими значениями увлажнения и активного почвенного богатства. Большинство из них расположены в пределах одной ступени по этим показателям и могут быть охарактеризованы как влажные луга на довольно богатых почвах. Сравнение результатов ординации формаций суходольных лугов Кировской области с пойменными синтаксонами порядка *Arrhenatheretalia* R. Tx. 1931 показало (за некоторыми исключениями) сходство местообитаний сообществ однотипных ассоциаций в пойме и на плакоре. Многофакторный анализ синтаксонов по матрице встречаемости 200 видов сосудистых растений, произрастающих в изученных луговых фитоценозах, позволил выделить 3 ведущие компоненты, на которые приходится 67.8% дисперсии. Ведущими факторами дифференциации луговой растительности поймы р. Вятки признаны увлажнение (в том числе, его переменность) и аллювиальность. Оценка минимального остонового древа между синтаксонами в связанном взвешенном неориентированном графе подтвердила наличие последовательной связи между ассоциациями, относящимися к одному порядку. В результате РСА-анализа большая часть дисперсии синтаксонов (58%) объясняется первыми 2 компонентами, что свидетельствует о высокой результативности применения метода главных компонент для ординации растительности лугов поймы р. Вятки. Проведенная ординация луговых синтаксонов свидетельствует, что при соблюдении условий его применения, метод РСА дает адекватные, наглядные и хорошо интерпретируемые результаты.

Ключевые слова: луга, пойма реки Вятки, Кировская область, экологические факторы, экологические шкалы, метод главных компонент

DOI: 10.31857/S0006813621100112

Река Вятка — крупнейший правый приток р. Камы (бассейн р. Волги), одна из немногих не зарегулированных плотинами крупных равнинных рек европейской части России. Долина ее — древняя, практически не затронутая оледенениями, на значительном протяжении покрыта обширными луговыми массивами. Растительность поймы р. Вятки до недавнего времени оставалась малоизученной (Shchukina, 2019).

Целью работы стала апробация метода главных компонент для выявления основных факторов, влияющих на дифференциацию растительности пойменных лугов. Метод РСА применяется в биологии, как для определения ведущих факто-

ров среды (Havlová et al., 2004; Testolin et al., 2020), так и для изучения функциональных и структурных различий обследованных сообществ (John H. et al., 2016; Wu et al., 2016; Galváneek, Ripka, 2018). Данный метод достаточно часто применялся при анализе ботанических данных: с 1900 по 2006 г. РСА занимает второе место (28.5%) по использованию, после кластерного анализа (40.3%) (Rammette, 2007). Несмотря на частое использование в биологии, этот метод имеет ряд ограничений (Aleksanov, 2017; Shitikov, Zinchenko, 2019; Sushko, 2020). Он работает корректно, если показатели обилия видов имеют нормальное или близкое к нему распределение и связаны между собой ли-

нейно (Shitikov, Zinchenko, 2019). Это – не частое явление, поэтому требуется преобразование данных (трансформация Хеллингера или логарифмирование). Наконец, анализ главных компонент работает корректно при коротких градиентах в структуре данных, то есть когда одни и те же виды в основном идентифицируются повсюду в районе исследования, и выборки различаются по их обилиям (Sushko, 2020). В связи со всем вышеперечисленным, метод главных компонент для ординации луговой растительности сейчас применяется реже, нежели анализ соответствия с удаленным трендом (DCA) и неметрическое многомерное шкалирование (NMDS) (Bayanov et al., 2009; Znamenskiy, 2015; Kuzemko, 2016; Parinova et al., 2018). При изучении распределения синтаксонов лугов поймы р. Вятки в осях экологических факторов другие методы ординации (DCA, RDA, CCA) не дали адекватно интерпретируемых результатов. Метод NMDS, использованный для анализа распределения отдельных описаний растительных сообществ, показал хорошие результаты, которые будут приведены в отдельной статье. Одной из задач данной работы было – показать возможность применения метода главных компонент для анализа распределения синтаксонов луговой растительности.

Поскольку прямое измерение большинства факторов среды – достаточно трудоемкий процесс, в настоящий момент широко применяется определение градаций различных факторов в сообществе с помощью экологических шкал (Barmine et al., 2010; Znamenskiy, 2015; Marcenò, Guarino, 2015; Kuzemko, 2016; Cherednichenko, Borodulina, 2018; Chytrý et al., 2018; Edwards, Kučera, 2019). В задачи исследования входила ординация синтаксонов (асс., субасс., вар.) пойменной луговой растительности р. Вятки с использованием шкал Раменского Л.Г. (Ramenskiy et al., 1956), а также определение положения ассоциаций в системе экологических координат методом непрямого ординационного анализа (PCA).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Проанализировано 305 стандартных геоботанических описаний (10×10 м) луговых сообществ, сделанных сотрудниками Лаборатории растительности лесной зоны БИН им. В.Л. Комарова РАН в период с 1994 по 2000 г. в пойме р. Вятки и 11 ее притоков (рис. 1). Классификация проведена доминантно-детерминантным методом (Vasilevich, 1995; Vasilevich, Bibikova, 2008 а, б) с изменениями и дополнениями (Shchukina, 2019). Группы описаний, выделенные доминантно-детерминантным методом, сравнивались с приведенными в литературе аналогами, определялась их фитоценотическая принадлежность и ранг. Определяющими признаками при сравнении бы-

ли доминирующий вид (виды), состав и обилие группы характерных видов, а также некоторое совпадение списка видов с небольшой константностью в сравниваемых синтаксонах. В результате классификации большая часть выделенных нами луговых синтаксонов поймы р. Вятки отнесена к существующим ассоциациям, либо субассоциациям флористической классификации (по методу Браун-Бланке), как наиболее распространенной. В результате классификации лугов поймы р. Вятки выделено 15 ассоциаций (асс.), 10 субассоциаций (субасс.) и 10 вариантов (вар.), относящихся к 7 союзам в составе 4 порядков и 2 классов флористической классификации (Shchukina, 2019). Были вычислены средние значения увлажнения, активного почвенного богатства, аллювиальности и переменности увлажнения для основных синтаксонов пойменных лугов с использованием шкал Раменского Л.Г. (Ramenskiy et al., 1956) (табл. 1). Часто ординация с использованием экологических шкал дополняется непрямым ординационным анализом, позволяющим выявить оси максимального варьирования, отражающие комплексные градиенты лимитирующих факторов без их прямой оценки (Marakulina, 2009; Sozinov, Moyseychik, 2015; Kuzemko, 2016; Immoor et al., 2017; Bischoff et al., 2018).

Проведена ординация луговых синтаксонов в системе экологических координат с применением метода главных компонент (PCA) на основе средней встречаемости видов в программе PAST ver. 3.20 (Hammer et al., 2001). Программа PAST (Paleontological Statistics software for education and data analysis) разработана специально для палеонтологических и экологических исследований (Aleksanov, 2017; De Brit et al., 2014; Kharugin, Senchugova, 2018). В программе PAST предусмотрено преобразование данных для приближения распределения встречаемости видов к нормальному.

Для ординационного анализа из 283 видов ценофлоры лугов поймы р. Вятки были выбраны 200 видов, встречающихся минимум в двух рассматриваемых синтаксонах. Исключение из рассмотрения единично встречающихся видов позволяет снизить недостатки применения метода главных компонент (Yang et al., 2018). В дальнейшем для ординации использовалась средняя встречаемость (в %) каждого из 200 видов сосудистых растений в каждом луговом синтаксоне (асс., субасс. и вар.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как отмечал С.М. Разумовский (Razumovskiy, 2011), для построения ординационной схемы может быть использован любой экологический показатель, если ассоциации распределяются по его градиенту. По образцу таблицы основных типов лугов лесной зоны европейской части СССР, разработанной Н.А. Антипиным (Ramenskiy et al.,

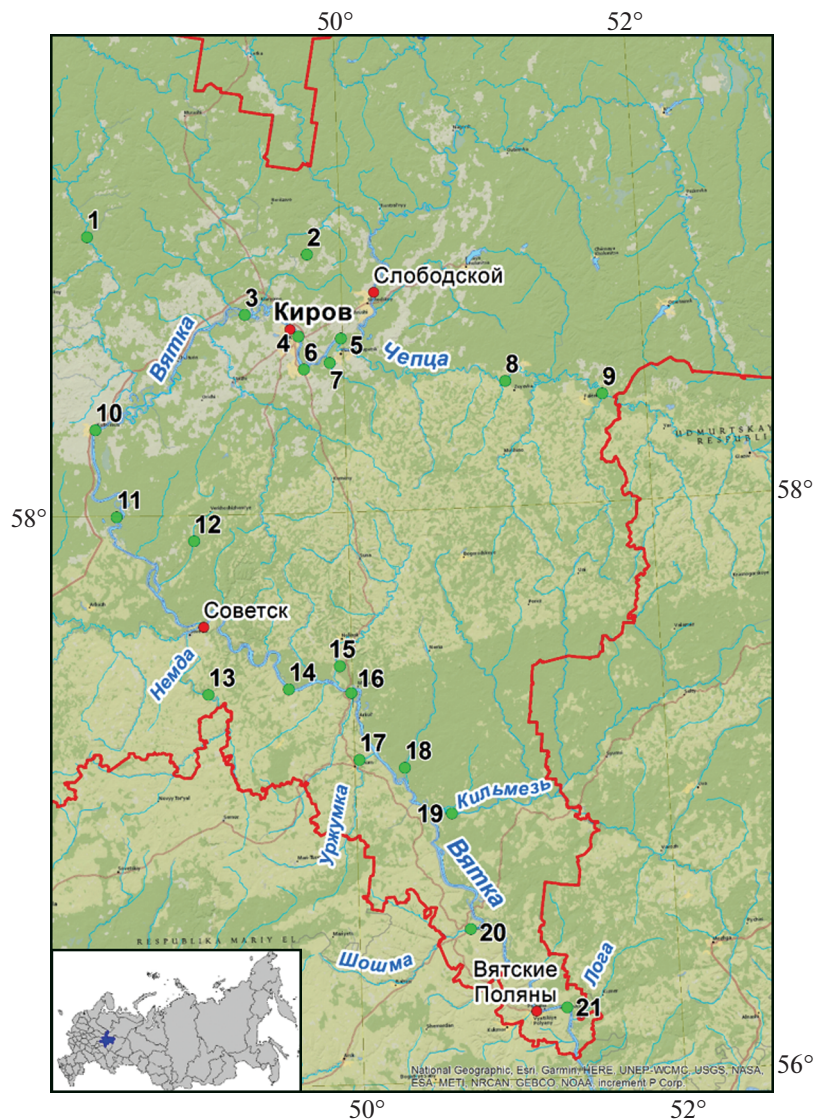


Рис. 1. Карта-схема района исследований. 1–21 – пункты сбора геоботанических данных.

Fig. 1. Schematic map of the study area. 1–21 – points of collection of geobotanical data.

1956, с. 131), была проведена ординация синтаксонов лугов поймы р. Вятки в осях 2 основных факторов: увлажнения и активного почвенного богатства (табл. 2). Луговые синтаксоны довольно компактно сконцентрировались в центральной части таблицы, поскольку формирующие их сообщества обладают близкими значениями увлажнения и, особенно, активного почвенного богатства (табл. 1, табл. 2). В связи с этим для большей детализации мы посчитали необходимым разделить группу “влажнолугового увлажнения” (ступени 64–76) на две категории: 64–70 и 71–76; и группу “довольно богатые почвы” (ступени 10–13) также на две категории: 10–11 и 12–13 (табл. 2). Наибольшие значения увлажнения, ожидаемо, свойственны сообществам порядка **Magnocar-**

icetalia Pign 1953, минимальные величины увлажнения вычислены для сообществ порядков **Galieta** **veri** Mirk. et Naum. 1986 и **Arrhenatheretalia** R. Tx. 1931. Сообщества вар. **Brachypodium pinnatum** acc. **Fragario viridis–Agrostietum vinealis** Vasilovich, Bibikova 2008 со степными видами в травостое тяготеют к богатым сухим почвам. Между ассоциациями сырых лугов образовался разрыв в 2 степени почвенного богатства: сообщества асс. **Calamagrostietum purpureae** Taran 1995 произрастают на небогатых почвах. Сообщества этой ассоциации отличаются низкими показателями видового богатства и встречаются преимущественно в притеррасной части поймы, реже – в понижениях центральной поймы. Фитоценозы, относящиеся к асс. **Caricetum vulpinae** Nowiński 1927 и

Таблица 1. Характеристика синтаксонов лугов поймы р. Вятки
Table 1. The characteristics of meadow syntaxa of the Vyatka River floodplain

№	СИНТАКСОН (ассоциация, субассоциация, вариант) SYNTAXA (association, subassociation, variant)	Увлажнение* Humidity*	Богатство* Soil richness*	Аллювиальность* Alluviality*	Переменность увлажнения* Variable moisture content*	Положение в рельефе Position in relief
Order <i>Magnocaricetalia</i> Pign. 1953						
1	acc./ass. <i>Phalaridetum arundinaceae</i> Koch ex Libert 1931 субасс./subass. <i>typicum</i> Kopecký 1967	85.8	12.81	7.7	11.45	прирусловая пойма, понижения в центральной пойме/riverbed part of the floodplain, depressions in the central floodplain
2	acc./ass. <i>Phalaridetum arundinaceae</i> Koch ex Libert 1931/субасс./subass. <i>filipenduletosum</i> (Passarge 1955) Kopecký 1960	77.8	12.85	7.2	10.5	прирусловая пойма, понижения в центральной пойме/riverbed part of the floodplain, depressions in the central floodplain
3	acc./ass. <i>Caricetum vulpinae</i> Nowiński 1927	82.4	13	7	10.25	понижения разной глубины в центральной пойме/depressions of different depths in the central floodplain
4	acc./ass. <i>Caricetum gracilis</i> Savich 1926 субасс./subass. <i>typicum</i> Uhlig 1938	82.7	12.34	6.84	10.23	прирусловая пойма, берега стариц в центральной пойме/riverbed part of the floodplain, the banks of oxbow lakes in the central floodplain
5	acc./ass. <i>Caricetum gracilis</i> Savich 1926 субасс./subass. <i>comaretosum</i> Passarge 1955	91.3	11.3	7.56	10.39	низкий уровень всех частей поймы/low level of all parts of the floodplain
6	acc./ass. <i>Calamagrostietum purpureae</i> Taran 1995	81.6	9.81	7.56	9.34	притеррасная пойма, понижения в центральной пойме/near-terrace floodplain, depressions in the central floodplain
Порядок/Order <i>Molinietalia</i> Koch 1926						
7	acc./ass. <i>Veronico longifoliae</i> — <i>Filipenduletum ulmariae</i> Tüxen et Hülbusch in Dierschke 1968 субасс./subass. <i>galietosum borealis</i> Bal.-Tul. 2000 вар./var. <i>Carex cespitosa</i>	75.03	11.83	6.43	9.69	понижения в центральной пойме/depressions in the central floodplain
8	acc./ass. <i>Veronico longifoliae</i> — <i>Filipenduletum ulmariae</i> Tüxen et Hülbusch in Dierschke 1968 субасс./subass. <i>galietosum borealis</i> Bal.-Tul. 2000 вар./var. <i>typica</i>	70.03	11.91	6.9	10.17	средний уровень прирусловой и центральной поймы/medium level of the riverbed and central floodplain
9	acc./ass. <i>Geranio pratensis</i> — <i>Filipenduletum ulmariae</i> Shchukina 2019 var./var. <i>Alopecurus pratensis</i>	69.5	12.32	7.03	10.13	средний уровень прирусловой и центральной поймы/medium level of the riverbed and central floodplain
10	acc./ass. <i>Poo palustris</i> — <i>Alopecuretum pratensis</i> Shel.-Sos. et al. 1987 субасс./subass. <i>caricetosum praecocis</i> Grigorjev et al. 2002 var./var. <i>Carex vulpina</i>	73.8	12.68	6.59	10.15	средний и высокий уровень центральной поймы/medium and high level of the central floodplain

Таблица 1. Окончание

№	СИНТАКСОН (ассоциация, субассоциация, вариант) SYNTAXA (association, subassociation, variant)	Увлажнение* Humidity*	Богатство* Soil richness*	Аллювиальность* Alluviality*	Переменность увлажнения* Variable moisture content*	Положение в рельефе Position in relief
11	асс./асс. Poo palustris–Alopecuretum pratensis Shel.-Sos. et al. 1987 субасс./subass. caricetosum praecocis Grigorjev et al. 2002 var./var. Deschampsia cespitosa	68.7	12.42	6.49	9.99	средний и низкий уровень прирусловой и центральной поймы/medium and low level of the riverbed and central floodplain
12	асс./асс. Gallio–Alopecuretum Hundt 1958 var./var. Sanguisorba officinalis Hundt 1958	69.5	12.3	6.56	10.15	средний уровень центральной поймы/medium level of the central floodplain
13	асс./асс. Alopecuro pratensis–Deschampsietum cespitosae Shushpannikova, Yamalov 2013 var./var. Carex vulpina Shushpannikova, Yamalov 2013	71.24	12.63	7.03	11.21	средний уровень притеррасной поймы/medium level of the near-terrace floodplain
Порядок / Order Arrhenatheretalia R. Tx. 1931						
14	асс./асс. Elytrigo repentis–Bromopsidetum inermis Vasilevich, Bibikova 2008	70.19	12.52	–	–	средний уровень притеррасной поймы/medium level of the near-terrace floodplain
15	асс./асс. Deschampsio–Festucetum pratensis Mirkin in Denisova et al. 1986/субасс./subass. geranietosum pratensis Mirkin et al. 1986	66.54	12.5	6.29	9.67	средний уровень центральной поймы/medium level of the central floodplain
16	асс./асс. Deschampsio–Festucetum pratensis Mirkin in Denisova et al. 1986/субасс./subass. coronarietosum floris-cuculi Khaziahmetov et al. 1986	67.91	11.95	6.33	9.64	средний уровень центральной поймы/medium level of the central floodplain
17	асс./асс. Sedo acris–Agrostietum tenuis Mirkin in Tuganaev et al. 1986/субасс./subass. phleetosum pratensis Shchukina 2019	64.4	11.51	6.22	9.61	высокий уровень центральной поймы/high level of the central floodplain
18	асс./асс. Deschampsio–Agrostietum tenuis Turubanova 1986/субасс./subass. caricetosum pallescentis Shchukina 2019	66.59	11.87	6.06	9.78	средний уровень центральной поймы/medium level of the central floodplain
19	асс./асс. Achemillo–Festucetum pratensis Hadač 1969 var./var. Leucanthemum vulgare	65.1	11.3	6.1	9.46	высокий уровень центральной и притеррасной поймы/high level of the central and near-terrace floodplain
Порядок / Order Galetalia veri Mirk. et Naum. 1986						
20	асс./асс. Fragario viridis–Agrostietum vinealis Vasilevich, Bibikova 2008/var./var. Brachypodium pin-natum Vasilevich, Bibikova 2008	63.4	12.06	6.57	9.8	высокий уровень центральной поймы/high level of the central floodplain
21	асс./асс. Fragario viridis–Agrostietum vinealis Vasilevich, Bibikova 2008 var./var. Agrostis vinealis Vasilevich, Bibikova 2008	64.84	12.37	5.8	9.98	высокий уровень центральной поймы/high level of the central floodplain

Примечание. * – средний балл по шкалам Л.Г. Раменского (Ramenskiy et al., 1956); – – нет данных.

Note. * – average score on the Ramenskiy's scales (Ramenskiy et al., 1956); – – no data available.

Phalaridetum arundinaceae Koch ex Libbert 1931, занимают наиболее богатые разности мезо-эвтрофных почв. Здесь встречаются виды низинных болот, оседает во время половодья больше аллювия, начинают идти процессы торфонакопления, с чем, вероятно, и связано большее почвенное богатство. Подавляющему числу синтаксонов лугов поймы р. Вятки свойственны мезофитные ступени влажнолугового увлажнения (табл. 1, табл. 2).

Сравнение результатов ординации формаций суходольных лугов Кировской области (Магакulina, 2009) с пойменными синтаксонами порядка **Arrhenatheretalia** показало сходство местообитаний сообществ однотипных ассоциаций в пойме и на плакоре. Полевицевые фитоценозы, в целом, сходны по показателям активного почвенного богатства, но несколько отличаются по увлажнению. Сообществам субасс. **phleetosum pratensis** асс. **Sedo acris**—**Agrostietum tenuis** Mirkin in Tugayev et al. 1986 свойственны местообитания с меньшими показателями почвенной влажности (64.4), чем тонкополевицевым плакорным лугам (66–67), тогда как сообщества субасс. **caricetosum pallescentis** той же ассоциации по увлажнению близки к суходольным (66.59). Похожие местообитания в пойме и на плакоре занимают лугово-овсянищевые луга: показатели почвенного богатства и увлажнения сообществ асс. **Deschampsio-Festucetum pratensis** Mirkin in Denisova et al. 1986 в пойме р. Вятки: 12 и 66–67, суходольных лугово-овсянников: 12–13 и 66–67. Только фитоценозы вар. **Leucanthemum vulgare** асс. **Alchemillo-Festucetum pratensis** Nadač 1969 занимают менее увлажняемые местообитания (65.1). Щучковые луга и в пойме, и на плакоре демонстрируют близкие величины почвенного богатства и увлажнения. Увлажнение местообитаний сообществ с доминированием **Bromopsis inermis** (Leyss.) Holub в пойме существенно выше, чем на плакоре (70.19 против 63–65).

Многофакторный анализ синтаксонов по матрице встречаемости 200 видов и изученных луговых фитоценозов позволил выделить 3 ведущие компоненты, на которые приходится 67.8% дисперсии (табл. 3).

Первая компонента нами интерпретирована как увлажнение (рис. 2, 3).

Максимально положительные факторные нагрузки отмечены у синтаксонов порядков **Molinietalia** и **Arrhenatheretalia**, наименьшие — у синтаксонов порядка **Magnocaricetalia** (рис. 3).

Максимальные отрицательные значения нагрузки характерны видам-гигрофитам: **Carex acuta** L. (–0.19), **Ranunculus repens** L. (–0.15), **Phalaroides arundinacea** (L.) Rauschert (–0.14), **Carex vulpina** L. (–0.11). Максимально положительные нагрузки свойственны мезофитным злакам: **Phleum pratense** L. (0.21), **Festuca pratensis** Huds. (0.22), **Agrostis tenuis**

Sibth. (0.19); а также типичным мезофитам и ксеро-мезофитам: **Leucanthemum vulgare** Lam. (0.22), **Achillea millefolium** L. (0.25), **Galium mollugo** L. (0.21), **Stellaria graminea** L. (0.19), **Pimpinella saxifraga** L. (0.18).

Вторая ось была интерпретирована нами, как аллювиальность (см. рис. 2, 4). Максимально положительные факторы нагрузки у сообществ порядка **Magnocaricetalia**. Максимально отрицательные нагрузки — у расположенных на высоких гривах центральной поймы лугов с преобладанием степных видов (пор. **Galietales veri**) и большинства синтаксонов пор. **Arrhenatheretalia** (рис. 4). Из видов максимальные отрицательные значения нагрузки демонстрируют **Fragaria viridis** (Duchesne) Weston (–0.18), **Agrostis vinealis** Schreb. (–0.16), **Potentilla argentea** L. (–0.15), **Trifolium montanum** L. (–0.11) и др. Все перечисленные виды могут расти только в условиях низкой аллювиальности (с ежегодным отложением аллювия в 1–3 мм). Максимальные положительные значения нагрузки свойственны видам-аллювиофилам: **Alopecurus pratensis** L. (0.25), **Bromopsis inermis** (0.19) и видам, хорошо переносящим слой наилка до 2–4 см: **Filipendula ulmaria** (L.) Maxim. (0.29), **Veronica longifolia** L. (0.28), **Vicia cracca** L. (0.19) и т.п. Л.Г. Раменский (Ramenskiy et al., 1956) характеризует влияние аллювия, как комплексное явление. Аллювий, особенно средне-дисперсный, улучшает структуру и плодородие почвы.

Третью компоненту мы трактовали как режим переменности увлажнения (рис. 5, 6). Положительно на нее реагируют виды, допускающие переменность увлажнения до 16–19 ступени по шкале Л.Г. Раменского (1956). Это: **Sanguisorba officinalis** L. (0.2), **Galium boreale** L. (0.26), **Carex praecox** Schreb. (0.24), **Agrostis vinealis** (0.22) и др. Отрицательные же значения нагрузок свойственны мезофитным злакам: **Phleum pratense** (–0.17), **Agrostis tenuis** (–0.16), **Dactylis glomerata** L. (–0.13), **Deschampsia cespitosa** (L.) P. Beauv. (–0.14) и, соответственно, синтаксонам порядка **Arrhenatheretalia** с доминированием в сообществах этих видов (рис. 6). Лугам пор. **Galietales veri** и большинству синтаксонов пор. **Magnocaricetalia** характерна положительная нагрузка на третью компоненту (рис. 5, 6). Л.Г. Раменский (Ramenskiy et al., 1956) отмечает, что значительной переменностью увлажнения отличаются луговые степи, а в синтаксонах с положительной нагрузкой на третью ось как раз много лугово-степных видов. При этом средние значения переменности увлажнения для этих видов лежат в пределах от умеренно переменного к сильно переменному. Долгопоемные луга в поймах крупных рек отличаются наиболее сильной переменностью увлажнения (Ramenskiy et al., 1956), некоторые характерные для сообществ пор. **Magnocaricetalia** виды могут суще-

Таблица 2. Основные типы лугов поймы р. Вятки (на основе экологических шкал Л.Г. Раменского)
Table 2. The main types of meadows of the Vyatka River floodplain (based on the Ramenskiy's indicator values)

	Увлажнение/Humidity		
	Сухие и свежие луга (ступени 53–63) Dry and fresh meadows (degrees 53–63)	Влажные луга/Damp meadows (ступени 64–70) (degrees 64–70)	Сырые луга (ступени 71–76) (degrees 71–76)
Активное богатство Active soil richness			Болотистые луга (ступени 89–93) Swampy meadows (degrees 89–93)
Небогатые почвы (ступени 8–9) Poor soils (degrees 8–9)			Acc./Ass. Cal-amagrostietum purpureae
Довольно богатые почвы (ступени 10–11) Quite rich soils (degrees 10–11)		Acc./Ass. Alchemillo–Festucetum pratensis var./var. Leucanthemum vulgare Acc./Ass. Sedo acris–Agrostietum tenuis суб-acc./subass. phleetosum pratensis Acc./Ass. Deschampsio–Agrostietum tenuis суб-acc./subass. caricetosum pallescens Acc./Ass. Deschampsio–Festucetum pratensis суб-acc./subass. coronarietosum floris-cuculi Acc./Ass. Veronico longifoliae–Filipenduletum galietosum borealis var./var. Carex cespitosa	Acc./Ass. Veronico longifoliae–Filipenduletum ulmariae суб-acc./subass. galietosum borealis var./var. Carex cespitosa
Довольно богатые почвы (ступени 12–13) Quite rich soils (degrees 12–13)	Acc./Ass. Fragario viridis–Agrostietum vinealis var./var. Agrostis vinealis Acc./Ass. Deschampsio–Festucetum pratensis суб-acc./subass. geranietosum pratensis Acc./Ass. Elytrigio repentis–Bromopsidetum inermis Acc./Ass. Galio–Alopecuretum pratensis var./var. Sanguisorba officinalis Acc./Ass. Poo palustris–Alopecuretum pratensis caricetosum precocis var./var. Deschampsia cespitosa Acc./Ass. Geranio pratensis–Filipenduletum ulmaria var./var. Alopecurus pratensis		Acc./Ass. Carici vulpinae–Deschampsietum cespitosae суб-acc./subass. alopecuretosum pratensis Acc./Ass. Poo palustris–Alopecuretum pratensis caricetosum precocis var./var. Carex vulpina Acc./Ass. Alopecuro pratensis–Deschampsietum cespitosae var./var. Carex vulpina

Таблица 3. Главные компоненты матрицы встречаемости видов растений лугов поймы р. Вятки
Table 3. The main components of the species correlation matrix on the meadows of the Vyatka River floodplain

Главная компонента Main component	Собственное значение Eigenvalue	Дисперсия, % Variance, %
1	9.44731	44.987
2	4.55683	21.699
3	1.51387	7.2089

ствовать в диапазоне от сильно переменного до резко переменного увлажнения.

Оценка минимального остовного дерева между синтаксонами в связанном взвешенном неориентированном графе (рис. 2) подтвердила наличие последовательной связи между ассоциациями, относящимися к одному порядку. Так, последо-

вательно связаны между собой по отношению к первой оси (фактору увлажнения) синтаксоны порядков **Magnocaricetalia** и **Arrhenatheretalia**. Из общей стройной закономерности выбивается ассоциация прирусловой поймы **Elytrigio repentis–Bromopsidetum inermis** Vasilevich, Bibikova 2008. Как и большинство авторов (Yamalov, 2012; Shushpanikova, Yamalov, 2014), в результате классификации мы отнесли ее к порядку **Arrhenatheretalia**. Но PCA-ординация демонстрирует экологическую близость этой ассоциации вятских пойменных лугов синтаксонам порядка **Molinietalia**. По встречаемости видов, входящих в состав образующих ее сообществ, данная ассоциация гораздо ближе к субасс. **galietosum borealis** Bal.-Tul. 2000 асс. **Veronico longifoliae–Filipenduletum** Tüxen et Hülbusch in Dierschke 1968.

Был также проведен экологический анализ всех выделенных синтаксонов по данным фитоиндикации (на основе результатов ординации с

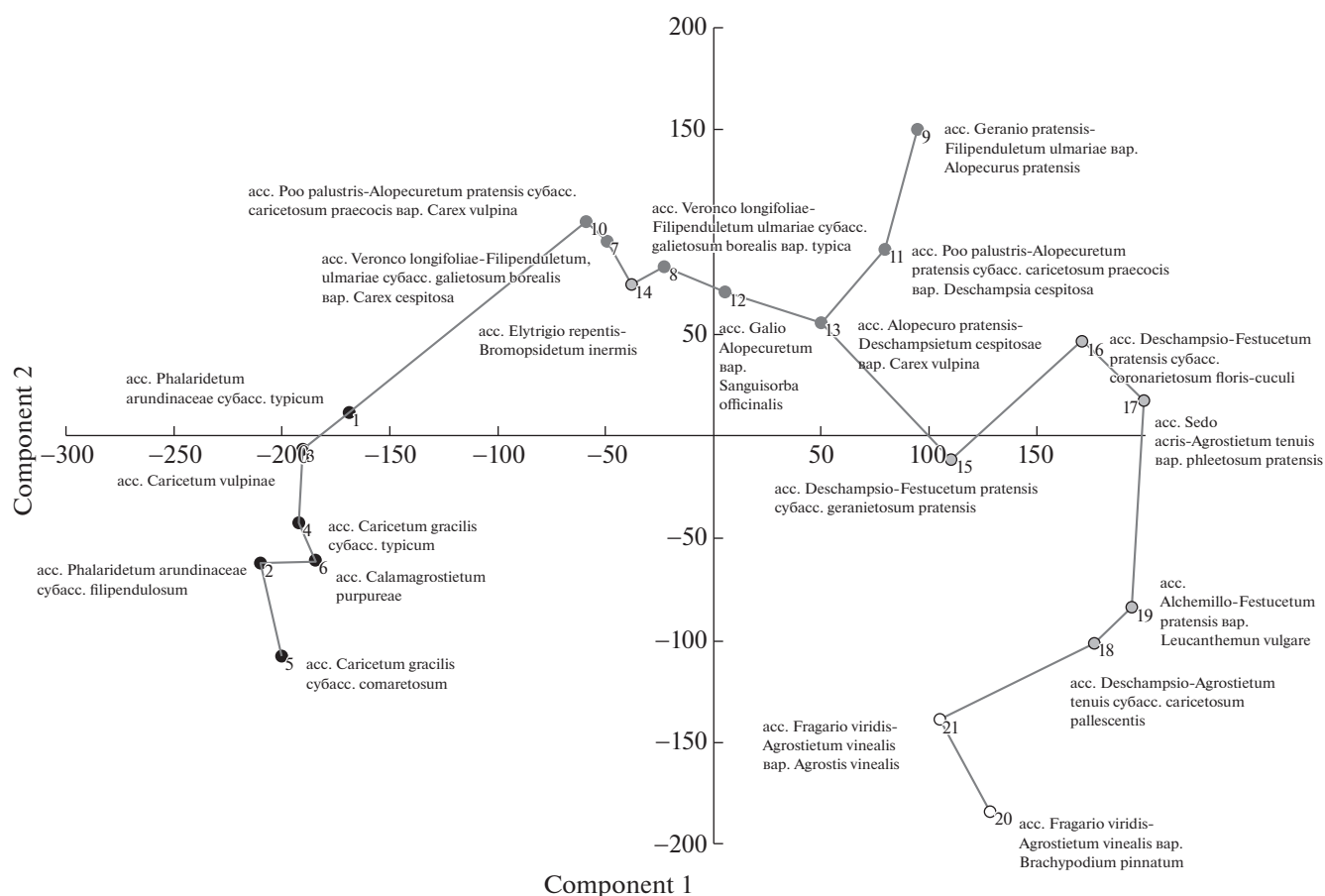


Рис. 2. Положение синтаксонов в системе первых двух главных компонент (PCA). Component 1: увлажнение; Component 2: аллювиальность. Линии, соединяющие синтаксоны – минимальное остовное дерево взвешенного графа. 1–6 – **Magnocaricetalia**, 7–13 – **Molinietalia**, 14–19 – **Arrhenatheretalia**, 20–21 – **Galietalia veri**.

Fig. 2. The position of the syntaxa in the system of the first two principal components (PCA, Correlation matrix). Component 1: soil moisture; Component 2: alluviality. Syntaxon Connecting Lines – Minimum Spanning Tree. 1–6 – **Magnocaricetalia**, 7–13 – **Molinietalia**, 14–19 – **Arrhenatheretalia**, 20–21 – **Galietalia veri**.

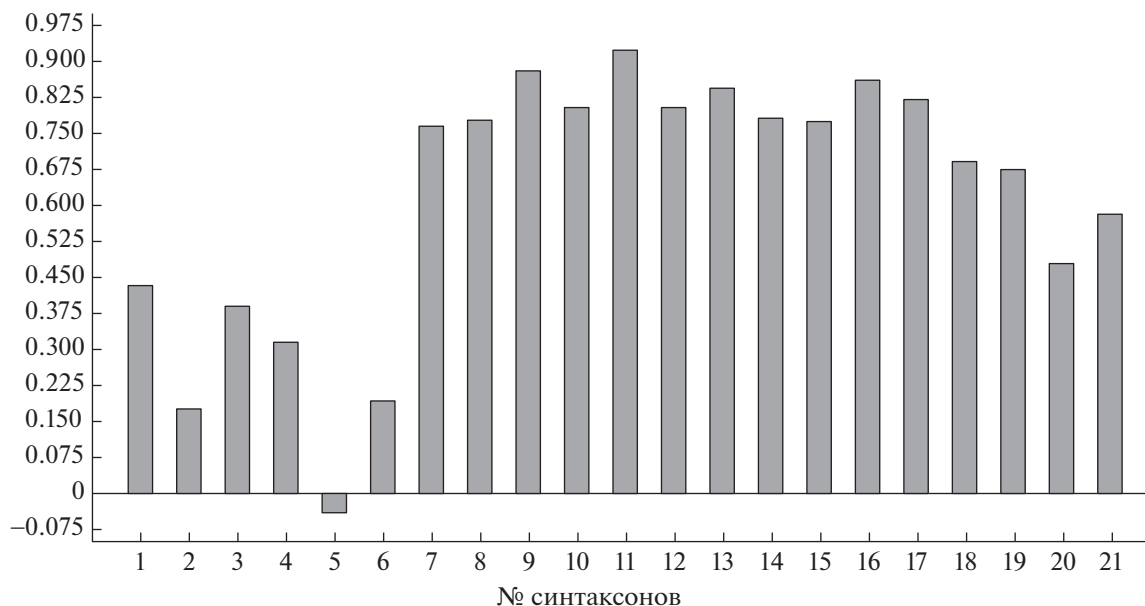


Рис. 3. Факторные нагрузки на первую компоненту (PCA). Ось ординат – величина факторной нагрузки. №№ синтаксонов: 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

Fig. 3. Factor loads on the first component (PCA, Correlation matrix). The ordinate axis is the value of the factor load. Numbers of syntaxa: 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

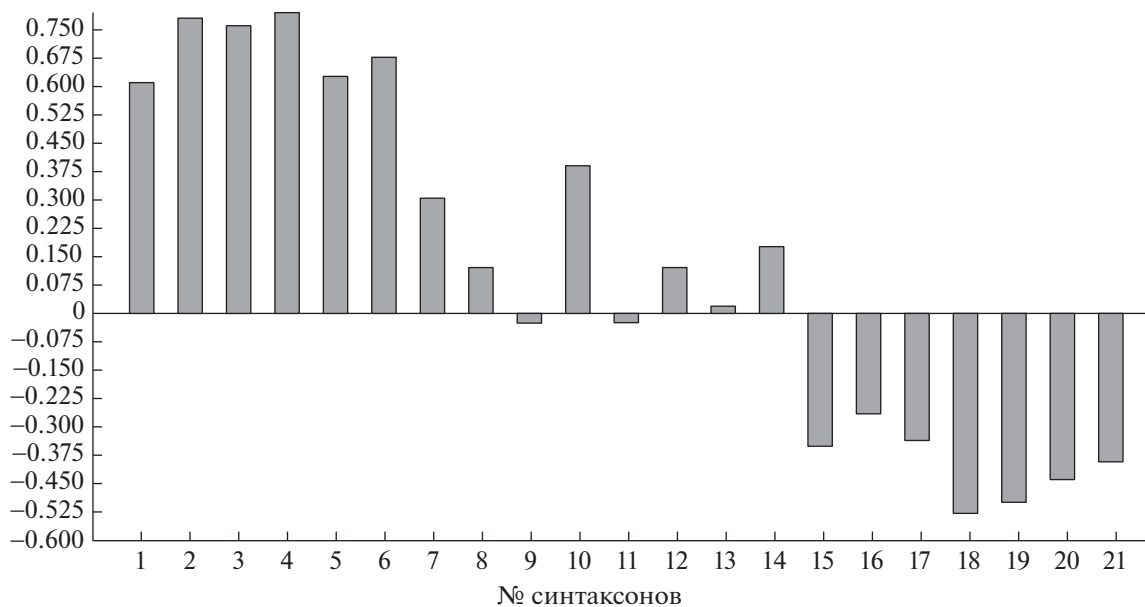


Рис. 4. Факторные нагрузки на вторую компоненту (PCA). Ось ординат – величина факторной нагрузки. №№ синтаксонов: 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

Fig. 4. Factor loads on the second component (PCA, Correlation matrix). The ordinate axis is the value of the factor load. Numbers of syntaxa: 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

применением экологических шкал Л.Г. Раменского) методом главных компонент. В результате основные факторы ординации – увлажнение и активное богатство почвы, совпали с осями первой и второй главных компонент (рис. 7). При

этом, на первую главную компоненту, определяемую как увлажнение, пришлось 99% дисперсии экспериментальных данных.

Максимальная положительная нагрузка первой компоненты наблюдается на синтаксоны по-

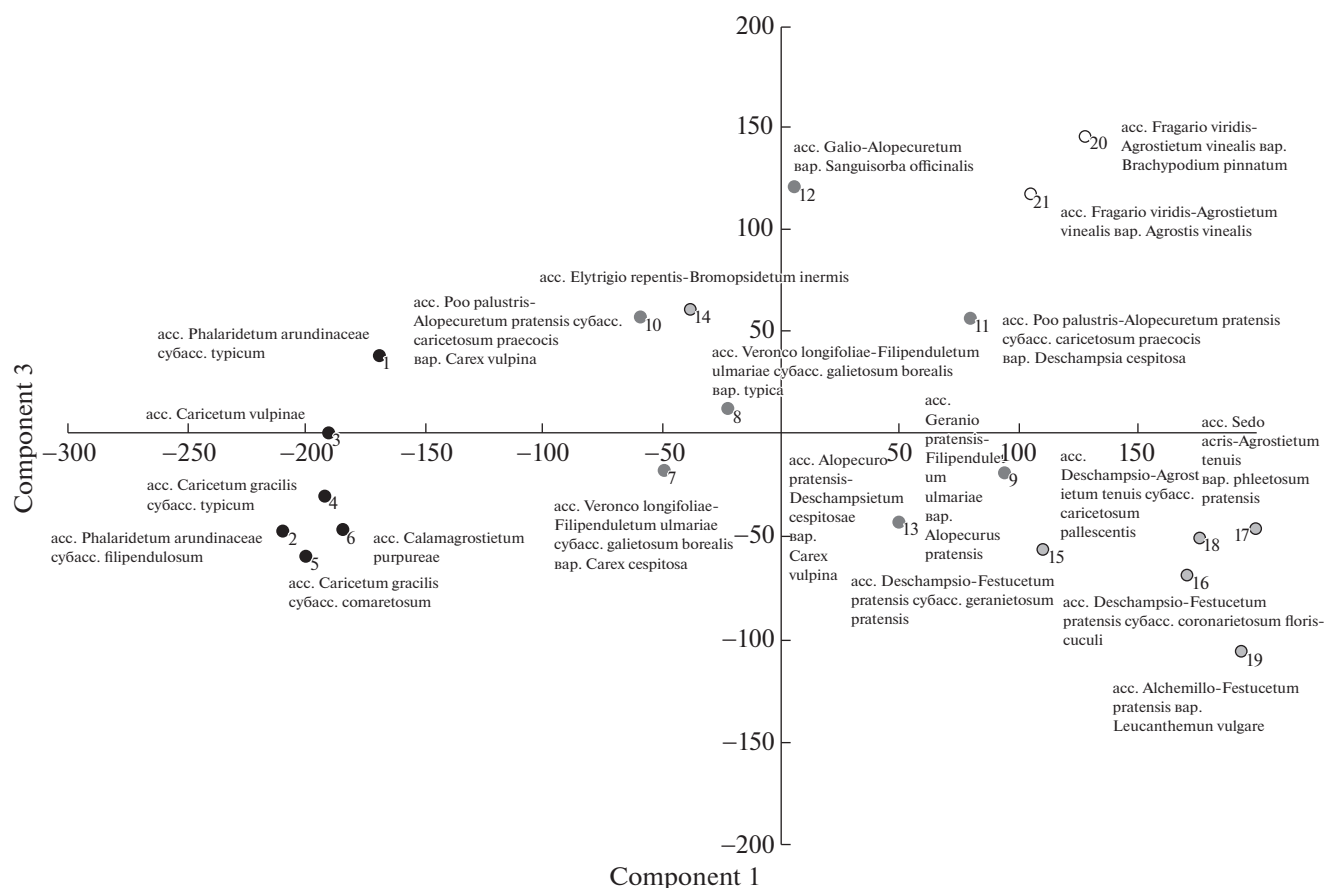


Рис. 5. Положение синтаксонов в системе первой и третьей главных компонент (PCA). Component 1: увлажнение; Component 3: переменность увлажнения. 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

Fig. 5. The position of the syntaxa in the system of the first and third principal components (PCA, Correlation matrix). Component 1: soil moisture; Component 3: soil moisture variability. 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

рядка **Magnocaricetalia** (8.8–18.5), максимальная отрицательная – на синтаксоны порядка **Galietalia veri** (–7.8–9.8). Максимальная положительная нагрузка второй оси происходит на асс. **Caricetum vulpinae** (0.93), сообществам которой свойственно наибольшее почвенное богатство, максимальная отрицательная – на асс. **Calamagrostietum purpureae** с наименьшим активным богатством почвы.

Следует отметить, что непрямой ординационный анализ распределения луговых сообществ или синтаксонов в осях экологических факторов в разных регионах и при использовании разных методов ординации дает различные результаты. Однако, увлажнение почвы большинство авторов называют ведущим экотопическим фактором формирования луговой растительности, как для суходольных (Bayanov et al., 2009; Dítě D. et al., 2012; Znamenskiy, 2015; Kuzemko, 2016), так и для пойменных лугов (Parinova et al., 2018). Роль остальных факторов меняется в зависимости от географического положения, истории формиро-

вания и использования изучаемых лугов. Например, при изучении вторичных лугов северо-востока Республики Башкортостан с применением метода DCA (Bayanov et al., 2009), ведущими факторами, определяющими структуру сообществ, авторы посчитали выпас и увлажнение. С.Р. Знаменский (Znamenskiy, 2015) при анализе растительности ксеромезофитных и мезофитных лугов среднетаежной Карелии при помощи неметрического многомерного шкалирования (NMS или NMDS) с интерпретацией полученных осей при помощи экокшал Л.Г. Раменского (Ramenskiy et al., 1956), Д.Н. Цыганова (Tsyganov, 1986), Х. Элленберга (Ellenberg et al., 1991) и Э. Ландольта (Flora Indicativa..., 2010), основными дифференцирующими факторами среды называет: богатство почв азотом, почвенное увлажнение и дисперсионный состав почв, с преобладающей ролью именно первого фактора. Диапазон экологических условий формирования пойменных лугов Архангельской области, установленный методом неметри-

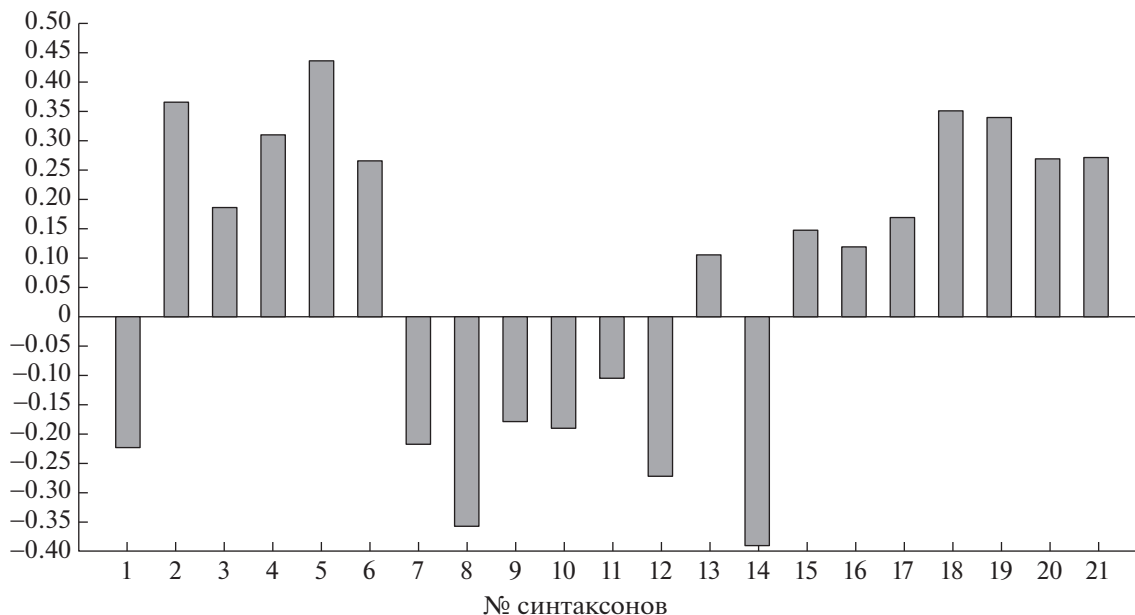


Рис. 6. Факторные нагрузки на третью компоненту (PCA). Ось ординат – величина факторной нагрузки. №№ синтаксонов: 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

Fig. 6. Factor loads on the third component (PCA, Correlation matrix). The ordinate axis is the value of the factor load. Numbers of syntaxa: 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

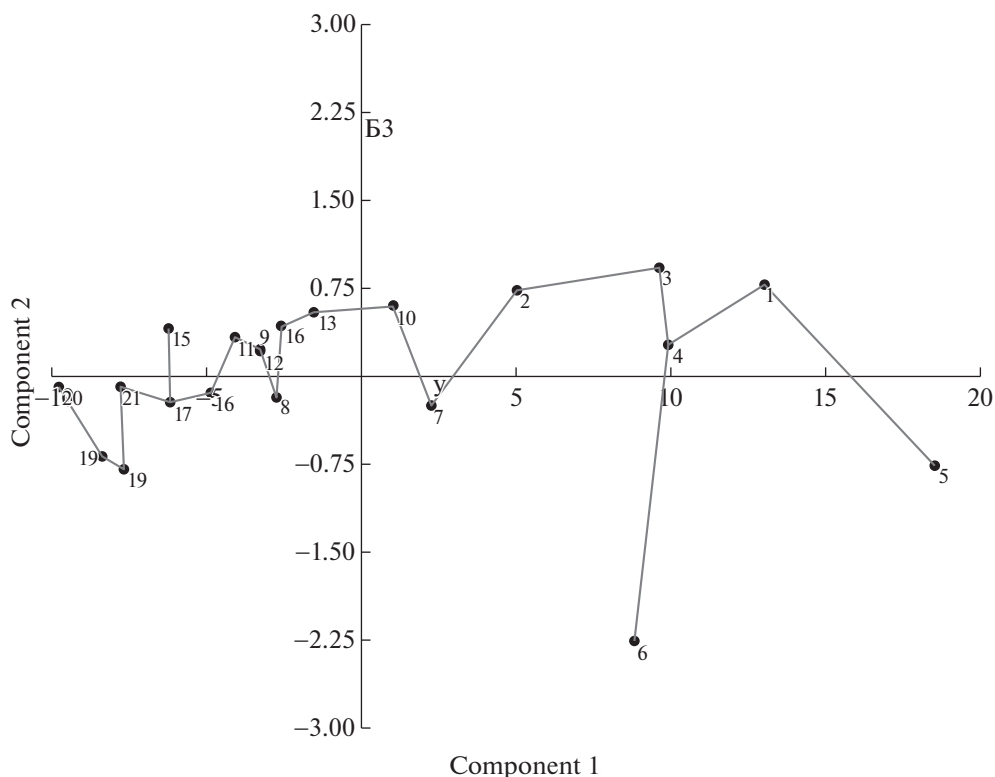


Рис. 7. Положение синтаксонов в системе главных компонент по данным фитоиндикации. Линии, соединяющие синтаксоны – минимальное остовное дерево взвешенного графа. БЗ – богатство и засоленность почвы, У – увлажнение почвы (по Ramenskiy et al., 1956). 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

Fig. 7. The position of syntaxa in the system of principal components according to phytosindication. The lines connecting syntaxa – minimum spanning tree. БЗ – soil richness and salinity, У – soil moisture (according to Ramenskiy et al., 1956). 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

ческого шкалирования (NMS) с использованием шкал Л.Г. Раменского (Ramenskiy et al., 1956) показал, что ведущим фактором в формировании растительности изученных лугов является увлажнение почвы (Pavlova et al., 2018). Ординация лугов класса *Molinio-Arrhenatheretea* лесной зоны Украины с применением смещенного анализа соответствий (DCA) и экологических шкал Я.П. Дидука (Didukh, 2011) также показала, что влажность и содержание питательных веществ в почве являются наиболее значимыми экологическими факторами, влияющими на изменчивость растительности (Kuzemko, 2016).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ординация синтаксонов лугов поймы р. Вятки в осях 2 основных факторов с применением шкал Л.Г. Раменского (Ramenskiy et al., 1956) показала наличие относительно коротких градиентов в структуре используемых данных. Основные факторы среды – почвенное увлажнение и богатство, изменяются на большей части вятской поймы в относительно узких экологических пределах. Сообщества 15 синтаксонов из 21 группируются в границах 64–76 ступеней по показателям увлажнения и 10–13 ступеней по показателям почвенного богатства. Таким образом, большая часть сообществ луговых синтаксонов расположена в пределах одной градации (по шкалам Л.Г. Раменского с соавторами (Ramenskiy et al., 1956)) по каждому из этих показателей и может быть охарактеризована как влажные луга на довольно богатых почвах. Данное обстоятельство в том числе является одним из условий корректной работы анализа главных компонент.

Непрямой ординационный анализ методом главных компонент позволил определить ведущие экологические факторы дифференциации синтаксонов лугов поймы р. Вятки: режим увлажнения, в том числе, его переменность и режим аллювиальности, как комплексный фактор почвенной структуры и богатства. PCA считается успешным, если большая часть дисперсии объясняется первыми одной или двумя компонентами (Hamer et al., 2001). В случае анализа растительности лугов поймы р. Вятки 58% дисперсии приходится на первые 2 компонента (41.8% – на первую ось), что говорит о высокой результативности применения метода главных компонент для ординации синтаксонов вятской луговой пойменной растительности. Проведенная ординация луговых синтаксонов свидетельствует, что при соблюдении условий его применения, метод PCA дает адекватные, наглядные и хорошо интерпретируемые результаты. Математическое преобразование данных, исключение из рассмотрения единично встречающихся видов, наличие коротких градиентов в структуре данных, а также использование сред-

них значений встречаемости видов растений анализируемых ассоциаций (субассоциаций и вариантов) позволяет делать выводы о положении синтаксонов лугов поймы р. Вятки в осях основных экологических факторов, подкрепленные экологическими характеристиками видов растений, определенными с помощью шкал Л.Г. Раменского (Ramenskiy et al., 1956).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации” (№ 121032500047-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Aleksanov] Алексанов В.В. 2017. Методы изучения биологического разнообразия. Калуга. 70 с.
- [Barmin et al.] Бармин А.Н., Иолин М.М., Шарова И.С., Старичкова К.А., Сорокин А.Н., Николайчук Л.Ф., Голуб В.Б. 2010. Использование шкал Л.Г. Раменского и DCA-ординации для индикации изменений условий среды в Волго-Ахтубинской пойме. – Изв. Самар. науч. центра РАН. 12 (1): 54–57.
- [Bayanov et al.] Баянов А.В., Ямалов С.М., Миркин Б.М. 2009. Опыт анализа факторов, определяющих состав луговых сообществ с использованием ординационных подходов (на примере Северо-Востока Республики Башкортостан). – Изв. Самар. науч. центра РАН. 11 (1): 31–33.
- Bischoff A., Hoboy S., Winter N., Warthemann G. 2018. Hay and seed transfer to re-establish rare grassland species and communities: How important are date and soil preparation? – *Biol. Conserv.* 221: 182–189. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.033>
- Cherednichenko O., Borodulina V. 2018. Biodiversity of herbaceous vegetation in abandoned and managed sites under protection regime: a case study in the Central Forest Reserve, NW Russia. – *Hacquetia*. 17 (1): 35–59. <https://doi.org/10.1515/hacq-2017-0015>
- Chytrý M., Tichý L., Dřevojan P., Sádlo J., Zelený D. 2018. Ellenberg-type indicator values for the Czech flora. – *Preslia*. 90: 83–103. <https://doi.org/10.23855/preslia.2018.083>
- De Brit J.G., Alves L.F., Espirito Santo H.M.V. 2014. Seasonal and spatial variations in limnological conditions of a floodplain lake (Lake Catalão) connected to both the Solimões and Negro Rivers, Central Amazonia. – *Acta Amazonica*. 44 (1): 121–134. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672014000100012>
- Didukh Ya.P. 2011. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kyev, UA. 176 p.
- Dítě D., Hrivnák R., Dítě Z., Elias P. 2012. Beckmannia eruciformis Vegetation in the Pannonian Basin (Central and South-Eastern Europe). – *Phyton-annales rei botanicae*. 52 (2): 177–194. <https://doi.org/10.2478/v10028-011-0009-3>

- Edwards K.R., Kučera T. 2019. Management effects on plant species composition and ecosystem processes and services in a nutrient-poor wet grassland. — *Plant. Ecol.* 220: 1009–1020.
<https://doi.org/10.1007/s11258-019-00970-9>
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. 1991. *Zeigerwerte von Pflanzen im Mitteleuropa*. — *Scripta Geobotanica*. 18: 1–248.
- Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. 2010. 2nd edition, by E. Landolt et al. Bern, Stuttgart, Vienna. 376 p.
- Galváneš D., Ripka J. 2018. Vegetation development after a large scale restoration of species-rich grasslands in a Central European floodplain. — *Wetlands Ecology and Management*. 26: 373–381.
<https://doi.org/10.1007/s11273-017-9579-2>
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. — *Palaeontologia Electronica*. [Electronic resource]. 4 (1): 1–9. Available at: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (accessed: 13 May 2001).
- Havlová M., Chytrý M., Tichý L. 2004. Diversity of hay meadows in the Czech Republic: major types and environmental gradients. — *Phytocoenologia*. 34 (4): 551–567.
<https://doi.org/10.1127/0340-269X/2004/0034-0551>
- Immoor A., Zacharias D., Müller J., Diekmann M. 2017. A re-visitation study (1948–2015) of wet grassland vegetation in the Stedinger Land near Bremen, North-western Germany. — *Tuexenia*. 37: 271–288.
<https://doi.org/10.14471/2017.37.013>
- John H., Dullau S., Baasch A., Tischew S. 2016. Re-introduction of target species into degraded lowland hay meadows: How to manage the crucial first year? — *Ecological Engineering*. 86: 223–230.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.11.001>
- Khapugin A., Senchugova M. 2018. The floristic lists as a source to characterize environment conditions of habitats using phytoidication methods: A case study for *Iris aphylla* (Iridaceae) and *Lilium martagon* (Liliaceae) in central Russia. — *Arnaldoa*. 25 (1): 75–86.
<https://doi.org/10.22497/arnaldoa.251.25104>
- Kuzemko A.A. 2016. Classification of the class Molinio-Arrhenatheretea in the forest and forest-steppe zones of Ukraine. — *Phytocoenologia*. 46 (I. 3): 241–256.
<https://doi.org/10.1127/phyto/2016/0083>
- [Marakulina] Маракулина С.Ю. 2009. Суходольные луга таежной зоны Кировской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар. 19 с.
- Marcenò C., Guarino R. 2015. A test on Ellenberg indicator values in the Mediterranean evergreen woods (*Quercetea ilicis*). — *Rendiconti Lincei*. 26 (3): 345–356.
<https://doi.org/10.1007/s12210-015-0448-8>
- [Parinova et al.] Паринова Т.А., Волков А.Г., Перкова А.А. 2018. Ресурсный потенциал пойменных лугов Архангельской области. — *Уч. Зап. Петрозаводск. Гос. Ун-та*. 3 (172): 81–88.
<https://doi.org/10.15393/uchz.art.2018.134>
- [Ramenskii et al.] Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 472 с.
- Ramette A. 2007. Multivariate analyses in microbial ecology. — *FEMS Microbiology Ecology*. 62. I (2): 142–160.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2007.00375.x>
- [Razumovskiy] Разумовский С.М. 2011. Труды по экологии и биогеографии (полное собрание сочинений). М. 722 с.
- [Shchukina] Щукина К.В. Луговая растительность поймы реки Вятки в пределах Кировской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 2019. СПб. 21 с.
- [Shitikov, Zinchenko] Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. 2019. Многомерный статистический анализ экологических сообществ (обзор). Теоретическая и прикладная экология. 1: 5–11.
<https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-1-005-011>
- [Sozinov, Moiseychik] Созинов О.В., Мойсейчик Е.В. 2015. Фиторазнообразие сплавинных сообществ гидрокарбонатных озер Озерской водно-ледниковой низины (Республика Беларусь). — *Бюл. Брянск. отд. РБО*. 2 (6): 50–57.
- [Sushko] Сушко Г.Г. 2020. Методы многомерного анализа данных в синэкологии насекомых. — *Журнал Белорусского гос. ун-та. Экология*: 1: 38–45.
- [Shushpannikova, Yamalov] Шушпанникова Г.С., Ямалов С.М. 2014. Луговая растительность пойм рек Вычегда и Печора. Порядок Arrhenatheretalia R. Тх. 1931. — *Растительность России*. 25: 89–115.
- Testolin R., Attorre F., Jiménez B. 2020. Global distribution and bioclimatic characterization of alpine biomes. — *Ecography*. 43: 1–10.
<https://doi.org/10.1111/ecog.05012>
- [Tsyganov] Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 242 с.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 1995. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций. — *Бот. журн.* 80 (6): 28–39.
- [Vasilevich, Bibikova] Василевич В.И., Бибикова Т.В. 2008а. Растительность приустьевой поймы реки Вятки. — *Бот. журн.* 93 (9): 1354–1366.
- [Vasilevich, Bibikova] Василевич В.И., Бибикова Т.В. 2008 б. Остепненные луга бассейна реки Вятки и юга Нижегородской области. — *Бот. журн.* 93 (12): 1863–1877.
- Wu J., Wurst S., Zhang X. 2016. Plant functional trait diversity regulates the nonlinear response of productivity to regional climate change in Tibetan alpine grasslands. — *Scientific Reports*. 6: 1–10.
<https://doi.org/10.1038/srep35649>
- [Yamalov] Ямалов С.М., Мартыненко В.Б., Абрамова Л.М., Голуб В.Б., Баишева Э.З., Баянов А.В. 2012. Прогноз растительных сообществ Республики Башкортостан. Уфа. 100 с.
- Yang Y., Weiner J., Wang G., Ren Z. 2018. Convergence of community composition during secondary succession on Zokor rodent mounds on the Tibetan Plateau. — *Journal of Plant Ecology*. 11 (3): 453–464.
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtx016>
- [Znamenskii] Знаменский Р.С. 2015. Растительность ксеромезофитных и мезофитных лугов средне-таежной Карелии: эколого-топологический подход. — *Труды Кар.НЦ РАН*. 2: 3–15.
<https://doi.org/10.17076/eco40>

EXPERIENCE OF APPLYING THE PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS (PCA) FOR THE ORDINATION OF MEADOW VEGETATION OF THE VYATKA RIVER FLOODPLAIN

K. V. Shchukina

*Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia
e-mail: vyatka_ks_72@mail.ru, schukina@binran.ru*

The aim of the study was testing the method of principal components (PCA) to identify the main factors affecting the differentiation of floodplain meadow vegetation. 305 phytosociological relevés of the Vyatka River floodplain meadows were analyzed with using indirect ordination (PCA) and Ramenskiy's indicator values (Ramenskiy et al., 1956). Ordination of syntaxa of the Vyatka River meadows in the axes of 2 main factors using ecological scales showed the presence of relatively short gradients in the structure of the used data. The communities of 21 meadow syntaxa (variants, subassociations and associations) of the Vyatka River floodplain have close values of moisture and active soil fertility. Most of them are located within the same rank according to these indicators and can be characterized as wet meadows on fairly rich soils. A comparison of the ordination results of the upland meadow formations of the Kirov Region with the floodplain syntaxa of the order Arrhenatheretalia R. Tx. 1931 showed (with some exceptions) the similarity of habitats of the communities of similar associations in the floodplain and the upland. Multivariate analysis of the syntaxa based on the occurrence matrix of 200 vascular plant species of the studied meadow phytocenoses made it possible to identify 3 leading components, which account for 67.8% of the variance. The moisture (including its variability) and alluviality are recognized as leading factors of differentiation of the meadow vegetation in the Vyatka River floodplain. Estimation of the minimum spanning tree between the syntaxa in a linked weighted undirected graph confirmed the existence of a consistent relationship between the associations belonging to the same order. As a result of PCA analysis, most of the variance of the syntaxa (58%) is explained by the first 2 components, that indicates a high efficiency of the application of the principal component method for ordination of the meadow vegetation of the Vyatka River floodplain. The ordination of meadow syntaxa shows that, if the conditions of applying the PCA method are met, it gives adequate, visual and well-interpreted results.

Keywords: meadows, the Vyatka River floodplain, Kirov Region, Ramenskiy's indicator values, indirect ordination methods, principal component analysis (PCA)

ACKNOWLEDGEMENTS

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

REFERENCES

- Aleksanov V.V. 2017. Metody izucheniya biologicheskogo raznoobraziya [Methods for studying biological diversity]. Kaluga. 70 p. (In Russ.).
- Barmín A.N., Iolin M.M., Sharova I.S., Starichkova K.A., Sorokin A.N., Nikolaychuk L.F., Golub V.B. 2010. Ispolzovaniye shkal L.G. Ramenskogo i DCA-ordinatsii dlya indikatsii izmeneniy usloviy sredi v Volgo-Akhtubinskoy poyme [Using Ramenskiy indicator values and DCA-ordination for indication of environment change in the Volga-Akhtuba flood-plain]. — *Izv. Samar. nauchn. tsentr. RAN.* 12 (1): 54–57 (In Russ.).
- Bayanov A.V., Yamalov S.M., Mirkin B.M. 2009. Opyt analiza faktorov, opredelyayushchikh sostav lugovykh soobshchestv s ispol'zovaniem ordinatsionnykh podkhodov (na primere Severo-Vostoka Respubliki Bashkortostan) [Experience of the analysis of the factors defining structure of meadow communities with use ordination approaches (on the example of the north-east of Republic Bashkortostan)]. — *Izv. Samar. nauchn. tsentra RAN.* 11 (1): 31–33 (In Russ.).
- Bischoff A., Hoboy S., Winter N., Warthemann G. 2018. Hay and seed transfer to re-establish rare grassland species and communities: How important are date and soil preparation? — *Biol. Conserv.* 221: 182–189. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.033>
- Cherednichenko O., Borodulina V. 2018. Biodiversity of herbaceous vegetation in abandoned and managed sites under protection regime: a case study in the Central Forest Reserve, NW Russia. — *Hacquetia.* 17 (1): 35–59. <https://doi.org/10.1515/hacq-2017-0015>
- Chytrý M., Tichý L., Dřevojan P., Sádlo J., Zelený D. 2018. Ellenberg-type indicator values for the Czech flora. — *Preslia.* 90: 83–103. <https://doi.org/10.23855/preslia.2018.083>
- De Brit J.G., Alves L.F., Espirito Santo H.M.V. 2014. Seasonal and spatial variations in limnological conditions of a floodplain lake (Lake Catalão) connected to both the Solimões and Negro Rivers, Central Amazonia. — *Acta Amazonica.* 44 (1): 121–134. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672014000100012>
- Didukh Ya.P. 2011. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kyev, UA. 176 p.

- Dítě D., Hrivnák R., Dítě Z., Elias P. 2012. Beckmannia eruciformis Vegetation in the Pannonian Basin (Central and South-Eastern Europe). – *Phyton-annales rei botanicae*. 52 (2): 177–194.
<https://doi.org/10.2478/v10028-011-0009-3>
- Edwards K.R., Kučera T. 2019. Management effects on plant species composition and ecosystem processes and services in a nutrient-poor wet grassland. – *Plant. Ecol.* 220: 1009–1020. <https://doi.org/10.1007/s11258-019-00970-9>
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen im Mitteleuropa. – *Scripta Geobotanica*. 18: 1–248.
- Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. 2010. 2nd edition, by E. Landolt et al. Bern, Stuttgart, Vienna. 376 p.
- Galváneš D., Ripka J. 2018. Vegetation development after a large scale restoration of species-rich grasslands in a Central European floodplain. – *Wetlands Ecology and Management*. 26: 373–381.
<https://doi.org/10.1007/s11273-017-9579-2>
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. – *Palaeontologia Electronica*. [Electronic resource]. 4 (1): 1–9. Available at: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (accessed: 13 May 2001).
- Havlová M., Chytrý M., Tichý L. 2004. Diversity of hay meadows in the Czech Republic: major types and environmental gradients. – *Phytocoenologia*. 34 (4): 551–567.
<https://doi.org/10.1127/0340-269X/2004/0034-0551>
- Immoor A., Zacharias D., Müller J., Diekmann M. 2017. A re-visitation study (1948–2015) of wet grassland vegetation in the Stedinger Land near Bremen, North-western Germany. – *Tuexenia*. 37: 271–288.
<https://doi.org/10.14471/2017.37.013>
- Jamalov S.M., Martynenko V.B., Abramova L.M., Golub V.B., Baisheva Je.Z., Bajanov A.V. 2012. Prodrumus rastitel'nykh soobshchestv Respubliki Bashkortostan [Prodrumus of plant communities of the Republic of Bashkortostan.]. Ufa. 100 p. (In Russ.).
- John H., Dullau S., Baasch A., Tischew S. 2016. Re-introduction of target species into degraded lowland hay meadows: How to manage the crucial first year? – *Ecological Engineering*. 86: 223–230.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.11.001>
- Khapugin A., Senchugova M. 2018. The floristic lists as a source to characterize environment conditions of habitats using phytoindication methods: A case study for *Iris aphylla* (Iridaceae) and *Lilium martagon* (Liliaceae) in central Russia. – *Arnaldoa*. 25 (1): 75–86.
<https://doi.org/10.22497/arnaldoa.251.25104>
- Kuzemko A.A. 2016. Classification of the class Molinio-Arrhenatheretea in the forest and forest-steppe zones of Ukraine. – *Phytocoenologia*. 46 (I. 3): 241–256.
<https://doi.org/10.1127/phyto/2016/0083>
- Marakulina S.Ju. 2009. Sukhodol'nye luga taezhnoy zony Kirovskoy oblasti [Dryland meadows of the taiga zone of the Kirov region]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Syktyvkar. 19 p. (In Russ.).
- Marcenò C., Guarino R. 2015. A test on Ellenberg indicator values in the Mediterranean evergreen woods (*Quercetea ilicis*). – *Rendiconti Lincei*. 26 (3): 345–356.
<https://doi.org/10.1007/s12210-015-0448-8>
- Parinova T.A., Volkov A.G., Perkova A.A. 2018. Resursnyy potentsial poymennykh lugov Arkhangel'skoy oblasti [Resource potential of floodplain meadows in Arkhangel'sk region]. – *Proceedings of Petrozavodsk State University*. 3 (172): 81–88 (In Russ.).
<https://doi.org/10.15393/uchz.art.2018.134>
- Razumovskiy S.M. 2011. Trudy po ekologii i biogeografii (polnoe sobranie sochineniy) [Works on ecology and biogeography (complete works)]. Moscow. 722 p. (In Russ.).
- Ramenskii L.G., Tsatsenkin I.A., Chizhykov O.N., Antipin N.A. 1956. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu [Ecological assessment of forage land by vegetation]. Moscow. 472 p. (In Russ.).
- Ramette A. 2007. Multivariate analyses in microbial ecology. – *FEMS Microbiology Ecology*. 62. I (2): 142–160.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2007.00375.x>
- Shchukina K.V. 2019. Lugovaya rastitel'nost' poymy reki Vyatki v predelakh Kirovskoy oblasti [Meadow vegetation of the floodplain of the Vyatka River within the Kirov Region]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. St. Petersburg. 21 p. (In Russ.).
- Shitikov V.K., Zinchenko T.D. 2019. Multivariate statistical analysis of ecological communities (review) [Mnogomernyy statisticheskiy analiz ekologicheskikh soobshchestv (obzor)]. – *Theoretical and Applied Ecology*. 1: 5–11 (In Russ.).
- Shushpannikova G.S., Yamalov S.M. 2014. Lugovaya rastitel'nost' poym rek Vyhegda i Pechora. Order Arrhenatheretalia R. Tx. 1931 [Meadow vegetation of the floodplains of the Vyhegda and Pechora rivers. Order Arrhenatheretalia R. Tx. 1931]. *Vegetation of Russia*. 25: 89–115 (In Russ.).
- Sozinov O.V., Moiseychik E.V. 2015. Fitoraznoobrazie splavnykh soobshchestv gidrokarbonatnykh ozer Ozerskoy vodno-lednikovoy niziny (Respublika Belarus') [Phytodiversity of floating bog communities of hydrocarbon lakes of Ozerskaya water-gracial depressions (Belarus)]. – *Bulletin of Bryansk Department of Russian Botanical Society*. 2(6): 50–57 (In Russ.).
- Sushko G.G. 2020. Metody mnogomernogo analiza dannykh v sinekologii nasekomykh [Methods of multivariate data analysis in insects synecology]. – *Journal of the Belarusian State University. Ecology*. 1: 38–45 (In Russ.).
- Testolin R., Attorre F., Jiménez B. 2020. Global distribution and bioclimatic characterization of alpine biomes. – *Ecography*. 43: 1–10.
<https://doi.org/10.1111/ecog.05012>
- Tsyganov D.N. 1983. Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov [Phytoindication of ecological regimes in subzone of mixed coniferous-broadleaved forests]. Moscow. 242 p. (In Russ.).
- Vasilevich V.I. 1995. Dominantno-floristicheskiy podkhod k vydeleniyu rastitel'nykh assotsiatsiy [Dominant-floristic approach to the distinction of plant associations]. – *Bot. Zhurn.* 80 (6): 28–39 (In Russ.).

- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2008 а. Rastitel'nost' pri-ruslovooy poymy reki Vyatki [Riverine vegetation in the Vyatka River floodplain]. – Bot. Zhurn. 93 (9): 1354–1366 (In Russ.).
- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2008 б. Ostepnennyye luga basseyna reki Vyatki i yuga Nizhegorodskoy oblasti [Steppe meadows in the Vyatka River basin and the southern Nizhny Novgorod Region]. – Bot. Zhurn. 93 (12): 1863–1877 (In Russ.).
- Wu J., Wurst S., Zhang X. 2016. Plant functional trait diversity regulates the nonlinear response of productivity to regional climate change in Tibetan alpine grasslands. – Scientific Reports. 6: 1–10.
<https://doi.org/10.1038/srep35649>. (accessed: 20 April 2020).
- Yang Y., Weiner J., Wang G., Ren Z. 2018. Convergence of community composition during secondary succession on Zokor rodent mounds on the Tibetan Plateau. – Journal of Plant Ecology. 11 (3): 453–464.
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtx016>
- Yamalov S.M., Martynenko V.B., Abramova L.M., Golub V.B., Baisheva E.Z., Bayanov A.V. 2012. Prodromus rastitel'nykh soobshchestv Respubliki Bashkortostan [Prodromus of plant communities of the Republic of Bashkortostan]. Ufa. 100 p. (In Russ.)
- Znamenskiy S.R. 2015. Rastitel'nost' kseromezofitnykh i mezofitnykh lugov srednetayezhnoy Karelii: ekologo-topologicheskyy podkhod [Xeromesic and mesic meadow vegetation in Southern boreal zone of Karelia. ecological and topological approach]. – Trudy Kar. NC RAN. 2: 3–15 (In Russ.).
<https://doi.org/10.17076/eco40>

ХАРАКТЕРИСТИКА ПЛОДОВ И СЕМЯН НАТУРАЛИЗОВАВШИХСЯ В КРЫМУ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *OPUNTIA* (САСТАСЕАЕ)

© 2021 г. Н. А. Багрикова^{1,*}, Л. Э. Рыфф¹, Е. С. Чичканова¹, Я. А. Перминова¹

¹ ФГБУН «Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН»
спуск Никитский, 52, пгт. Никита, Ялта, 298648, Россия

*e-mail: nbagrik@mail.ru

Поступила в редакцию 15.04.2021 г.

После доработки 13.07.2021 г.

Принята к публикации 27.07.2021 г.

Приведено описание натурализовавшихся на территории Крымского полуострова представителей рода *Opuntia* Mill.: *Opuntia engelmannii* Salm-Dyck ex Engelm. var. *lindheimeri* (Engelm.) U. Guzman et Mandujano), *O. fragilis* (Nutt.) Haw., *O. humifusa* Raf., *O. macrorhiza* Engelm., *O. polyacantha* Haw., *O. phaeacantha* Engelm. f. *rubra* Späth., *O. tortispina* Engelm. et J.M. Bigelow, *O. tunoidea* Gibbes. Дана характеристика, изучены и описаны морфологические и морфометрические параметры плодов и семян. Наиболее характерными отличительными признаками плодов являются их форма, цвет, а также консистенция и окраска мякоти; семян – их размер, текстура поверхности, ширина ободка. Полученные результаты могут быть использованы для идентификации таксонов, а также при составлении определительных ключей подсемейства Opuntioideae.

Ключевые слова: *Opuntia*, Састасеае, семена, плоды, морфология, натурализация, Крымский полуостров

DOI: 10.31857/S0006813621100033

Род *Opuntia* Mill. является одним из крупнейших в семействе Састасеае Juss. и включает, по данным разных авторов (Britton, Rose, 1919; Backeberg, 1976; Anderson, 2001; Griffith, Porter, 2009; Hunt, 2016), от 90 до 250 видов, из которых согласно The Plant List (2013) признанными являются 226 таксонов видового и инфравидового ранга, в том числе 191 вид. Этот род характеризуется значительным разнообразием, образуя множество разновидностей, форм и гибридов как *in situ*, так и *ex situ*. В естественных условиях опунции произрастают в Южной и Северной Америке и на прилегающих островах (Rebman, Pinkava, 2001; Pinkava, 2003; Bulot, 2007; Majure, Ervin, 2007). Многие виды были интродуцированы и широко распространились в Европе, Африке, Азии, Австралии, на Канарских островах (Dean, Milton, 2000; Frawley, 2007; Erre et al., 2009). Не менее 27 видов *Opuntia* являются инвазионными растениями в различных регионах Земного шара, при этом наибольшее число натурализовавшихся видов отмечено в Испании, Южной Африке и Австралии (Novoa et al., 2015).

В последние десятилетия отмечается повышенный интерес к вопросам изучения таксономии, построения филогенетических систем триб подсемейства Opuntioideae (Doweld, 1999; Grif-

fith, Porter, 2009; Majure et al., 2012; Shalabi, 2015). Проводятся исследования морфологии, анатомии, молекулярно-генетических особенностей представителей рода *Opuntia*, в том числе плодов и семян (Vuxbaum, 1953; Degano et al., 1997; Nyffeler, 2002; Stuppy, 2002; Guerrero-Muñoz et al., 2006; Luna-Paez et al., 2007; Orozco-Segovia et al., 2007; Nabibi et al., 2008; Erre, Chessa, 2013; Samah et al., 2015; Novoa et al., 2016; Bagrikova, Chichkanova, 2018; Nunez-Castelum et al., 2018; Lopes et al., 2021). Отмечается, что многие виды опунций относятся к таксономически сложным группам, и даже в пределах естественного ареала исследователи (Rebman, Pinkava, 2001; Pinkava, 2003; Majure, 2007; Majure, Ervin, 2007; Majure et al., 2012) часто выделяют множество разновидностей и форм внутри одного вида. Результаты недавно проведенных исследований доказали наличие у представителей подсемейства Opuntioideae корреляции между признаками семян, размерами генома и инвазивностью (Novoa et al., 2016; Lopes et al., 2021), что свидетельствует о важности изучения параметров семян и возможности использования результатов подобных исследований для предварительной оценки как размера генома, так и потенциальной инвазивности тех или иных видов.

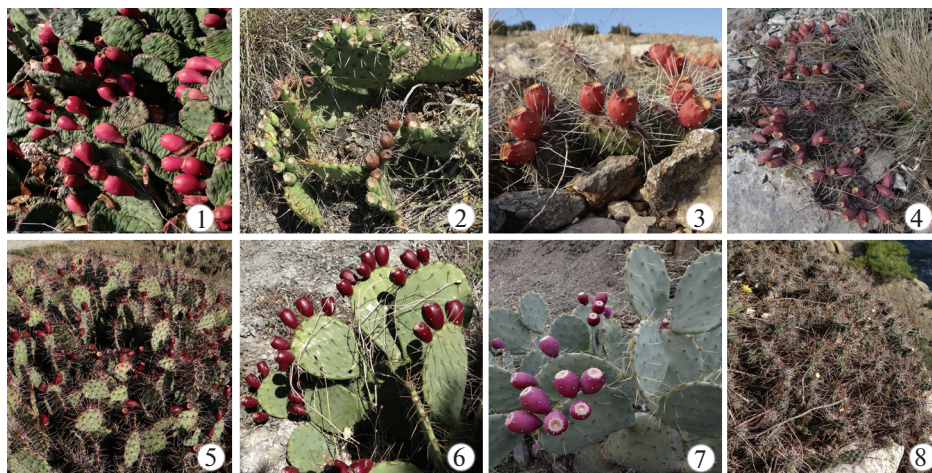


Рис. 1. Общий вид натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Opuntia*.

Fig. 1. General appearance of the *Opuntia* representatives naturalized in Crimea.

1 – *O. humifusa*, 2 – *O. macrorhiza*, 3 – *O. polyacantha*, 4 – *O. tortispina*, 5 – *O. phaeacantha* f. *rubra*, 6 – *O. engelmannii* var. *lindheimeri*, 7 – *O. tunoidea*, 8 – *O. fragilis*.

Многоплановые исследования по изучению представителей рода *Opuntia* на территории Крыма проводятся на базе одного из старейших научных учреждений – Никитского ботанического сада (НБС), в котором собрана одна из богатейших коллекций суккулентов. Интродукции представителей рода *Opuntia* уделялось большое внимание с первых лет существования НБС (1812–1824 гг.) (Belousova, 1998; Plugatar et al., 2016; Chichkanova et al., 2018). Установлено, что из 55 видов, разновидностей и форм подсемейства Opuntioideae, интродуцированных в Крыму, многие из которых представлены в коллекции НБС, на территории Крымского полуострова натурализовались не менее восьми таксонов видового и инфравидового ранга (Bagrikova, Ryff, 2014b; Bagrikova, 2017). В НБС проводились исследования биологических и физиологических особенностей разных видов *ex situ* (Gubanova, Belousova, 2003; Gubanova, 2007; 2008; 2012). Изучались распространение, фитоценотические, фенологические (Bagrikova, Ryff, 2014a; Bagrikova et al., 2014; Fateryga, Bagrikova, 2017; Bagrikova, 2017, 2018; Scurlatova, Bagrikova, 2019; Bagrikova et al., 2020), биоморфологические (Belousova, Bagrikova, 1999; Bagrikova, Chichkanova, 2018) особенности некоторых натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Opuntia*, в том числе *O. humifusa* (Raf.) Raf., *O. engelmannii* Salm-Dyck ex Engelm. var. *lindheimeri* (Engelm.) B.D. Parfitt et Pinkava, *O. phaeacantha* Engelm. f. *rubra* Späth. Однако, комплексный анализ на основе изучения и описания качественных и количественных признаков плодов и семян натурализовавшихся в Крыму опунций с приведением иллюстративного материала не проводился.

Цель работы: изучить и выявить таксономически значимые особенности плодов и семян натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Opuntia*, в том числе для их применения при определении семенного материала, поступившего из различных источников.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследований – восемь представителей рода *Opuntia* Mill.: *O. engelmannii* Salm-Dyck ex Engelm. var. *lindheimeri* (Engelm.) B.D. Parfitt et Pinkava, *O. fragilis* (Nutt.) Haw., *O. humifusa* (Raf.) Raf., *O. macrorhiza* Engelm., *O. phaeacantha* Engelm. f. *rubra* Späth., *O. polyacantha* Haw., *O. tortispina* Engelm. et J.M. Bigelow, *O. tunoidea* Gibbes (рис. 1). Определение опунций проводилось по работам, касающимся систематики семейства Cactaceae (Britton, Rose, 1919; Zamyatnin, 1958; Backeberg, 1976; Anderson, 2001; Pinkava, 2003), а также на основе анализа интернет-ресурсов (*Opuntia* Web, 2020; Tropicos.org, 2020). Номенклатура и объем таксонов приводится в соответствии с международными базами данных The Plant List (2013), Catalogue of Life (2020), IPNI (2020), Tropicos.org (2020).

Параметры растений изучались в 2013–2020 гг. традиционными методами, как в условиях их произрастания в полуприродных и естественных сообществах на территории Крымского полуострова, так и в лабораторных условиях, сопровождалась съемкой на цифровые фотокамеры Canon Power Shot SX130 IS, Sony DSC-H11, Sony DSC-HX200. Были изучены качественные признаки плодов (форма, окраска поверхности; консистенция, вкус и окраска мякоти) и семян (форма, окраска семенной кожуры), а также количе-

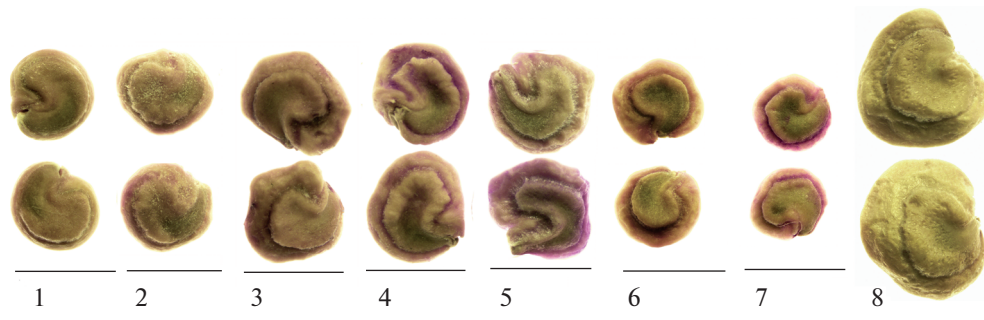


Рис. 2. Семена натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Opuntia*. Масштабные линейки: 5 мм.

Fig. 2. Seeds of the *Opuntia* representatives naturalized in Crimea. Scale bars: 5 mm.

1 – *O. humifusa*, 2 – *O. macrorhiza*, 3 – *O. polyacantha*, 4 – *O. tortispina*, 5 – *O. phaeacantha* f. *rubra*, 6 – *O. engelmannii* var. *lindheimeri*, 7 – *O. tunoidea*, 8 – *O. fragilis*.

ственные показатели: ширина и диаметр плодов, см, коэффициент удлинения (соотношение длины к диаметру); количество семян на один плод (экз.); диаметр семян по длине и ширине, периметр, ширина узкой и широкой части ободка (мм); площадь (кв. мм). Диаметр плода измерялся в самой широкой части. При анализе и описании плодов выборка составляла от 15 до 30 для локально распространенных видов и от 685 до 745 образцов из разных мест произрастания для широко распространенных в разных биотопах видов. Изучение параметров семян (по 30 экз. для каждого таксона) проводили при помощи микроскопа *Nikon SMZ 745 T*, с компьютерной микрофото съемкой, с учетом имеющихся рекомендаций (Guerrero-Muñoz et al., 2006). Характеристика плодов и семян дана на основании представлений ряда авторов (Buxbaum, 1953; Artyushenko et al., 1986, 1990; Vyshenskaya, 1991). Статистическая обработка данных проведена с помощью программ MS Excel 10 и Statistica 10.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У представителей подсемейства *Opuntioideae* и рода *Opuntia* плоды одногнездные, сочная или сухая ягода, разные по размерам и форме (шаровидные, грушевидные, эллиптические, яйцевидные или обратнойцевидные), но с углублением на вершине. Поверхность плодов голая или с хорошо развитыми ареолами с большим количеством глохидий, иногда колючек. Семена по форме сплюснутые или уплощенно-почковидные (кампилотропные). Семя полностью обрастает сильно склерифицированным присемянником (ариллузом), свободным остается только микропиле; ариллярный покров семени каменистый, поверхность сухая, гладкая. Зародыш согнутый (Zamyatin; 1958; Vyshenskaya, 1991; Anderson, 2001).

Плоды у большинства изученных представителей рода *Opuntia* сочные, съедобные, только у

O. fragilis – сухие, несъедобные. Семена занимают значительную часть объема плода, твердые, часто округло-дисковидной, иногда неправильной формы, с ровным или извилистым краем. Зародыш хорошо выражен, в виде запятой, окружен узким или широким ободком (периспермом) (рис. 2).

Ниже приводится характеристика и сравнительный анализ качественных и количественных признаков плодов и семян натурализовавшихся в Крыму опунций.

1. *O. humifusa*. Наиболее распространенный в Крыму вид. Встречается в горной части – на южном побережье от Севастополя до Коктебеля, а также в степной и предгорной зонах полуострова в разных типах растительности (Bagrikova, Ryff, 2014b; Bagrikova et al., 2014; Skurlatova, Bagrikova, 2019). Плоды многочисленные, в среднем до 10–14 экз. на кладодий (рис. 1.1), созревают в сентябре-октябре, могут оставаться на растениях до начала следующего вегетационного периода. Поверхность их гладкая, голая, пурпурная или розово-красная, в ареолах много желто-коричневых или коричневых глохидий. Мякоть отличается более светлой окраской, сочная, вкус кисло-сладкий, приятный. Плоды чаще всего грушевидной или булавовидной формы, резко суженные в основании – 1.8–5.8 см длины (L) и 0.7–2.3 диам., отличаются в разных популяциях по форме (коэффициенту удлинения) и размерам. В целом, морфометрические параметры плодов характеризуются средней вариабельностью признаков: длина (Cv – 19.1%), диаметр (14.3%) и коэффициент удлинения (19.3%). В ценопопуляциях, произрастающих в разреженных древесно-кустарниковых или высоко-разнотравно-злаковых степных сообществах, плоды у опунций более удлиненной формы, так как соотношение L/D составляет 2.5–3.5, тогда как у растений, произрастающих на открытых каменистых местообитаниях, – 1.6–1.9. Количество семян на один плод варьирует значительно – от 13 до 43 (Cv – 29.8%). В каждом плоде

содержится в среднем до 25 семян (табл. 1). По литературным данным в условиях естественного ареала и культивирования окраска плодов меняется от зеленоватого до абрикосового и красно-коричневатого цвета, плоды мясистые, суженные к основанию, размеры – (2.5) 3.0–5.0 см дл., 1.2–2.0 см в диам. (Zamyatnin, 1958; Backeberg, 1976; Pinkava, 2003; Majure, Ervin, 2007; Opuntia Web, 2015).

Семена дисковидные, 3.8–5.0 мм дл. (L), 3.9–4.7 мм шир. (W) с относительно узким (в среднем до 1.1 мм) и ровным ободком (периспермом) (рис. 2.1). Коэффициент удлинения (соотношение L/W) менее 1.0, так как длина их часто меньше ширины (табл. 1). Семенная кожура серо-желтого цвета, поверхность матовая (рис. 2.1). Для большинства параметров семян выявлена слабая вариабельность признаков: длина (Cv – 5.0%), ширина (3.4%), площадь (8.2%) и периметр (4.1%), тогда как такие параметры, как ширина ободка (в наиболее узкой части 0.2–0.5 мм, в наиболее широкой части 0.6–1.8 мм) отличаются средней и высокой изменчивостью (26.7 и 35.5%, соответственно) (табл. 1). В природном ареале семена от светло-коричневых до серых, диаметр – 3.5–4.5 мм, ободок – до 1.0 мм (Pinkava, 2003; Opuntia Web, 2015), в культуре – до 4.0–5.0 мм (Zamyatnin, 1958). Параметры плодов и семян натурализовавшихся в Крыму растений *O. humifusa* зависят от условий произрастания.

2. *O. macrorhiza*. Натурализовавшиеся растения имеют локальное распространение – в Гурзуфе, на территории МДЦ “Артек” (Bagrikova, Ryff, 2014b), единичные особи выявлены на территории парка “Харакс” (пгт Гаспра). Плоды многочисленные, до 6–10 экз. на кладодий (рис. 1.2), созревают в сентябре–октябре, также как у предыдущего вида, недозрелые плоды могут оставаться на растениях до начала следующего вегетационного периода. Поверхность плодов красного или розово-красного цвета, отличаются незначительным количеством глохидий. Мякоть светлая, достаточно плотная по консистенции, сладкая по вкусу. Плоды грушевидные (рис. 1.2), по размерам и форме имеют большое сходство с плодами *O. humifusa* – 2.0–5.0 см дл. и 1.2–2.2 см диам. (табл. 1). В целом, морфометрические параметры плодов характеризуются средней изменчивостью признаков: длина (Cv – 14.7%), диаметр (10.6%) и коэффициент удлинения (12.9%), что, вероятнее всего, обусловлено распространением натурализовавшихся растений в сходных экологических условиях. Однако количество семян на один плод варьирует значительно (Cv – 36.0%, при минимальных и максимальных значениях от 14 до 40) (табл. 1). Согласно литературным данным, плоды пурпурные или розовые, до 5.0 см дл. (Backeberg, 1976) или от зеленого, желтоватого до матово-красного цвета,

удлиненно-обратнояйцевидные, мясистые, голые, 2.5–4.0 см дл. и 1.5–2.8 см диам. (Pinkava, 2003).

Семена дисковидно-округлые, 4.1 мм диам., с коэффициентом удлинения около 1.0 (табл. 1) семенная кожура серо-желто-коричневатого цвета, поверхность матовая (рис. 2.2). Для большинства параметров семян выявлена слабая вариабельность признаков: ширина (7.5%), площадь (7.9%) и периметр (3.8%), тогда как такие параметры, как длина семян, ширина ободка в наиболее узкой (0.2–0.6 мм) и в наиболее широкой (1.0–1.6 мм) частях отличаются средней изменчивостью (12.1%, 27.0% и 15.3%, соответственно) (табл. 1). Поверхность большинства семян, как и у *O. humifusa*, ровная, некоторые семена имеют волнистую поверхность, они отличаются так же неравномерностью ширины ободка. В природном ареале семена желто-коричневые, более или менее округлые, 4.0–5.0 мм в диам., толстоватые, искривленные, ободок широкий, выступающий на 0.5 мм (Backeberg, 1976; Pinkava, 2003). Натурализовавшиеся в Крыму растения отличаются более широким ободком у семян.

3. *O. polyacantha*. Натурализовавшиеся растения имеют локальное распространение – в Балаклаве (город федерального значения Севастополь), на склонах горы Таврос, где отмечаются в смешанных группах с *O. humifusa* и *O. tortispina* (Bagrikova, Ryff, 2014b). Растения прямостоячегораспростертые, высотой до 0.3–0.4 м, произрастают одиночно или небольшими группами. Сегменты зеленого цвета, округлой формы, 10–12 см, относительно толстые (до 0.9–1.2 см). Верхняя часть сегмента покрыта длинными светлыми (с розоватым оттенком) колючками, в основании окрашенными в розово-коричневый цвет, кончик – в темно-коричневый цвет. В ареолах расположено до 2–3 крупных (3.5–6.0 см дл.) и 3–4 коротких (1.0–1.5 см дл.) колючек, глохидии зеленого или желто-коричневого цвета (рис. 1.3).

Плоды относительно немногочисленные, от 2 до 6 экз. на кладодий, розово-красного или оранжево-красного цвета, от бочонкообразной до округлой формы, закругленные в основании, ободок плода в верхней части заостренный, отличаются большим количеством глохидий (рис. 1.3), сладкие по вкусу, сочные, с плотной и относительно вязкой мякотью, которая при полном созревании в сентябре–октябре становится более рыхлой, имеет более светлую окраску по сравнению с поверхностью плода, 2.1–3.5 дл., 1.6–2.5 шир., коэффициент удлинения (L/D) – 1.1–1.9. Количество семян на один плод варьирует значительно от 26 до 70 (Cv – 31.3%). В каждом плоде содержится в среднем 45 семян (табл. 1). В недозрелых плодах семена плохо отделяются от вязкой мякоти.

Семена дисковидные, с неровной поверхностью и извилистым краем (рис. 2.3), 3.9–5.1 мм шир.,

Таблица 1. Количественные показатели плодов и семян натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Oriuntia*
 Table 1. Quantitative parameters of fruits and seeds in *Oriuntia* representatives naturalized in Crimea

Количественные показатели Quantitative parameters		Таксоны/Таха							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Плод/Fruit		<i>n</i> = 585	<i>n</i> = 105	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 745	<i>n</i> = 45	<i>n</i> = 15
Длина, см Length, cm	M ± m Min/max Cv, %	3.5 ± 0.03 1.8/5.8 19.1	3.6 ± 0.05 2.0/5.0 14.7	3.0 ± 0.06 2.1/3.5 9.7	3.6 ± 0.09 2.4/4.8 14.7	4.1 ± 0.07 3.1/5.5 11.2	5.6 ± 0.04 3.2/8.2 18.0	5.8 ± 0.14 4.7/7.3 12.7	1.5 ± 0.06 1.0/1.9 17.9
Диаметр, см Diameter, cm	M ± m min/max Cv, %	1.8 ± 0.01 0.7/2.4 13.2	1.7 ± 0.02 1.2/2.2 10.6	2.2 ± 0.04 1.6/2.5 10.5	1.6 ± 0.07 1.1/1.8 10.0	2.5 ± 0.04 2.0/3.1 9.2	3.3 ± 0.01 2.1/4.7 11.1	3.1 ± 0.07 2.0/3.9 11.8	0.9 ± 0.03 0.7/1.1 14.4
Коэффициент удлинения Elongation ratio (L/D)	M ± m min/max Cv, %	2.0 ± 0.02 1.0/3.7 19.3	2.1 ± 0.03 1.3/2.8 12.9	1.4 ± 0.03 1.1/1.9 12.1	2.2 ± 0.09 1.5/3.6 22.7	1.7 ± 0.03 1.3/2.3 12.9	1.7 ± 0.01 1.2/2.5 18.0	1.9 ± 0.05 1.4/2.5 15.7	1.6 ± 0.05 1.1/1.8 12.5
Кол-во семян на плод, шт. Number of seeds per fruit	M ± m min/max Cv, %	25.0 ± 1.0 13/43 29.8	24.0 ± 2.7 14/40 36.0	45.0 ± 3.5 21/70 31.3	33.0 ± 3.4 17/44 27.0	48.0 ± 4.7 21/89 41.6	197.0 ± 3.9 41/342 28.8	226.0 ± 20.8 67/411 46.9	9.0 ± 1.0 4/14 37.6
Семя/Seed		<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30	<i>n</i> = 30
Площадь, мм ² Area, mm ²	M ± m min/max Cv, %	15.4 ± 0.38 13.0/17.3 8.2	14.9 ± 0.33 11.8/16.8 7.9	20.9 ± 0.63 15.3/30.9 19.5	16.7 ± 0.38 14.5/20.1 6.1	24.2 ± 0.75 16.5/30.9 15.2	12.2 ± 0.33 9.0/16.9 19.4	11.5 ± 0.28 10.0/14.8 11.8	25.3 ± 1.0 20.5/29.2 11.7
Периметр, мм Perimeter, mm	M ± m min/max Cv, %	15.2 ± 0.16 13.9/16.1 4.1	14.9 ± 0.16 13.4/16.0 3.8	19.0 ± 0.33 15.3/30.9 8.4	16.1 ± 0.33 14.9/18.5 4.7	19.6 ± 0.31 16.7/1.9 6.9	13.4 ± 0.19 11.6/15.3 9.6	12.2 ± 0.13 11.2/14.6 13.2	19.9 ± 0.31 18.9/21.2 4.7
Длина, мм Length, mm	M ± m min/max Cv, %	4.3 ± 0.05 3.9/4.8 4.7	4.1 ± 0.1 3.3/5.6 12.1	4.6 ± 0.1 3.6/5.7 11.6	5.6 ± 0.08 4.8/6.5 7.9	5.6 ± 0.17 3.9/6.8 11.8	4.2 ± 0.06 3.5/4.6 5.4	3.9 ± 0.06 3.3/4.5 6.8	5.6 ± 0.14 4.1/6.2 9.6
Ширина, мм Width, mm	M ± m min/max Cv, %	4.5 ± 0.05 3.9/4.7 4.7	4.1 ± 0.06 3.4/4.8 7.5	4.5 ± 0.06 3.9/5.1 7.1	5.1 ± 0.06 4.3/5.7 6.7	4.8 ± 0.15 3.2/5.6 12.0	4.0 ± 0.07 3.5/4.4 6.3	3.8 ± 0.06 3.0/4.2 6.5	6.2 ± 0.22 4.2/7.2 13.9
Коэффициент удлинения Elongation ratio (L/W)	M ± m min/max Cv, %	0.9 ± 0.02 0.9/1.1 7.1	1.0 ± 0.03 0.7/1.3 14.2	1.0 ± 0.02 0.7/1.2 11.9	1.1 ± 0.01 0.9/1.22 5.8	1.2 ± 0.06 0.8/1.6 19.2	1.0 ± 0.02 0.8/1.2 8.2	0.9 ± 0.02 1.1/1.3 5.2	0.9 ± 0.02 0.8/1.2 10.3
Широкая часть ободка, мм Wide part of rim, mm	M ± m min/max Cv, %	1.1 ± 0.09 0.6/1.8 35.5	1.3 ± 0.04 0.9/1.6 15.3	1.8 ± 0.09 1.0/2.8 28.1	1.6 ± 0.09 0.9/2.6 31.1	2.0 ± 0.1 1.3/2.8 20.5	1.3 ± 0.05 0.9/1.5 14.8	1.0 ± 0.04 0.65/1.3 12.2	2.9 ± 0.2 1.7/4.0 26.6
Узкая часть обода, мм Narrow part of rim, mm	M ± m min/max Cv, %	0.3 ± 0.02 0.2/0.5 26.7	0.4 ± 0.02 0.2/0.6 27.0	0.3 ± 0.02 0.1/0.6 32.4	0.5 ± 0.03 0.3/0.9 31.3	0.5 ± 0.05 0.3/1.0 41.7	0.5 ± 0.02 0.3/0.56 19.6	0.3 ± 0.03 0.1/0.4 16.0	1.1 ± 0.12 0.5/2.0 41.6

Таксоны/Таха: 1 — *O. humifusa*, 2 — *O. macrostigma*, 3 — *O. polysantha*, 4 — *O. tortispina*, 5 — *O. phaeosantha* f. *rubra*, 6 — *O. engelmannii* var. *lindheimeri*, 7 — *O. tunoidea*, 8 — *O. fragilis*.

3.6–5.7 мм дл., при размерах широкой части ободка – 1.0–2.8 мм, узкой части – 0.2–0.6 мм (табл. 1). Семенная кожура желто-кремового цвета с розоватым оттенком, поверхность матовая (рис. 2.3). Для большинства параметров семян выявлена средняя и высокая вариабельность признаков: длина (C_v – 11.6%), площадь (C_v – 19.5%), узкая и широкая части ободка (C_v – 32.4% и 28.1% соответственно), только такие параметры, как ширина и периметр отличаются слабой изменчивостью (C_v – 7.1% и 8.4% соответственно) (табл. 1).

4. *O. tortispina*. Натурализовавшиеся растения имеют локальное распространение – в Балаклаве, на склонах горы Таврос, вместе с двумя другими таксонами (*O. humifusa*, *O. polyacantha*) (Bagrikova, Ryff, 2014b), по внешнему виду похожи на растения *O. macrorhiza*, но имеют признаки, приведенные для *O. tortispina*. По литературным данным (Zamyatnin, 1958; Pinkava, 2003; Opuntia Web, 2015) растения *O. tortispina* высотой до 0.3 м, распростертые, ползучие, с сегментами 6.5–20.0 см дл. и 4.0–12.0 см шир., колючек от 1 до 9, от белого до серого с бледно-коричневыми кончиками и основаниями, иногда коричневые по всей длине, глохидии от желтого до коричневатого-белого цвета, до 6.0 мм дл. Наибольшее сходство выявленные в Крыму экземпляры имеют с натурализовавшимися в астраханских песках в Нижнем Поволжье растениями, которые приводятся под названиями *O. tortispina* Engelm. et J.M. Bigelow var. *cymochila* (Engelm.) Backeb., *O. cymochila* Engelm. et J.M. Bigelow (Sagalaeв, Pilipenko, 2007; Afanas'ev, 2009). Сложности в определении растений опунций, произрастающих в разных регионах, привели к тому, что в литературных источниках (Britton, Rose, 1919; Zamyatnin, 1958; Backeberg, 1976) и интернет-ресурсах (Opuntia Web, 2015; Pinkava, 2003; Catalogue of Life, 2020; Tropicos, 2020) растения *O. tortispina* var. *cymochila* приводились под разными названиями: *O. tortispina* Engelm. et J.M. Bigelow, *O. cymochila* Engelm. et J.M. Bigelow, *O. tortispina* subsp. *cymochila* (Engelm. et J.M. Bigelow) Backeb., *O. tortispina* var. *cymochila* (Engelm. et J.M. Bigelow) Backeb., *O. mesacantha* Raf. var. *cymochila* J.M. Coult. В базе данных The Plant List (2013) *O. cymochila* приводится как синоним *O. macrorhiza*, а в Catalogue of Life (2020) – как синоним *O. tortispina*.

Натурализовавшиеся в Крыму растения, как правило, распростертые, характерно активное нарастание побегов в горизонтальной плоскости, произрастают одиночно или группами, образуя колонии, зимой побеги сильно полегают, летом – немного приподнимаются. Сегменты от круглой до яйцевидной формы 5.0–8.5 см дл. и 5.0–8.0 см шир., темно-зеленого цвета, зимой сильно сморщенные. Ареолы с большим количеством относительно длинных желто-коричневого цвета глохидий. От 2 до 4 колючек расположено в верхней по-

ловине сегмента. Колючки светло-коричневого цвета, более темные или почти черные в основании, 3.5–7.5 см дл. Цветки желтые. В базе данных The Plant List (2013) *O. tortispina* приводится среди синонимов *O. macrorhiza*, тогда как согласно Catalogue of Life (2020), является признанным таксоном.

Плоды относительно немногочисленные, в среднем от 4 до 8 экз. на кладодий, красного или красно-бордового цвета (рис. 1.4), сочные, достаточно мясистые, при полном созревании в сентябре-октябре консистенция рыхлая, более темной красно-фиолетовой окраски, по вкусу сладкие, ближе к нейтральному. Также как у *O. humifusa* и *O. macrorhiza* плоды удлиненные, небольшие – 2.4–4.8 см дл. и 1.1–1.8 диам., содержат от 17 до 44 семян (табл. 1), но отличаются от плодов этих видов по форме и окраске. Ободок плода в верхней части чаще всего закругленный. По литературным данным плоды у *O. tortispina* яйцевидные, до 5 см дл. и 2–3 см диам. (Zamyatnin, 1958; Backeberg, 1976), мясистые, пурпурно-красные, овальные или широко яйцевидные, в основании не сужены, голые, без шипов, до 3.0 см дл., 2.0–2.5 см диам., пупок глубокий (Pinkava, 2003; Opuntia Web, 2015). У растений *O. cymochila* плоды не очень крупные, сладкие, пурпурной или темно-коричневой окраски, практически полностью заполненные семенами. Семена дисковидные 5–6 мм диам., с широким, выдающимся ободком (Ferguson, 1987; Opuntia Web, 2015). У натурализовавшихся в Крыму растений морфометрические параметры плодов характеризуются средней вариабельностью признаков: длина (C_v – 14.7%), ширина (C_v – 10.0%), тогда как коэффициент удлинения, а также количество семян на один плод меняется более значительно (C_v – 22.9% и 27.0%, соответственно) (табл. 1).

Семена дисковидные, с неровной поверхностью и извилистым краем (рис. 2.4), по размерам крупнее, чем у *O. macrorhiza*, 4.8–6.5 мм дл., 4.3–5.7 мм шир. Ободок шире, чем у *O. humifusa* и *O. macrorhiza*, но уже, чем у *O. polyacantha* при размерах широкой части ободка – 0.9–2.6 мм, узкой части – 0.3–0.9 мм (табл. 1). Семенная кожура серо-желтого цвета, поверхность матовая (рис. 2.4). Для большинства параметров семян выявлена слабая вариабельность признаков: длина (C_v – 7.9%), ширина (C_v – 6.7%), площадь (C_v – 6.1%) и периметр (C_v – 4.7%), тогда как такие параметры, как ширина ободка в широкой и узкой части отличаются высокой изменчивостью (C_v – 31.3% и 31.1%, соответственно) (табл. 1). Семена у *O. tortispina* в культуре – 4.0–6.0 мм в поперечнике, толстые правильной формы, с небольшим углублением (Zamyatnin, 1958), в условиях природного ареала беловато-коричневые, неправильной формы, 3.0–4.0 мм шир., 4.0–6.0 мм дл., ободок 1–2 мм (Pinkava, 2003; Opuntia Web, 2015).

Таким образом, растения, приведенные нами как *O. tortispina*, отличаются от растений *O. macrorhiza* и *O. polyacantha* по форме, окраске и размерам плодов, качественным признакам и количеству семян. Однако существует вероятность того, что на горе Таврос произрастают гибридные формы, так как при описании *O. tortispina* (Pinkava, 2003) указывается, что таксон, по-видимому, гибридного происхождения, имеет промежуточные характерные признаки от своих предполагаемых родителей — *O. macrorhiza* и *O. polyacantha*. Обращается также внимание на то, что гексаплоиды *O. tortispina* могут гибридизировать с гексаплоидом *O. phaeacantha*, дополнительно образуя разновидности.

5. *O. phaeacantha* f. *rubra*. Натурализовавшиеся растения красноцветковой формы имеют локальное распространение — на территории Карадагского природного заповедника (городской округ Феодосия), где отмечается в монодоминантных группировках или совместно с *O. humifusa* в разных типах растительности в фисташковых редколесьях, в степных сообществах, на рудеральных местообитаниях и др. (Bagrikova, Ryff, 2014b, Fateryga, Bagrikova, 2017). Плоды многочисленные, до 7–10 экз. на кладодий, сочные, сладкие по вкусу, красно-пурпурного или пурпурного цвета, мякоть более темная, консистенция при полном созревании рыхлая, по форме от обратно-яйцевидных до бочонкообразных (рис. 1.5), 3.1–5.5 см дл., 2.0–3.1 см шир., коэффициент удлинения (L / D) в среднем менее 2.0. В каждом плоде содержится в среднем около 50 семян, но число семян на один плод варьирует значительно (C_v — 41.7%) — от 21 до 89 (табл. 1). По литературным данным плоды у *O. phaeacantha* отличаются по форме, окраске и размерам: красноватые, грушевидной или широко-булавовидной формы, сужающиеся книзу, до 3.5 см дл. (Zamyatnin, 1958; Backeberg, 1976), по другим данным — 3.5–4.4 см дл., 1.9–2.8 см шир., с неглубоким или более глубоким пупком (Opuntia Web, 2015), от винно-красного до пурпурного цвета, с более или менее сочной зеленоватой, иногда красноватой или ярко-красной сладкой мякотью, обратно-яйцевидно-бочонкообразной формы на недлинной ножке, 3.0–5.0 см дл., 2.0–3.0 см диам., мясистые, голые, без колючек (Pinkava, 2003).

Семена у натурализовавшихся в Крыму растений дисковидно-удлиненные, с неровной поверхностью и извилистым краем (рис. 2.5), по размерам часто крупнее, чем у двух предыдущих видов, 3.9–6.8 мм дл., 3.2–5.6 мм шир. Размеры широкой части ободка (1.3–2.8 мм) значительно превышают размеры узкой части (0.3–1.0 мм) (табл. 1). Семенная кожура серо-желтого цвета, поверхность матовая (рис. 2.5). Для большинства параметров семян выявлена средняя (длина, ширина, площадь) или высокая (размеры ободка) вари-

бельность признаков (табл. 1). По литературным данным семена желто-коричневые, округлые, 4.0–5.0 мм диам., явно выемчатые, с неровным краем, ободок выдается на 1.0 мм (Pinkava, 2003), дисковидно-почковидные или неправильно округлые, с выемкой в основании и ободком около 0.5 мм (Opuntia Web, 2015; Nunez-Castelum et al., 2018).

У натурализовавшихся растений красноцветковой формы *O. phaeacantha*, выявлены более крупные размеры семян, чем у вида в природном ареале. Вероятно, это связано с тем, что изученные растения являются культиваром. Средняя и высокая варибельность морфометрических параметров плодов и семян может быть обусловлена произрастанием растений опунции в разных фитоценологических условиях, описанных ранее (Fateryga, Bagrikova, 2017).

6. *O. engelmannii* var. *lindheimeri*. Наиболее распространенная на Южном берегу Крыма (от Фороса до Малореченского) разновидность (Bagrikova, Ryff, 2014a). Натурализовавшиеся растения отмечены также в окр. г. Саки в степной зоне полуострова, в культуре — в г. Севастополь. Плоды многочисленные, в среднем до 9–14 экз. на кладодий (рис. 1.6), мягкие, сочные, слегка волокнистые, кисло-сладкие, приятные на вкус, с относительно небольшим количеством плохидий, созревают в сентябре–октябре. Окраска поверхности плодов — коричневато-бордовая или темно-красно-бордовая; мякоть бордово-пурпурного цвета (рис. 1.6). В разных популяциях в Крыму плоды варьируют по размерам и форме (от почти округлых до грушевидных, но чаще бывает овальными или бочонкообразными с закругленным основанием). Плоды крупные, до 8.0 см дл., до 4.7 см диам., соотношение длины к диаметру менее 2.0. В каждом плоде содержится в среднем до 200 семян, но количество семян значительно варьирует (C_v — 31.5%). Плоды отличаются средней варибельностью признаков: длина (C_v — 15.5%), ширина (C_v — 12.1%), коэффициент удлинения (C_v — 6.1%) (табл. 1), обусловленной, вероятнее всего, произрастанием растений в разных фитоценологических условиях. В соответствии с литературными данными плоды так же отличаются по форме, окраске и размерам: пурпурные, грушевидной или продолговатой формы, 3.5–5.5 см дл. (Zamyatnin, 1958; Backeberg, 1976), от пурпурного до красновато-пурпурного цвета, часто грушевидные, 3.0–7.0 см дл., 2.5–3.0 (4.0) см диам., без колючек, с неглубоким пупком. Плоды очень сочные, мякоть и сок плодов свекольно-красные (Opuntia Web, 2015).

Семена округло-дисковидные, мелкие (рис. 2.6), до 4.1 мм в диам., с широким ободком (от 0.5 до 1.3 мм). Для ряда параметров выявлена средняя варибельность признаков: площадь (C_v — 19.4%), ширина ободка в узкой и широкой части (C_v — 19.6% и

14.8% соответственно), тогда как показатели длины (Cv – 5.4%), ширины (Cv – 3.7%) и периметра (Cv – 9.6%) меняются незначительно (табл. 1). Семенная кожура кремово-светло-серого цвета, зародыш выделяется более темной окраской, поверхность матовая (рис. 2.6). В условиях природного ареала семена желто-коричневые, неправильной формы, от округлых до удлинённых 2.5–6.0 мм дл., 2.0–5.0 мм шир., с узким ободком (*Opuntia* Web, 2015). У натурализовавшихся в Крыму растений отмечен более широкий ободок семян.

7. *O. tunoidea*. В культуре встречается достаточно часто, тогда как натурализовавшиеся растения отмечены лишь в отдельных пунктах южного побережья Крыма (Bagrikova, Ryff, 2014b). На данном этапе исследований видовая принадлежность установлена предварительно. Согласно базе данных The Plant List (2013), является признанным таксоном, тогда как в *Catalogie of Life* (2021) приводится как синоним *Opuntia stricta* var. *dillenii* (Ker Gawl.) L.D. Benson. В некоторых источниках (Briton, Rose, 2019; *Opuntia* Web, 2020) отмечается сходство *O. tunoidea* с *O. dillenii* (Ker Gawl.) Haw. и *O. bentonii* Griffiths. Но культивируемые и натурализовавшиеся в Крыму растения отличаются от вышеприведённых таксонов. Растения высокие, до 0.7–1.2 м в высоту и 1.0–1.2 м в диаметре, могут образовывать заросли. Сегменты светло- или сизо-зеленого цвета, от продолговатой до овальной формы, до 30.0 см дл., 25.0 см шир. Колючек 1–2, часто одиночные, распределены практически по всему сегменту, лимонно- или соломенно-желтого цвета. Глохидии такого же цвета, многочисленные, длинные (1.0–1.5 см). Цветки светло-желтого или желтого цвета. Плоды многочисленные, до 10–15 экз. на кладодий, красновато-пурпурного цвета, грушевидной формы (рис. 1.7), до 7.5 см дл., 4.0 см диам., при полном созревании диаметр более 4.0 см, пупок слегка вдавленный или имеет почти ровную поверхность, отличаются большим количеством глохидий, характеризуются слабой и средней вариабельностью признаков (табл. 1; рис. 1.7). В отличие от предыдущего таксона, плоды у *O. tunoidea* чаще всего не успевают созреть до окончания вегетации и остаются на растении до следующего вегетационного сезона. Мякоть более темной пурпурной окраски, сочная, волокнистая, нейтральная или кисло-сладкая на вкус.

Семена мельче, чем у предыдущего таксона – 3.0–4.0 мм в диам., отличаются более неровной поверхностью, а также более узким по сравнению с *O. engelmannii* var. *lindheimeri* ободком (0.6–1.3 мм в широкой части и 0.2–0.4 мм в узкой части). Для всех параметров семян выявлена слабая (Cv – 3.7–6.1%) и средняя (Cv – 11.8–16.0%) вариабельность признаков (табл. 1). Семенная кожура желто-серого цвета, зародыш – кремово-зеленовато-серого цвета, поверхность матовая (рис. 2.7).

8. *O. fragilis*. Натурализовавшиеся растения имеют локальное распространение – на мысе Ай-Тодор, а также на территории парка “Харакс” (пгт Гаспра). Плоды малочисленные, 1–2, редко 3 экз. на сегмент, светло-серого или желтоватого цвета, сухие, усечённые и вогнутые наверху, с очень короткими короткими шипиками, несъедобные, до 1.0–2.0 см дл., 0.7–1.1 см диам., немного удлинённые (рис. 1.8). Морфометрические параметры плодов характеризуются средней вариабельностью признаков: длина (Cv – 17.9%), диаметр (Cv – 14.4%) и соотношение длины к диаметру (Cv – 12.5%) (табл. 1). В условиях естественного ареала и в культуре плоды сухие и очень колючие, могут быть немного более крупными – 1.0–3.0 см дл., 0.8–1.5 см диам. (Zamyatnin, 1958; Backeberg, 1975; Pinkava, 2003).

Плоды содержат небольшое количество семян – 4–14 (Cv – 37.6%), плотно прилегающих друг к другу. Семена плоские, округлой или слегка продолговатой формы, с неровной поверхностью и искривлёнными краями. Отличаются от семян всех натурализовавшихся в Крыму опунций самыми крупными размерами, до 7.2 мм шир. (Cv – 9.6%), до 6.2 мм дл. (Cv – 13.9%). Также как у *O. humifusa*, соотношение длины к ширине менее 1.0. В целом, большинство параметров семян характеризуются слабой и средней вариабельностью признаков, только ширина ободка (1.1–2.9 мм) значительно варьирует (Cv – 26.6–41.6%) (табл. 1). Семенная кожура светло-желтого цвета, поверхность матовая (рис. 2.8). В природном ареале семена от светло-коричневых до серых, диаметром 5.0–6.0 мм, ободок 1.0–1.5 мм (Pinkava, 2003), по другим литературным источникам приводится желтый цвет семенной кожуры (Backeberg, 1976) и размеры 5.0–7.0 мм в поперечнике (Zamyatnin, 1958).

Сравнительный анализ натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Opuntia* показал, что наиболее крупные (до 7.3–8.2 см дл. и 3.9–4.7 см диам.) плоды формируются у *O. engelmannii* var. *lindheimeri* и *O. tunoidea*, при этом у этих таксонов выявлены самые мелкие семена, у которых ширина ободка также отличается минимальными размерами. Установлено, что в самых мелких плодах (у *O. fragilis* до 2 см) выявлено минимальное количество семян, отличающихся максимальными размерами. У трех таксонов (*O. humifusa*, *O. macrohiza*, *O. tunoidea*) плоды, как правило, имеют грушевидную (или булавовидную), суженную в основании форму. Для остальных таксонов характерна яйцевидная, овальная или бочонкообразная форма плодов. У всех изученных опунций семена занимают значительную часть объема плода. Семена твердые, сплюснутые, часто округло-дисковидной, иногда неправильной уплощенно-почковидной формы, зародыш хорошо выражен, в виде запятой, окружен узким или широким

ободком, с ровным или извилистым краем. Наименьшие отличия выявлены по такому параметру как ширина ободка семян в узкой части. Установлено, что размеры плодов и семян отличаются у изученных представителей рода *Opuntia*, однако изменчивость количественных параметров у каждого таксона является слабой (C_v , до 10.0%) или средней (C_v , до 30.0%), что предположительно может указывать на их видовую или инфравидовую специфичность и в дальнейшем может быть использовано при идентификации и уточнении таксономической принадлежности растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований установлено, что плоды и семена натурализовавшихся в Крыму представителей рода *Opuntia* по морфологическим и морфометрическим параметрам, в целом, соответствуют таковым, описанным в литературных (Zamyatnin, 1958; Backeberg, 1976) или интернет (Pinkava, 2003) источниках, но для некоторых таксонов выявлены отличия. Низкий показатель коэффициента вариации (C_v , до 10.0%) ширины и длины семян у большинства изученных таксонов указывает на незначительную вариабельность этих признаков. Высокой изменчивостью отличаются такие признаки, как ширина ободка семян (C_v – 15.0–42.0%), количество семян в плодах (C_v – 24.0–47.0%). Установлено, что значимыми качественными признаками плодов являются их форма, цвет, консистенция мякоти; у семян – их форма, окраска поверхности семенной кожуры, ширина ободка. Форма и размеры плодов, семян в целом, в том числе показатели длины и ширины семян, форма и размеры ободка могут быть приняты во внимание для дифференциации и идентификации таксонов в пределах рода *Opuntia*, так как результаты недавно проведенных исследований доказали наличие у представителей подсемейства Opuntioideae корреляции между признаками семян, размерами генома и инвазивностью (Novoa et al., 2016; Lopes et al., 2021).

Таким образом, сделанное нами описание плодов и семян натурализовавшихся представителей рода *Opuntia*, данные по качественным и количественным признакам, в том числе форма, ширина и длина семян, их окраска, подтверждают или дополняют сведения, приведенные ранее. Они могут быть включены в качестве дополнительного материала при описании представителей подсемейства Opuntioideae и в определители растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны д.б.н. Васильевой О.Ю. за консультации и оказание помощи при измерении некоторых параметров семян.

Работа выполнена в рамках тем госзадания ФГБУН “НБС-ННЦ” № 0829-2019-0037 и 0829-2019-0032.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Afanas'ev] Афанасьев В.Е. 2009. О способах иммиграции новых видов во флору Астраханской области. – Вестник Астраханского гос. технического ун-та. 1 (48): 89–91.
- Anderson E.F. 2001. The cactus family. Timber Press, Portland (Oregon). Portland. 777 p.
- [Artyuschenko et al.] Артюшенко З.Т., Федоров А.А., Кирпичников М.Э. 1986. Атлас по описательной морфологии высших растений: Плод. Л. 204 с.
- [Artyuschenko et al.] Артюшенко З.Т., Федоров А.А., Кирпичников М.Э. 1990. Атлас по описательной морфологии высших растений: Семя. Л. 204 с.
- Backeberg C. 1976. Das Kakteen lexicon. Enumeratio diagnostic Cactacearum. Jena. 589 p.
- [Bagrikova et al.] Багрикова Н.А., Бондарева Л.В., Рыфф Л.Э. 2014. Особенности распространения *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. на территории г. Севастополя. – Сб. научн. трудов Гос. Никитского ботан. сада. 139: 32–46.
- [Bagrikova, Ryff] Багрикова Н.А., Рыфф Л.Э. 2014а. Инвазионный вид *Opuntia lindheimeri* Engelm. в Южном Крыму. – Сб. научн. трудов Гос. Никитского ботан. сада. 139: 47–66.
- [Bagrikova, Ryff] Багрикова Н.А., Рыфф Л.Э. 2014б. О натурализации представителей рода *Opuntia* Mill. на территории Крымского полуострова. – В кн.: Збірка тез доповідей Міжнарод. наук. конф. “VI ботанічні читання пам'яті Й.К. Пачоського”. Херсон. С. 19–21.
- [Bagrikova] Багрикова Н.А. 2017. Инвазионные виды растений в растительных сообществах Крымского полуострова. – В кн.: Матер. V Междунар. конф. “Изучение адвентивной и синантропной флоры России и стран ближнего зарубежья: итоги, проблемы, перспективы”. Ижевск. С. 13–16.
- [Bagrikova] Багрикова Н.А. 2018. О популяции *Opuntia engelmannii* subsp. *lindheimeri* на особо охраняемой природной территории “Мыс Мартыян” (Крым). – Науч. зап. природ. запов. “Мыс Мартыян”. 9: 106–108.
- [Bagrikova, Chichkanova] Багрикова Н.А., Чичканова Е.С. 2018. О некоторых морфологических и морфометрических особенностях *Opuntia engelmannii* subsp. *lindheimeri* (Cactaceae), натурализовавшейся в природном заповеднике “Мыс Мартыян” (Крым). – Nature Conservation Research. Заповедная наука. 3 (2): 54–65. <https://doi.org/10.24189/ncr.2018.066>
- [Bagrikova et al.] Багрикова Н.А., Перминова Я.А., Чичканова Е.С. 2020. Особенности роста и развития *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* (Cactaceae) в условиях Южного берега Крыма. – Наука Юга России. 16 (4): 63–72. <https://doi.org/10.7868/S25000640200407>
- [Belousova] Белоусова О.В. 1998. Интродукция видов рода *Opuntia* Mill. в Никитском ботаническом саду

- (Крым, Украина). — Суккуленты/Succulents bilingual. 1: 8–10.
- [Belousova, Bagrikova] Белоусова О.В., Багрикова Н.А. 1999. Натурализация *Opuntia* (Tournef.) Mill. в центральном Южнобережье Крыма. — Интродукция растений. 3–4: 33–37.
- Britton N.L., Rose J.N. 1919. The Cactaceae Juss.: descriptions and illustrations of plants of the cactus family. Washington. 256 p.
- Bulot L.J. 2007. Les espèces d'*Opuntia* (Cactaceae) naturalisées dans la haute vallée de l'Allier (Haute-Loire). — Bull. de l'Association Bot. Digitalis. 6: 50–53.
- Buxbaum F. 1953. Morphology of cacti. Section III. Fruits and seeds. Pasadena. 401 p.
- [Chichkanova et al.] Чичканова Е.С., Багрикова Н.А., Коротков О.И., Гончарова О.И. 2018. Таксономический состав коллекционных фондов суккулентных растений в некоторых ботанических садах и научных учреждениях СНГ (Россия, Беларусь). — Сб. научн. трудов Гос. Никитского ботан. сада. 147: 167–169.
- Dean W.R.J., Milton S.J. 2000. Directed dispersal of *Opuntia* species in the Karoo, South Africa: Are crows the responsible agents. — Journal of Arid Environments. 45 (4): 305–314.
<https://doi.org/10.1006/jare.2000.0652>
- Degano C., Alonso M.E., Ochoa J., Catan A. 1997. Seed characterization and scanning electron microscope (SEM) morphology of the testa of three groups of Argentine *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae). — J. PACD: 103–113.
<http://www.jpacd.org/jpacd/article/view/175/166>
- Doweld A.B. 1999. Tribal taxonomy of *Pereskioideae* and *Opuntioideae* (Cactaceae). Synopsis tribuum Pereskioidearum Opuntioidearumque. — Суккуленты/Succulents bilingual. 1 (2): 25–26. https://www.academia.edu/23729915/Tribal_taxonomy_of_Pereskioideae_and_Opuntioideae_Cactaceae
- Erre P., Chessa I., Nieddu G., Jones P.G. 2009. Diversity and spatial distribution of *Opuntia* spp. in the Mediterranean Basin. — Journal of Arid Environments. 73 (12): 1058–1066.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.05.010>
- Erre P., Chessa I. 2013. Discriminant analysis of morphological descriptors to differentiate the *Opuntia* genotypes. — Acta Horticulturae. 995 (995): 43–50.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2013.995.4>
- Fateryga V.A., Bagrikova N.A. 2017. Invasion of *Opuntia humifusa* и *O. phaeacantha* (Cactaceae) into plant communities of the Karadag Nature Reserve. — Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2 (4): 26–39.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2017.011>
- Ferguson D.J. 1987. *Opuntia cymochila* Eng. et Big. A Species Lost in the Shuffle. — Cactus et Succulent J. (U.S). 59: 256–260.
- Frawley J. 2007. Prickly pear land: Transnational networks in settler Australia. — Australian Historical Studies. 38 (130): 323–338.
<https://doi.org/10.1080/10314610708601251>
- [Gubanova, Belousova] Губанова Т.Б., Белоусова О.В. 2003. Физиологические аспекты морозоустойчивости видов рода *Opuntia* Mill. — Вісті біосферного заповідника “Асканія-Нова”. 5: 104–109.
- [Gubanova] Губанова Т.Б. 2007. Аспекты низкотемпературной адаптации стеблевых и листовых суккулентов. — Уч. записки Таврического нац. ун-та им. В.И. Вернадского. 20 (3): 24–31.
- [Gubanova] Губанова Т.Б. 2008. Сравнительная характеристика низкотемпературной устойчивости стеблевых и листовых суккулентов. — Сб. научн. трудов Гос. Никитского ботан. сада. 129: 22–36.
- [Gubanova] Губанова Т.Б. 2012. Влияние температурного фактора на зимостойкость суккулентов в условиях Южного берега Крыма. — Вісті біосферного заповідника “Асканія-Нова”. 14: 63–67.
- Griffith M.P., Porter J.M. 2009. Phylogeny of Opuntioideae (Cactaceae). — Int. J. Plant Sci. 170 (1): 107–116.
<https://doi.org/10.1086/593048>
- Guerrero-Muñoz P., Zavaleta-Mancera H.A., Barrientos-Priego A.F., Gallegos-Vázquez C., Núñez-Colin C.A., Valadez-Moctezuma E., Cuevas-Sánchez J.A. 2006. Técnica para el estudio de la micromorfología interna de semillas duras en opuntia (Technique for the study of the internal hard seed micromorphology in Opuntia). — Revista Fitotecnia Mexicana. 29: 37–43.
https://www.researchgate.net/publication/26474204_Tecnica_para_el_estudio_de_la_micromorfologia_interna_de_semillas_duras_en_opuntia
- Habibi Y., Heux L., Mahrouz M., Vignon M.R. 2008. Morphological and structural study of seed pericarp of *Opuntia ficus-indica* prickly pear fruits. — Carbohydrate Polymers Journal. 72 (1): 102–112.
<https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2007.07.032>
- Hunt D.R. 2016. CITES Cactaceae Checklist. England. 174 p. IPNI: The International Plant Names Index. 2015. <http://www.ipni.org> (Дата обращения 10.04.2020)
- Lopes S., Mota L., Castro M., Nobre G., Novoa A., Richardson D.M., Loureiro J., Castro S. 2021. Genome size variation in Cactaceae and its relationship with invasiveness and seed traits. — Biological Invasions. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02557-w>
- Luna-Paez A., Valadez-Moctezuma E., Barrientos-Priego A.F., Gallegos-Vázquez C. 2007. Caracterización de *Opuntia* spp. Mediante Semilla con Marcadores RAPD e ISSR y su Posible Uso para Diferenciación (Characterization of *Opuntia* spp. by means of seed with RAPD and ISSR markers and its possible use for differentiation). — J. PACD. 9: 43–59.
<http://www.jpacd.org/jpacd/article/view/240/207>
- Majur L.C. 2007. The ecology and morphological variation of *Opuntia* (Cactaceae) species in the Mid-South, United States. Thesis. Mississippi. 101 p. http://www.gri.msstate.edu/publications/docs/2007/08/3887Majure_Thesis.pdf
- Majure L.C., Ervin G.N. 2007. The *Opuntias* of Mississippi. — Haseltonia. 14: 111–126.
<https://doi.org/10.2985/1070-0048-14.1.111>
- Majure L.C., Puente R., Griffith M.P., Soltis D., Judd W., Soltis P.S. 2012. Phylogeny of *Opuntia* s.s. (Cactaceae): Clade delineation, geographic origins, and reticulate evolution. — Am. J. Bot. 99 (5): 847–864.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1100375>

- Novoa A., Le Roux J.J., Robertson M.P., Wilson J.R.U., Richardson D.M. 2015. Introduced and invasive cactus species—a global review. — *AoB PLANTS*. 7: plu078. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu078>
- Novoa A., Rodríguez J., López-Nogueira A., Richardson D.M., González L. 2016. Seed characteristics in Cactaceae: useful diagnostic features for screening species for invasiveness? — *S. Afr. J. Bot.* 105: 61–65. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.01.003>
- Nunez-Castelum J.A., Conzalez-Fernandez R., Hernandez-Herrera A., Campas-Baypoli O.N., Rodriguez-Ramirez R., Lobo-Galo N., Valero-Galvan J. 2018. Morphological characteristics, chemical composition and antioxidant activity of seeds by four wild *Opuntia* species from North of Mexico. — *J. PACD*. 20: 23–33. <http://www.jpacd.org/jpacd/article/view/26/25>
- Nyffeler R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. — *Am. J. Bot.* 89 (5): 312–326. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.2.312>
- Opuntia Web. 2015. <http://opuntiads.com> (Дата обращения 15.03.2020).
- Orozco-Segovia A., Marquez-Guzman J., Sanchez-Coronado M.E., Gamboa De Buen A., Baskin J.M., Baskin C.C. 2007. Seed anatomy and water uptake in relation to seed dormancy in *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae). — *Annals of Botany Journal*. 99 (4): 581–592. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm001>
- [Plugatar et al.] Плугатарь Ю.В., Гончарова О.И., Чичканова Е.С., Головнева Е.Е. 2016. К 20-летию юбилею кактусовой оранжереи в Никитском ботаническом саду. — *Бюл. Гос. Никитского ботан. сада*. 119: 88–95.
- Pinkava D.J. 2003. *Opuntia*. — In *Flora of North America*. 4: 123–148. <http://beta.floranorthamerica.org/Opuntia/> (Дата обращения 17.04.2020).
- Rebman J.P., Pinkava D.J. 2001. *Opuntia* cacti of North America: An overview. — *Florida Entomologist*. 84 (4): 474–483. <https://doi.org/10.2307/3496374>
- [Sagalaev, Pilipenko] Сагалаев В.А., Пилипенко В.Н. 2007. *Opuntia cymochila* Engelm. et Bigel. (Cactaceae) в астраханском Заволжье. — В кн.: Матер. науч.-практ. конф. “Биосистемы, биомониторинг, образование, здоровье”. Волгоград. С. 52–54.
- Samah S., Valadez-Moctezuma E., Ventura-Zapata E. 2015. Morphological seed differentiation between cultivars of xoconostles and tunas (*Opuntia* spp.). — *Acta Horticulturae*. 1067: 49. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2015.1067.49>
- Shalabi L.F. 2015. On the taxonomy of *Cactaceae* Juss. by the evidence of seed micromorphology and SDS-page analysis. — *Europ. Journal of Botany, Plant Sciences and Phytology*. 2 (3): 1–15. <http://www.eajournals.org/wp-content/uploads/On-The-Taxonomy-of-Cactaceae-Juss-by-the-Evidence-of-Seed-Micromorphology-and-Sds-Page-Analysis.pdf>
- [Skurlatova, Bagrikova] Скурлатова М.В., Багрикова Н.А. 2019. О некоторых инвазионных видах растений города Севастополь. — *Бюл. Гос. Никитского ботан. сада*. 131: 49–60. <https://doi.org/10.25684/NBG.boolt.131.2019.06>
- Stuppy W. 2002. Seed characters and the classification of the Opuntioideae. — *Succul. Plant Research*. 6: 25–58.
- The Plant List. 2013. Version 1.1. <http://www.theplantlist.org/> (Accessed 17.03.2020)
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden, 04 May 2020. [http://www.tropicos.org.](http://www.tropicos.org/) (Accessed 10.02.2020)
- [Vyshenskaya] Вышенская Т.Д. 1991. Семейство Састасеae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. Двудольные. Caryophyllidae — Dilleniidae. Л. 3. С. 41–57.
- [Zamyatnin] Замятнин Б.Н. 1958. Сем. 73. Кактусовые — Састасеae Lindl. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. Покрывосеменные. Семейства Бобовые — Гранатовые. Т. 4. М., Л. С. 857–879.

Features of Fruits and Seeds of *Opuntia* (Cactaceae) Species Naturalized in Crimea

N. A. Bagrikova^{a, #}, L. E. Ryff^a, E. S. Chichkanova^a, and Ya. A. Perminova^a

^a Nikita Botanical Gardens — National Scientific Center of the Russian Academy of Sciences
Nikitsky Spusk, 52, Nikita vil., Yalta, 298648, Russia

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

The paper presents the results of studies of the fruits and seeds of *Opuntia* representatives naturalized on the territory of the Crimean Peninsula: *Opuntia engelmannii* Salm-Dyck ex Engelm. var. *lindheimeri* (Engelm.) U. Guzman et Mandujano, *O. fragilis* (Nutt.) Haw., *O. humifusa* Raf., *O. macrorhiza* Engelm., *O. polyacantha* Haw., *O. phaeacantha* Engelm. f. *rubra* Späth., *O. tortispina* Engelm. et J.M. Bigelow, *O. tunoidea* Gibbes. The morphological and morphometric parameters of fruits and seeds were studied and described and their characteristics are provided. The most characteristic distinctive features of the fruits are their shape, color, as well as the consistence and color of the pulp, and such characteristics of seeds as their size, surface texture and the rim width. The obtained results can be used for the taxa identification and for compiling the keys for identification of the Opuntioideae subfamily.

Keywords: cactus pear, Cactaceae, seed, fruit, morphology, naturalization, Crimean Peninsula

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Dr. of Biol. Sc. O. Yu. Vasil'yeva for advice and assistance in measuring parameters of the seeds.

The study was carried out within the framework of the state tasks №№ 0829-2019-0037 and 0829-2019-0032 of FSFIS “NBG-NSC”.

REFERENCES

- Afanas'ev V.E. 2009. About the ways of immigration of new species to the flora of the Astrakhan region. – Bulletin of the Astrakhan State Technical University. 1 (48): 89–91 (In Russ.).
- Anderson E.F. 2001. The cactus family. Timber Press; Portland (Oregon) Portland. 777 p.
- Artyushenko Z.T., Fedorov A.A., Kirpichnikov M.E. 1986. Organographia illustrata Plantarum vascularum. Semya. [Atlas on descriptive morphology of higher plants. Seed.] Leningrad. 204 p. (In Russ.).
- Artyushenko Z.T., Fedorov A.A., Kirpichnikov M.E. 1990. Organographia illustrata Plantarum vascularum. Fructus [Atlas on descriptive morphology of higher plants. Fruit]. Leningrad. 204 p. (In Russ.).
- Bagrikova N.A., Bondareva L.V., Ryff L.E. 2014. Features of the distribution of *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. on the territory of Sevastopol. – Sb. Nauch. Trudov Gos. Nikitskogo Botan. sada. 139: 32–46 (In Russ.).
- Bagrikova N.A., Ryff L.E. 2014a. The invasive species *Opuntia lindheimeri* Engelm. in the Southern Crimea. – Sb. Nauch. Trudov Gos. Nikitskogo Botan. sada. 139: 47–66 (In Russ.).
- Bagrikova N.A., Ryff L.E. 2014b. O naturalizacii predstavitelej roda *Opuntia* Mill. na territorii Krymskogo poluos-trova [On naturalization of representatives of the genus *Opuntia* Mill. on the territory of the Crimean Peninsula]. – In: VI Botanical readings in memory of J.K. Pachozki. Abstracts of the International scientific conference. Kherson. P. 19–21 (In Russ.).
- Bagrikova N.A. 2017. Invasive plant species in plant communities of the Crimean Peninsula. – In: Study of adventive and synanthropic flora of Russia and neighboring countries: results, problems, prospects. Materials of 5-th International conference. Izhevsk. P. 13–16 (In Russ.).
- Bagrikova N.A. 2018. On the population of *Opuntia engelmannii* subsp. *lindheimeri* at specially protected nature areas “Cape Martyan” (Crimea). – Scientific notes of the “Cape Martyan” Nature Reserve. 9: 106–108 (In Russ.).
- Bagrikova N.A., Chichkanova E.S. 2018. About some morphological and morphometric features of *Opuntia engelmannii* subsp. *lindheimeri* (Cactaceae), naturalized in the natural reserve “Cape Martyan” (Crimea). – Nature Conservation Research. 3 (2): 54–65 (In Russ.). <https://doi.org/10.24189/ncr.2018.066>.
- Bagrikova N.A., Perminova Ya.A., Chichkanova E.S. 2020. Features of growth and development of *Opuntia engelmannii* var. *lindheimeri* (Cactaceae) in the South coast of Crimea. – Science in the South of Russia. 16 (4): 63–72 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S25000640200407>
- Backeberg C. 1976. Das Kakteen lexicon. Enumeratio diagnostic Cactacearum. Jena. 589 p. (In Germ.).
- Belousova O.V. 1998. Introduction of species of the genus *Opuntia* Mill. in the Nikita Botanical Gardens (Crimea, Ukraine). – Succulents / Succulents bilingual. 1: 8–10 (In Russ.).
- Belousova O.V., Bagrikova N.A. 1999. Naturalization of *Opuntia* (Tournef.) Mill. in the central Southern Coast of the Crimea. – Introduktsiya roslyn. 3–4: 33–37 (In Russ.).
- Britton N.L., Rose J.N. 1919. The Cactaceae Juss.: descriptions and illustrations of plants of the cactus family. Washington. 256 p.
- Bulot L.J. 2007. Les espèces d'*Opuntia* (Cactaceae) naturalisées dans la haute vallée de l'Allier (Haute-Loire). – Bull. de l'Association Botany Digitalis. 6: 50–53 (In Ital.).
- Buxbaum F. 1953. Morphology of cacti. Section III. Fruits and seeds. Pasadena. 401 p.
- Chichkanova E.S., Bagrikova N.A., Korotkov O.I., Goncharova O.I. 2018. Taxonomic composition of the collection funds of succulent plants in some botanical gardens and scientific institutions of the CIS (Russia, Belarus). – Sb. Nauch. Trudov Gos. Nikitskogo Botan. sada. 147: 167–169 (In Russ.).
- Dean W. R. J., Milton S.J. 2000. Directed dispersal of *Opuntia* species in the Karoo, South Africa: Are crows the responsible agents. – Journal of Arid Environments. 45 (4): 305–314. <https://doi.org/10.1006/jare.2000.0652>
- Degano C., Alonso M.E., Ochoa J., Catan A. 1997. Seed characterization and scanning electron microscope (SEM) morphology of the testa of three groups of Argentine *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae). – J. PACD: 103–113. <http://www.jpacd.org/jpacd/article/view/175/166>
- Doweld A.B. 1999. Tribal taxonomy of *Pereskioideae* and *Opuntioideae* (Cactaceae). Synopsis tribuum Pereskioidearum Opuntioidearumque. – Succulents / Succulents bilingual. 1 (2): 25–26. https://www.academia.edu/23729915/Tribal_taxonomy_of_Pereskioideae_and_Opuntioideae_Cactaceae_
- Erre P., Chessa I., Nieddu G. Jones P.G. 2009. Diversity and spatial distribution of *Opuntia* spp. in the Mediterranean Basin. – Journal of Arid Environments. 73(12): 1058–1066. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.05.010>
- Erre P., Chessa I. 2013. Discriminant analysis of morphological descriptors to differentiate the *Opuntia* genotypes. – Acta Horticulturae. 995 (995): 43–50. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2013.995.4>
- Fateryga V.A., Bagrikova N.A. 2017. Invasion of *Opuntia humifusa* и *O. phaeacantha* (Cactaceae) into plant communities of the Karadag Nature Reserve. – Nature Conservation Research. 2 (4): 26–39. <https://doi.org/10.24189/ncr.2017.011>
- Ferguson D.J. 1987. *Opuntia cymochila* Eng. et Big. A Species Lost in the Shuffle. – Cactus et Succulent J. (U.S.). 59: 256–260.

- Frawley J. 2007. Prickly pear land: Transnational networks in settler Australia. — *Australian Historical Studies*. 38 (130): 323–338.
<https://doi.org/10.1080/10314610708601251>
- Gubanova T.B., Belousova O.V. 2003. Physiological aspects of frost resistance of species of the genus *Opuntia* Mill. — *Novosti of Biosphere Reserve*. “Askaniya Nova”. 5: 104–109 (In Russ.).
- Gubanova T.B. 2007. Aspects of low-temperature adaptation of stem and leaf succulents. — *Scientific notes of the Tauride National University V.I. Vernadsky*. 20 (3): 24–31 (In Russ.).
- Gubanova T.B. 2008. Comparative characteristics of low-temperature stability of stem and leaf succulents. — *Sb. Nauch. Trudov Gos. Nikitskogo Botan. sada*. 129: 22–36 (In Russ.).
- Gubanova T.B. 2012. The influence of the temperature factor on the winter hardiness of succulents in the conditions of the Southern Coast of the Crimea. — *Novosti of Biosphere Reserve*. “Askaniya Nova”. 14: 63–67 (In Russ.).
- Griffith M.P., Porter J.M. 2009. Phylogeny of Opuntioideae (Cactaceae). — *Int. J. Plant Sci.* 170 (1): 107–116.
<https://doi.org/10.1086/593048>
- Guerrero-Muñoz P., Zavaleta-Mancera H.A., Barrientos-Priego A.F., Gallegos-Vázquez C., Núñez-Colin C.A., Valadez-Moctezuma E., Cuevas-Sánchez J.A. 2006. Técnica para el estudio de la micromorfología interna de semillas duras en *Opuntia* [Technique for the study of the internal hard seed micromorphology in *Opuntia*]. — *Revista Fitotecnia Mexicana*. 29: 37–43 (In Span.).
https://www.researchgate.net/publication/26474204_Tecnica_para_el_estudio_de_la_micromorfologia_interna_de_semillas_duras_en_opuntia
- Habibi Y., Heux L., Mahrouz M., Vignon M.R. 2008. Morphological and structural study of seed pericarp of *Opuntia ficus-indica* prickly pear fruits. — *Carbohydrate Polymers Journal*. 72 (1): 102–112.
<https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2007.07.032>
- Hunt D.R. 2016. CITES Cactaceae Checklist. England. 174 p.
- IPNI: The International Plant Names Index. 2015.
<http://www.ipni.org>. (Accessed 10.04.2020)
- Lopes S., Mota L., Castro M., Nobre G., Novoa A., Richardson D.M., Loureiro J., Castro S. 2021. Genome size variation in Cactaceae and its relationship with invasiveness and seed traits. — *Biological Invasions*.
<https://doi.org/10.1007/s10530-021-02557-w>
- Luna-Paez A., Valadez-Moctezuma E., Barrientos-Priego A.F., Gallegos-Vázquez C. 2007. Caracterización de *Opuntia* spp. Mediante Semilla con Marcadores RAPD e ISSR y su Posible Uso para Diferenciación (Characterization of *Opuntia* spp. by means of seed with RAPD and ISSR markers and its possible use for differentiation). — *J. PACD*. 9: 43–59 (In Span.).
<http://www.jpacd.org/jpacd/article/view/240/207>
- Majure L.C. 2007. The ecology and morphological variation of *Opuntia* (Cactaceae) species in the Mid-South, United States. Thesis. Mississippi. 101 p.
http://www.gri.msstate.edu/publications/docs/2007/08/3887Majure_Thesis.pdf
- Majure L.C., Ervin G.N. 2007. The *Opuntias* of Mississippi. — *Haseltonia*. 14: 111–126.
<https://doi.org/10.2985/1070-0048-14.1.111>
- Majure L.C., Puente R., Griffith M.P., Soltis D., Judd W., Soltis P.S. 2012. Phylogeny of *Opuntia* s.s. (Cactaceae): Clade delineation, geographic origins, and reticulate evolution. — *Am. J. Bot.* 99 (5): 847–864.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1100375>
- Novoa A., Le Roux J.J., Robertson M.P., Wilson J.R.U., Richardson D.M. 2015. Introduced and invasive cactus species—a global review. — *AoB PLANTS*. 7: plu078.
<https://doi.org/10.1093/aobpla/plu078>
- Novoa A., Rodríguez J., López-Nogueira A., Richardson D.M., González L. 2016. Seed characteristics in Cactaceae: useful diagnostic features for screening species for invasiveness? — *S. Afr. J. Bot.* 105: 61–65.
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.01.003>
- Nunez-Castelum J.A., Conzalez-Fernandez R., Hernandez-Herrera A., Campas-Baypoli O.N., Rodriguez-Ramirez R., Lobo-Galo N., Valero-Galvan J. 2018. Morphological characteristics, chemical composition and antioxidant activity of seeds by four wild *Opuntia* species from North of Mexico. — *J. PACD*. 20: 23–33.
<http://www.jpacd.org/jpacd/article/view/26/25>
- Nyffeler R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. — *Am. J. Bot.* 89 (5): 312–326.
<https://doi.org/10.3732/ajb.89.2.312>
- Opuntia Web. 2015. <http://opuntiads.com> (Accessed 15.03.2020).
- Orozco-Segovia A., Marquez-Guzman J., Sanchez-Coronado M.E., Gamboa De Buen A., Baskin J.M., Baskin C.C. 2007. Seed anatomy and water uptake in relation to seed dormancy in *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae). — *Annals of Botany Journal*. 99(4): 581–592.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcm001>
- Plugatar Yu.V., Goncharova O.I., Chichkanova E.S., Golovneva E.E. 2016. To the 20-th anniversary of the cactus greenhouse in the Nikitsky Botanical Gardens. *Bulletin Gos. Nikitskogo Botan. sada*. 119: 88–95 (In Russ.).
- Pinkava D.J. 2003. *Opuntia*. In: *Flora of North America*. 4: 123–148 <http://beta.floranorthamerica.org/Opuntia/> (Accessed 17.04.2020).
- Rebman J.P., Pinkava D.J. 2001. *Opuntia* cacti of North America: An overview. — *Florida Entomologist*. 84 (4): 474–483. <https://doi.org/10.2307/3496374>
- Sagalae V.A., Pilipenko V.N. 2007. *Opuntia cymochila* Engelm. et Bigel. (Cactaceae) v astrakhanskom Zavolzh'ye [*Opuntia cymochila* Engelm. et Bigel. (Cactaceae) in the Astrakhan trans-Volga region]. — In: *Biosistemy, biomonitoring, obrazovaniye, zdorov'ye. Materialy nauchno-prakticheskoy konferentsii. Volgograd*. P. 52–54 (In Russ.).
- Samah S., Valadez-Moctezuma E., Ventura-Zapata E. 2015. Morphological seed differentiation between cultivars of xoconostles and tunas (*Opuntia* spp.). — *Acta Horticulturae*. 1067: 49.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2015.1067.49>
- Shalabi L.F. 2015. On the taxonomy of *Cactaceae* Juss. by the evidence of seed micromorphology and SDS-page

- analysis. – *European Journal of Botany, Plant Sciences and Phytology*. 2 (3): 1–15. <http://www.eajournals.org/wp-content/uploads/On-The-Taxonomy-of-Cactaceae-Juss-by-the-Evidence-of-Seed-Micromorphology-and-Sds-Page-Analysis.pdf>
- Skurlatova M.V., Bagrikova N.A. 2019. About some invasive plant species of the city of Sevastopol. – *Bulletin Gos. Nikitskogo Botan. sada*. 131: 49–60 (In Russ.). <https://doi.org/10.25684/NBG.boolt.131.2019.06>
- Stuppy W. 2002. Seed characters and the classification of the Opuntioideae. – *Succulent Plant Research*. 6: 25–58.
- The Plant List. 2013. Version 1.1. <http://www.theplantlist.org/> (Accessed 17.03.2020)
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden, 04 May 2020. <http://www.tropicos.org> (Accessed 10.02.2020)
- Vyshenskaya T.D. 1991. Family Cactaceae. – In: *Anatomia seminum comparative* [Comparative anatomy of seeds]. Dicotyledones. Caryophyllidae – Dilleniidae. Vol. 3. Leningrad. P. 41–57 (In Russ.).
- Zamyatnin B.N. 1958. Family 73 Cacti – Cactaceae Lindl. – In: *Derev'ya i kustarniki SSSR. Dikorastushchiye, kul'tiviruyemye i perspektivnyye dlya introduksii. Pokrytosemennyye. Semeystva Bobovyye – Granatovyye* [Trees and shrubs of the USSR. Wild, cultivated and promising for introduction]. Angiosperms. Leguminosae – Punicaceae. Vol. 4. Moscow – Leningrad. P. 857–879 (In Russ.).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2021 г. А. П. Сухоруков^{1,2,*}, Г. Ф. Дарман³, Е. В. Лесик (Аистова)³

¹ Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова
Ленинские горы, 1/12, Москва, 119234, Россия

² Научно-исследовательская лаборатория “Гербарий” Национального исследовательского
Томского государственного университета
Пр. Ленина, 36, Томск, 634050, Россия

³ Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН
2-й км Игнатьевского шоссе, Благовещенск, Амурская обл., 675004, Россия

*e-mail: suchor@mail.ru

Поступила в редакцию 19.01.2021 г.

После доработки 04.06.2021 г.

Принята к публикации 27.07.2021 г.

Приведены новые данные о распространении 12 видов сосудистых растений. Впервые для Амурской области отмечены 9 новых видов (*Arctium minus* (Hill) Bernh., *Carduus acanthoides* L., *Sinapis arvensis* L., *Callitriche hermaphroditica* L., *Atriplex patens* (Litv.) Pjin, *Chenopodium virgatum* Thunb., *Thladiantha dubia* Bunge, *Cyperus difformis* L., *Leonurus cardiaca* L.), 8 видов впервые отмечены для Нижне-Зейского флористического района и 1 вид – для Даурского флористического района. Подтверждено более широкое распространение в Амурской области евразийского вида *Bolboschoenus planiculmis*, евросибирского вида *Centaurea pseudomaculosa* и наличие в Амурской области европейского вида *Leucanthemum vulgare*. Появление новых таксонов и более широкое распространение видов (находок последних лет) на территории области может быть связано как с масштабным строительством крупных промышленных объектов, так и с развитием туризма.

Ключевые слова: сосудистые растения, Амурская обл., Нижне-Зейский флористический район, Даурский флористический район

DOI: 10.31857/S0006813621100124

В результате проведенных исследований на территории Амурской области были отмечены новые для региона находки и уточнено распространение ряда видов аборигенной и адвентивной флоры. При подготовке статьи частично использованы материалы Гербария LE и Гербария АВГИ (Амурский филиал БСИ ДВО РАН). Названия растений даны по сводке С.К. Черепанова (Czerepanov, 1995) с учетом новых дополнений, приводимых в базе данных International Plant Names Index (IPNI). Флористические районы Дальнего Востока России (РДВ) указаны по С.С. Харкевичу (Kharkevich, 1985). Виды в списке приведены согласно латинскому алфавиту. Гербарные образцы растений хранятся в Амурском филиале Ботанического сада-института ДВО РАН (АФ БСИ ДВО РАН), дубликаты переданы в Ботанический институт РАН им. В.Л. Комарова (LE) и Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (MW).

Asteraceae

Arctium minus (Hill) Bernh. – Благовещенский р-н, окр. пос. Чигири, берег Чигиринского водохранилища, 50.345975, 127.537037, вторичные места, редко. 09.09.2020. Е.В. Лесик (Аистова), Г.Ф. Дарман, А.П. Сухоруков; Тамбовский р-н, с. Садовое, 50.158707, 127.871549, на пустых участках вдоль улиц и у заброшенных домов, единично и небольшими группами. 12.09.2020. Г.Ф. Дарман, А.П. Сухоруков.

Европейский вид, отмеченный как заносный вид для Уссурийского флористического района (Barkalov et al., 1992), острова Сахалин (Barkalov, Taran, 2004) и для флоры Нижнего Приамурья (Kryukova, 2013).

Впервые указывается для территории Амурской области и Нижне-Зейского флористического района и в настоящее время его можно отнести к эунофитам, ксенофитам и эпокофитам.

Carduus acanthoides L. – Благовещенский р-н, Прядчинские озера, 50.890708, 127.7887759, сби-

тые места, единично. 10.09.2020. А.П. Сухоруков, Г.Ф. Дарман.

Вид, преимущественно распространенный в Европе, Малой Азии и на Кавказе. Отмечен как заносный вид для Уссурийского и Бурейского флористических районов (Barkalov et al., 1992; Schlotgauer et al., 2001; Antonova, 2009; Rubtsova, 2017).

Впервые указывается для территории Амурской области и Нижне-Зейского флористического района, рассматривается нами как эуноофит, ксенофит и эпикофит.

Centaurea pseudomaculosa Dobrocz. — Свободненский район. 30 км от г. Свободный, обочина федеральной трассы, единично. 18.07.2020 г. Е.В. Лесик (Аистова), Т.Н. Веклич, Н.А. Кочунова. (51.42044, 128.11355); окр. г. Шимановска, около 7 км от города, по обочине старой автодороги Свободный—Шимановск, небольшая группа из 8—10 растений. 26.09.2010. А.В. Шатохина (51.986656, 127.717288). Евросибирский вид. На территории Дальнего Востока в качестве заносного растения отмечался в Приморском и Хабаровском краях (Barkalov et al., 1992; Antonova, 2009) и ранее в Амурской области только в Серышевском районе (Starchenko, Darman, 2011). Новые находки подтверждают более широкое распространение вида в Нижне-Зейском флористическом районе. Рассматривается нами как эуноофит и эпикофит.

Leucanthemum vulgare Lam. — окр. г. Благовещенска, 50.318689, 127.486547, изредка вдоль трассы Благовещенск—Аэропорт. 06.07.2020; 01.09.2020. Г.Ф. Дарман. Европейско-центральноазиатский вид, натурализовавшийся в естественных ценозах многих (в т.ч. и Нижне-Зейского) флористических районов Российского Дальнего Востока (Barkalov et al., 1992; Schlotgauer et al., 2001; Antonova, 2009; Kryukova, 2013; Rubtsova, 2017). В региональном Гербарии (VLA) сбор из Амурской области, на который ссылаются В.Ю. Баркалов и др. (Barkalov et al., 1992), не обнаружен.

Наша находка подтверждает наличие *L. vulgare* в Амурской обл. и Нижне-Зейском флористическом районе (как эуноофит, эргазиофитофит и эпикофит).

Brassicaceae

Sinapis arvensis L. — окраина г. Благовещенска, ул. Нагорная, 50.297371, 127.481398, пустыри по обочине грунтовой дороги, среди сорной растительности. 18.06.2020. Г.Ф. Дарман, Е.В. Андышева. Растения произрастали группами, различались по высоте, стадии вегетации и находились в хорошем состоянии. Средиземноморский вид, широко распространенный во многих европейских странах и европейской части России (Dorofeyev, 2002). Указывается для многих флористиче-

ских районов Российского Дальнего Востока, как адвентивный рудеральный вид (Berkutenko, 1988; Antonova, 2009; Kryukova, 2013; Rubtsova, 2017). Впервые указывается для территории Амурской области и Нижне-Зейского флористического района. В настоящее время его можно отнести к эуноофитам и эпикофитам.

Callitrichaceae

Callitriche hermaphroditica L. — окр. г. Сковородино, у моста через Б. Невер, в воде, (54.00278, 123.59111). 09.08.2018. Г.Ф. Дарман. Евразийско-североамериканский вид, указывается для многих флористических районов Российского Дальнего Востока, в основном, вблизи морского побережья и по долинам крупных рек (Tzvelev, 1996; Kryukova, 2013; Rubtsova, 2017). Обнаруженная популяция была в хорошем состоянии, растения произрастали совместно с водной формой *Sparganium hyperboreum* Laest и находились в фазе цветения и плодоношения.

Впервые указывается для территории Амурской области и Даурского флористического района.

Chenopodiaceae

Atriplex patens (Litv.) Pjlin — г. Благовещенск, ул. Первомайская, 50.253132, 127.571686, пустырь на месте разрушенного дома. 07.09.2020. Е.В. Лесик (Аистова), Г.Ф. Дарман; ул. Северная, 50.273792, 127.532467, у берега р. Бурхановки, 09.09.2020. А.П. Сухоруков, Г.Ф. Дарман, Е.В. Лесик (Аистова); ул. Степана Разина, 50.329493, 127.570042, обочина дороги, 10.09.2020, А.П. Сухоруков, Г.Ф. Дарман; ул. Театральная, 50.302487, 127.558942, обочина дороги, 11.09.2020, А.П. Сухоруков, Г.Ф. Дарман. Галофильный вид, обычно встречающийся по солонцам и краям солончаков в степной зоне Евразии и имеющий вторичный ареал в Приморье, Хабаровском крае, Магаданской и Сахалинской областях (Sukhorukov, 2006). Все сборы сделаны из вторичных местообитаний, не испытывающих сильного засоления. До сих пор не ясно, является ли вид аборигенным или заносным, однако отсутствие засоления скорее свидетельствует о вторичном характере ареала *A. patens* в Амурской области. Впервые указывается для территории Амурской области и Нижне-Зейского флористического района.

Chenopodium virgatum Thunb. — Тамбовский р-н, дорога из дер. Толстовка в гор. Благовещенск, 28.08.1910, М. Короткий (LE) sub *C. album*. *Chenopodium virgatum* описан из Японии (UPS, фото!), и таксономия вида оставалась неясной. Вид указывали в примечаниях к *C. album* как разновидность, встречающуюся на Дальнем Востоке (ср. Pjlin, 1936) или как подвид *C. acuminatum* Willd. subsp. *virgatum* (Thunb.) Kitamura, синонимизиро-

вав этот таксон с *C. vachelii* Hook. et Arnott (Zhu et al., 2003), что неверно вследствие разной морфологии обоих таксонов. В последней обобщающей сводке по Дальнему Востоку *C. virgatum* считается отсутствующим (Ignatov, 1988), однако с территории всей южной части континентального Дальнего Востока имеются старые сборы с территории Приморского, Хабаровского краев и Амурской области (LE!). Вид хорошо отличается от *C. album* L. высотой стебля до 2 м, ланцетными и цельнокрайними листьями и килеватыми семенами. В настоящее время *C. virgatum* найден в Европейской России как заносный вид (Sukhorukov, 2014) с неясным инвазионным статусом. Род *Chenopodium* L. на территории Дальнего Востока и Китая до сих пор является критическим; новые молекулярно-филогенетические исследования с последующей таксономической ревизией уже начаты (Sukhorukov et al., in prep.). Согласно карпологическим результатам (Sukhorukov, Zhang, 2013; Sukhorukov, 2014), вид относится к роду *Chenopodium* s.str.

Cucurbitaceae

Thladiantha dubia Bunge – г. Благовещенск, ул. Артиллерийская, 50.257838, 127.502271, среди кустарников. 29.07.2019. Г.Ф. Дарман; г. Благовещенск, ул. Ленина, 50.257482, 127.538996, среди посадок сирени. 26.08.2020. Г.Ф. Дарман; г. Благовещенск, ул. Северная, на пустыре, 50.274023, 127.528254, 10.09.2020, Г.Ф. Дарман, Е.В. Лесик (Аистова), А.П. Сухоруков. Встречается как декоративное на приусадебных участках растение, ускользающее из культуры на пустыри и заброшенные участки.

Восточноазиатский вид, указывается для Бурейского, Уссурийского и Южно-Сахалинского флористических районов (Probatova, 1987; Круглова, 2013). Впервые указывается для территории Амурской области и Нижне-Зейского флористического района. В настоящее время его можно отнести к эунофитам, эргазио-ксенофитам и эпикофитам.

Cyperaceae

Bolboschoenus planiculmis (F.Schmidt) T. V. Egorova – Амурская обл., Благовещенский р-н, ж.-д. ст. Моховая Падь, 50.369482, 127.621164, по влажным местам. 09.09.2020. Г. Ф. Дарман, А. П. Сухоруков, Е. В. Лесик (Аистова).

Евразийский вид, отмеченный на Камчатке, Сахалине, севере Хабаровского края и юге Приморского края (Kozhevnikov, 1988a; Круглова, 2013). В 2017 г. растение было обнаружено в Тамбовском районе и нахождение вида было достоверно подтверждено для Амурской области (Darman et al., 2019). Обнаруженная новая популяция

была в хорошем состоянии, растения произрастали совместно с *Cyperus difformis*, *Eleocharis* sp., *Echinochloa crus-galli* и находились в фазе плодоношения. Новая находка подтверждает более широкое распространение вида в Нижне-Зейском флористическом районе.

Cyperus difformis L. Амурская обл., Благовещенский р-н, ж.-д. ст. Моховая Падь, по влажным местам. 50.369482, 127.621164, 09.09.2020. Г.Ф. Дарман, А.П. Сухоруков, Е.В. Лесик (Аистова) (LE).

Субкосмополитный вид, отмечен для Уссурийского, Южно-Курильского, Бурейского флористических районов (Kozhevnikov, 1988b; Schlotgauer и др., 2001; Rubtsova, 2017). Встречается спорадически, небольшими группами. Обнаруженная нами популяция была в хорошем состоянии, растения произрастали совместно с *Bolboschoenus planiculmis*, *Echinochloa crus-galli*, *Eleocharis* sp. и находились в фазе плодоношения. Впервые указывается для территории Амурской области и Нижне-Зейского флористического района.

Lamiaceae

Leonurus cardiaca L. (= *L. quinquelobatus* Gilib.) – г. Благовещенск, 50.318628, 127.479477, опушка лесной территории Амурского филиала БСИ ДВО РАН. 10.07.2014. Г.Ф. Дарман; г. Благовещенск, ул. Калинина, район набережной Амура, 50.257206, 127.518379, среди древесно-кустарниковой растительности. 28.07.2019, Г.Ф. Дарман.

Европейский вид, как заносный отмечен в Уссурийском и Бурейском флористических районах (Probatova, Krestovskaya, 1995; Круглова, 2013; Rubtsova, 2017). Наблюдение за *L. cardiaca* на территории Амурского филиала в течение 4-х лет показало, что растения активно размножаются и часто создают аспект, полностью вытесняют другие виды. Впервые указывается для территории Амурской области и Нижне-Зейского флористического района.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования А.П. Сухорукова в 2020 г. выполнены в рамках экспедиционного гранта РФФИ (проект 18-04-00029-а) и соответствуют теме НИР кафедры высших растений МГУ (номер договора 12-2-21). Авторы искренне благодарны В.Ю. Баркалову (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) за помощь в определении *Centaurea pseudomaculosa* и Г.Ю. Конечной за советы и ценные замечания при подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Antonova] Антонова Л.А. 2009. Конспект адвентивной флоры Хабаровского края. Владивосток–Хабаровск. 93 с.

- [Barkalov, Taran] Баркалов В.Ю., Таран А.А. 2004. Список сосудистых растений острова Сахалин. В кн.: Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 1. Владивосток: С. 39–66.
- [Barkalov et al.] Баркалов В.Ю., Коробков А.А., Цвелев Н.Н. 1992. Сем. Астровые (Сложноцветные) – Asteraceae (Compositae). – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 6. СПб. С. 9–413.
- [Berkutenko] Беркутенко А.Н. 1988. Род. 12. Горчица – *Sinapis* L. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 3. Л. С. 54–56.
- [Czegeranov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 993 с.
- [Darman et al.] Дарман Г.Ф., Аистова Е.В., Крещенок И.А., Старченко В.М. 2019. Флористические находки в Амурской области. – Бот. журн. 104 (3): 471–478.
- [Dorofeyev] Дорофеев В.И. 2002. Крестоцветные (Cruciferae Juss.) Европейской России. – Turczaninovia. 5 (3): 5–114.
- [Ignatov] Игнатов М.С. 1988. Семейство маревые (Chenopodiaceae). – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 3. Л. С. 15–37.
- [Iljin] Ильин М.М. 1936. Семейство маревые (Chenopodiaceae). – В кн.: Флора СССР. Т. 6. М.; Л. С. 2–354.
- [Kharkevich] Харкевич С.С. 1985. Введение. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. Л. С. 7–10.
- [Kozhevnikov] Кожевников А.Е. 1988а. Род 2. Клубне-камыш – *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Л. С. 189–190.
- [Kozhevnikov] Кожевников А.Е. 1988b. Род 8. Сыть – *Cyperus* L. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Л. С. 217.
- [Kryukova] Крюкова М.В. 2013. Сосудистые растения Нижнего Приамурья. Владивосток. 354 с.
- [Probatova] Пробатова Н.С. 1987. Род 1. Тладианта – *Thladiantha* Bunge. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Л. С. 132–133.
- [Probatova, Krestovskaya] Пробатова Н.С., Крестовская Т.В. 1995. Род. 17. Пустырник – *Leonurus* L. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 7. СПб. С. 340–341.
- [Rubtsova] Рубцова Т.А. 2017. Флора Еврейской автономной области. Хабаровск. 241 с.
- [Shlotgauer et al.] Шлотгауэр С.Д., Крюкова М.В., Антонова Л.А. 2001. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток–Хабаровск. 195 с.
- [Starchenko, Darman] Старченко В.М., Дарман Г.Ф. 2011. Флористические находки в Амурской области. – Бот. журн. 96 (1): 99–103.
- Sukhorukov A.P. 2006. Zur Systematik und Chorologie der in Russland und benachbarten Staaten (in den Grenzen der ehemaligen UdSSR) vorkommenden *Atriplex*-Arten (Chenopodiaceae). – Ann. Naturhist. Mus. Wien. 108B: 307–420.
- Sukhorukov A.P. 2014. The carpology of the Chenopodiaceae with reference to the phylogeny, systematic and diagnostics of its representatives. Tula. 400 p.
- Sukhorukov A.P., Zhang M. 2013. Fruit and seed anatomy of *Chenopodium* and related genera (Chenopodiaceae, Chenopodiaceae/Amaranthaceae): Implications for evolution and taxonomy. – PLOS One. 8 (4): e61906.
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 1996. Род. 1. Красовласка, болотник, Водяная звездочка – *Callitriche* L. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. СПб. С. 246–248.
- Zhu G.L., Moskin S.L., Clemants S.E. 2003. Chenopodiaceae. – In: Flora of China. Vol. 5. P. 351–414.

NEW PLANT RECORDS IN AMUR REGION

A. P. Sukhorukov^{a,b,#}, G. F. Darman^c, and E. V. Lesik (Aistova)^c

^a M.V. Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology
Leninskie Gory, 1/12, Moscow, 119234, Russia

^b Tomsk State University, Herbarium
Lenin Ave., 36, Tomsk, 634050, Russia

^c Amur Branch of Botanical Garden, Institute DVO RAN
2nd km of Ignatyevskoye Hwy., Blagoveshchensk, 675004, Russia

#e-mail: suchor@mail.ru

New data on the distribution of 12 vascular plant species are given. Nine species are reported as new records for Amur Region (*Arctium minus* (Hill) Bernh., *Carduus acanthoides* L., *Sinapis arvensis* L., *Callitriche hermaphroditica* L., *Atriplex patens* (Litv.) Iljin, *Chenopodium virgatum* Thunb., *Thladiantha dubia* Bunge, *Cyperus difformis* L., *Leonurus cardiaca* L.); 8 of them are new for Lower Zeya floristic province and 1 species is new for Daurian floristic province. New findings of *Bolboschoenus planiculmis*, *Centaurea pseudomaculosa* and *Leucanthemum vulgare* are cited. The increasing number of alien species and their naturalization may be related to a large-scale development of both industrial sites and tourism.

Keywords: vascular plants, Amur Region, Lower Zeya floristic province, Daurian floristic province

ACKNOWLEDGEMENTS

The field work of A.P. Sukhorukov in 2020 was supported by the RFBR expedition grant (project 18-04-00029-a), and his research was carried out in accordance with the scientific programme 121032500084-6 of the Department of Higher Plants, Lomonosov Moscow State University. The authors thank V.Yu. Barkalov (Federal Scientific Center of Biodiversity, Far East Branch of Russian Academy of Sciences) for the identification of *Centaurea pseudomaculosa* and G.Yu. Konechnaya for valuable suggestions on the first draft of the paper.

REFERENCES

- Antonova L.A. 2009. Konspekt adevntivnoy flory Khabarovskogo kraya [Checklist of alien flora of Khabarovsk Region]. Vladivostok–Khabarovsk. 93 p. (In Russ.).
- Barkalov V.Yu., Taran A.A. 2004. Spisok sosudistyykh rasteniy ostrova Sakhalin [Checklist of the plants of Sakhalin Island]. – In: Plant and animal world of Sakhalin (Proceedings of the International Sakhalin Project). Pt. 1. Vladivostok. P. 39–66 (In Russ.).
- Barkalov V.Yu., Korobkov A.A., Tzvelev N.N. 1992. Sem. Astrovyeye (Slozhnotsvetnyye) – Asteraceae (Compositae) [Fam. Asteraceae (Compositae)] – In: Sosudistyye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 6. St.-Petersburg. P. 9–413 (In Russ.).
- Berkutenko A.N. 1988. Genus 12. Gorchitsa – *Sinapis* L. – In: Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 3. Leningrad. P. 54–56 (In Russ.).
- Czerepanov S.K. 1995. Plantae vasculares rossicae et civitatum collimitanearum (in limicis URSS olim) St. Petersburg. 993 p. (In Russ.).
- Darman G.F., Aistova E.V., Kreshchenok I.A., Starchenko V.M. 2019. New floristic records in Amur Region. – Bot. Zhurn. 104 (3): 471–478 (In Russ.).
- Dorofeyev V.I. 2002. Cruciferae in European Russia. – Turczaninowia. 5 (3): 5–114 (In Russ.).
- Ignatov M.S. 1988. Semeystvo marevye (Chenopodiaceae). – In: Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 3. Leningrad. P. 15–37 (In Russ.).
- Ilijin M.M. 1936. Semeystvo marevyeye (Chenopodiaceae). – In: Flora URSS. Vol. 6. Moscow–Leningrad. P. 2–354 (In Russ.).
- Kharkevich S.S. 1985. Vvedeniye [Introduction]. – In: Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 1. Leningrad. P. 7–10 (In Russ.).
- Kozhevnikov A.E. 1988. Genus 2. Klubnekamysh – *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla. – In: Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 2. Leningrad. P. 189–190 (In Russ.).
- Kozhevnikov A.E. 1988. Genus 8. Syt' – *Cyperus* L. – In: Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 2. Leningrad. P. 217 (In Russ.).
- Kryukova M.V. 2013. Sosudistyye rasteniya Nizhnego Priamur'ya [Vascular plants of the Lower Amur Region]. Vladivostok. 354 p. (In Russ.).
- Probatova N.S. 1987. Genus 1. *Thladiantha* Bunge. – In: Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 2. Leningrad. P. 132–133 (In Russ.).
- Probatova N.S., Krestovskaya T.V. 1995. Genus 17. Pustyrnik – *Leonurus* L. – In: Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 7. St.-Petersburg. P. 340–341 (In Russ.).
- Rubtsova T.A. 2017. Flora Evreiskoy Avtonomnoy oblast [Flora of Jewish Autonomous Region]. Khabarovsk. 241 p. (In Russ.).
- Shlotgauer S.D., Kryukova M.V., Antonova L.A. 2001. Sosudistyye rasteniya Khabarovskogo kraya i ikh okhrana [Vascular plants of Khabarovsk Region and their conservation]. Vladivostok–Khabarovsk. 195 p. (In Russ.).
- Starchenko V.M., Darman G.F. 2011. New floristic records in Amur Region. – Bot. Zhurn. 96 (1): 99–103 (In Russ.).
- Sukhorukov A.P. 2006. Zur Systematik und Chorologie der in Russland und benachbarten Staaten (in den Grenzen der ehemaligen UdSSR) vorkommenden *Atriplex*-Arten (Chenopodiaceae). – Ann. Naturhist. Mus. Wien. 108B: 307–420.
- Sukhorukov A.P. 2014. The carpology of the Chenopodiaceae with reference to the phylogeny, systematic and diagnostics of its representatives. Tula. 400 p. (In Russ.).
- Sukhorukov A.P., Zhang M. 2013. Fruit and seed anatomy of *Chenopodium* and related genera (Chenopodiaceae, Chenopodiaceae/Amaranthaceae): Implications for evolution and taxonomy. – PLOS One. 8 (4): e61906.
- Tzvelev N.N. 1996. Genus 1. Krasovlaska, bolotnik, vodyanaya zvezdochka – *Callitriche* L. – In: Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 8. St.-Petersburg. P. 246–248 (In Russ.).
- Zhu G.L., Mosyakin S.L., Clemants S.E. 2003. Chenopodiaceae. – In: Flora of China. Vol. 5. P. 351–414.

НАХОДКА *BRASENIA SCHREBERI* (САВОМВАСЕАЕ) В ОКРЕСТНОСТЯХ СИХОТЭ-АЛИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

© 2021 г. М. Ю. Григорьян^{1,2,*}, С. Н. Бондарчук^{3,**}

¹ Институт проблем передачи информации РАН
пер. Большой Каретный 79-1, Москва, 127051, Россия

² Факультет биоинженерии и биоинформатики, Московский государственный университет
ул. Ленинские горы 1-73, Москва, 119192, Россия

³ Сихотэ-Алинский государственный заповедник
ул. Партизанская 44, п. Терней, Тернейский район, Приморский край, 692150, Россия

*e-mail: maksim.grigoryan.1999@gmail.com

**e-mail: bonsal@mail.ru

Поступила в редакцию 29.04.2020 г.

После доработки 29.06.2021 г.

Принята к публикации 27.07.2021 г.

Обнаружено новое местонахождение редкого реликтового вида *Brasenia schreberi* J.F. Gmel. на севере Приморского края, в Тернейском районе.

Ключевые слова: *Brasenia schreberi*, реликт, новая популяция, север Приморского края, водные растения

DOI: 10.31857/S0006813621100070

С 1 по 22 августа 2019 года в Тернейском районе, в окрестностях Сихотэ-Алинского заповедника, проводились ботанические исследования, в ходе которых были обнаружены новые для района популяции водных растений. Наиболее ценной находкой оказалась бразения Шребера (*Brasenia schreberi* J.F. Gmel.).

Бразения Шребера – многолетнее водное растение из семейства Cabombaceae, распространенная в Северной и Центральной Америке, Индии, Африке, Австралии и в Восточной Азии (Tzvelev, 1987). В России бразения Шребера встречается в озерах в долинах рек Амур, Буря, Уссури, а также в южных районах Приморского края (рис. 1). На территории России бразения находится на северной границе своего ареала и занесена в Красную книгу Российской Федерации (Krasnaya..., 2008c) как вид, находящийся под угрозой исчезновения, и в Красную книгу Приморского края (Krasnaya..., 2008b), как угрожаемый (EN), а также в ряд Красных книг других регионов (Krasnaya..., 2006; Krasnaya..., 2008a; Krasnaya..., 2009).

Популяция *Brasenia schreberi* была найдена в 3.5 км восточнее поселка Терней, недалеко от границы Сихотэ-Алинского заповедника, в небольшом озере. Степень зарастания водной поверхности озера этим видом составляла от 10 до 15%, размещение неравномерное с образованием островков, растения произрастали на глубине

1.5–2 м, фенологическое состояние на момент обнаружения – растения в стадии массового цветения. Генеративные особи составляли около 50% от общего количества всех растений бразении. Общее состояние популяции удовлетворительное. Приводим ниже полную этикетку:

Brasenia schreberi – Приморский край, Тернейский р-н, 3.5 км В п. Терней, озеро посреди болота на левом берегу Серебрянки (оз. Утиное), на торфяном дне, 45.053363° с.ш., 136.65442° в.д., 16.08.2019, М. Григорьян (IBIW).

Озеро Утиное, по берегам которого была найдена бразения, площадью 1378 м² находится посреди торфяного болота. По его берегам росла *Menyanthes trifoliata* L. и осоки. Глубина озера вдоль берега составляла не менее 150 см, однако ближе к центру слой торфа подходил близко к поверхности воды и даже образовывал острова. Помимо бразении, недалеко от берега встречались *Nymphaea tetragona* Georgi и *Nuphar pumila* (Timm) DC. На болоте есть еще два озера, однако в них бразения не была обнаружена.

Учитывая то, что бразения при благоприятных условиях может образовывать заросли со 100% покрытием водной глади, степень зарастания им озера Утинового относится к небольшой. Так же примечательно, что во время флористических работ в этом районе в 2000 году сотрудниками Си-



Рис. 1. Схема распространения бразении Шребера с указанием новой популяции.

Условные обозначения ■ — ранее известные местонахождения; ★ — новое местонахождение.

Fig. 1. Distribution of *Brasenia schreberi* with the locality of the found population.

Symbols ■ — previously known locations; ★ — new location.

хотэ-Алинского заповедника бразения Шребера не была обнаружена. Исходя из этого можно сделать предположение, что данный вид появился здесь не так давно, что говорит в пользу его распространения из южных районов Приморского края на север.

Найденная популяция бразении Шребера дополняет известное распространение вида. Находка является самой северной точкой произрастания вида вдоль побережья Приморского края. Вполне возможно, что более тщательное обследование северных районов края выявит новые места его произрастания. Находка расширяет наши представления о распространении бразении на территории России. Из-за близости популяции к населенному пункту необходимо организовать охрану озера Утиное для сохранения редкого вида.

Гербарные образцы обнаруженной популяции депонированы в гербариях Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (IBIW), Ботанического сада-института ДВО РАН (VBGI) и в гербарии Сихотэ-Алинского государственного биосферного заповедника. Данные о распро-

странении вида взяты из монографии “Сосудистые растения советского Дальнего Востока” (Tzvelev, 1987), Красных книг Еврейской автономной области (Krasnaya..., 2006), Хабаровского края (Krasnaya..., 2008a), Приморского края (Krasnaya..., 2008b) и Амурской области (Krasnaya..., 2009).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят директора Сихотэ-Алинского биосферного заповедника С.В. Сутырину, А.А. Боброва за помощь в определении растений, а также Е.Л. Железную за помощь в проведении полевых работ на территории заповедника и в его окрестностях. Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 19-04-01090-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Krasnaya...] Красная книга Еврейской автономной области: Редкие и находящиеся под угрозой уничтожения виды растений и грибов. 2006. Новосибирск. 44 с.

- [Krasnaya...] Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных: официальное издание. 2008a. Хабаровск. 73 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2008b. Владивосток.
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). 2008с. Москва. С. 151–152.
- [Krasnaya...] Красная книга Амурской области. 2009. Благовещенск. 189 с.
- [Pimenova] Пименова Е.А. 2016. Растения, грибы и лишайники Сихотэ-Алинского заповедника. Владивосток. 557 с.
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 1987. Род 1. Бразения — *Brasenia* Schreb. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Л. С. 21–23.

FINDING OF *BRASENIA SCHREBERI* (CABOMBACEAE) NEAR THE SIKHOTE-ALIN NATURE RESERVE

M. Yu. Grigoryan^{a,b,#} and S. N. Bondarchuk^{c,##}

^a Kharkevich Institute for Information Transmission Problems RAS
Bolshoi Karetnyi Str., 19-1, Moscow, 127051, Russia

^b Faculty of Bioengineering and Bioinformatics, Lomonosov Moscow State University
Leninskiye Gory, 1-73, Moscow, 119192, Russia

^c Sikhote-Alin Nature Reserve
Partizanskaya Str., 44, Terney, Terney distr., Primorsky Krai, 692150, Russia

[#]e-mail: maksim.grigoryan.1999@gmail.com

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

A new population of the rare relict species *Brasenia schreberi* J.F. Gmel. was found in the Terney District in the of Primorye Territory. New localities of some other aquatic plants are described.

Keywords: *Brasenia schreberi*, relict, new population, Primorye Territory

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to the chief of Sikhote-Alin Nature Reserve S.V. Sutyryna, A.A. Bobrov for help in species identification and E.L. Zheleznyaya for assistance in field works.

The work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (project 19-04-01090-a).

REFERENCES

- Krasnaya kniga Evreiskoy avtonomnoi oblasti: Redkie i nakhodyashiesya pod ugrozoi unichtozheniya vidy rastenii i gribov [Red book of Jewish Autonomous Oblast: rare and endangered species of plants and fungi]. 2006. Novosibirsk. P. 44 (In Russ.).
- Krasnaya kniga Khabarovskogo kraja: Redkie i nakhodyashiesya pod ugrozoi unichtozheniya vidy rastenii i gribov: oficialnoe izdanie [Red book of Khabarovsk Krai: rare and endangered species of plants and fungi]. 2008a. Khabarovsk. P. 73 (In Russ.).
- Krasnaya kniga Primorskogo kraja. Rasteniya. Redkie i nakhodyashiesya pod ugrozoi unichtozheniya vidy rastenii i gribov [Red book of Primorsky Krai. Plants. Rare and endangered species of plants and fungi]. 2008b. Vladivostok. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Rossiskoy Federacii (rasteniya i griby) [Red book of Russian Federation. Plants and fungi]. 2008c. Moscow. P. 151–152 (In Russ.).
- Krasnaya kniga Amurskoi oblasti [Red book of Amur oblast]. 2009. Blagoveshensk. P. 189 (In Russ.).
- Pimenova E.A. 2016. Rasteniya, griby i lishainiki Sikhote-Alinskogo zapovednika [Plants, fungi and lichens of Sikhote-Alin nature Reserve]. Vladivostok. 557 p. (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 1987 Genus 1. *Brasenia* — *Brasenia* Schreb. — In: Sosudistye rasteniya sovsotskogo Dalnego Vostoka [Vascular plants of soviet Far-East]. Vol. 2. P. 21–23 (In Russ.).

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *POTENTILLA* (ROSACEAE) ДЛЯ ФЛОРЫ ОСТРОВА САХАЛИН

© 2021 г. Н. Д. Сабирова^{1,*}, Р. Н. Сабиров^{1,**}

¹ Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН
ул. Науки, 1-Б, Южно-Сахалинск, 693022, Россия

*e-mail: n.sabirova@imgg.ru

**e-mail: r.sabirov@imgg.ru

Поступила в редакцию 21.08.2020 г.

После доработки 22.07.2021 г.

Принята к публикации 27.07.2021 г.

Приводятся сведения о двух новых видах для флоры сосудистых растений острова Сахалин — *Potentilla centigrana* Maxim. и *P. paradoxa* Nutt. ex Torr. et Gray. Указываются места их произрастания и степень участия в растительных сообществах.

Ключевые слова: новые виды, флора, *Potentilla*, остров Сахалин

DOI: 10.31857/S0006813621100094

Род *Potentilla* L. является одним из наиболее крупных в семействе Rosaceae Juss., охватывает более 400 видов, распространенных, главным образом, в северном полушарии Земли. На российском Дальнем Востоке (РДВ) этот род включает 79 видов и подвидов, отдельные представители которых встречаются практически во всех его флористических районах и природных зонах. Из них для Сахалина и Курильских островов указываются 15 видов (Yakubov et al., 1996). Только на острове Сахалин произрастают 12 видов, среди которых 4 таксона (*Potentilla argentea* L., *P. canescens* Bess., *P. goldbachii* Rupr., *P. norvegica* L.) являются заносными (Barkalov, Taran, 2004). Вместе с тем проведенные в 2018–2019 гг. исследования позволили выявить нам еще два новых вида — *Potentilla centigrana* Maxim. и *P. paradoxa* Nutt. ex Torr. et Gray (= *P. supina* L. subsp. *paradoxa* (Nutt. ex Torr. et Gray) Soják), сведения о которых в известных опубликованных работах для флоры острова Сахалин отсутствуют (Voroshilov, 1966, 1982; Oprelitel..., 1974; Yakubov et al., 1996; Barkalov, Taran, 2004; Sugawara, 1940 и др.).

Ниже дается характеристика мест сбора двух новых видов *Potentilla* на острове Сахалин и приводятся описания растительных сообществ с их участием. Номенклатура таксонов приведена в соответствии с International Plant Names Index (ipni.org).

Potentilla centigrana Maxim. — 1) пригородные леса г. Южно-Сахалинска, 46°58' с. ш. 142°49' в. д., долина р. Рогатка, листовничник разнотравный (*Laricetum cajanderi varioherbosum*), 21 VII 2018; 2)

западный макросклон горы Российская, 46°57' с. ш. 142°49' в. д., листовничник папоротниковый (*Laricetum cajanderi filicosum*), 17 VII 2019. — Широко распространенный восточноазиатский вид. На территории РДВ встречается в Еврейской автономной области, Хабаровском и Приморском краях, вне России — в Японии, Китае (Yakubov et al., 1996). Растения обнаружены на 2-х участках, удаленных друг от друга на расстоянии около 4 км, в фазе цветения и плодоношения. Высота растений варьирует в пределах 30–40 см. В составе подчиненных ярусов листовничника разнотравного нет явного доминанта, и их в целом слагает довольно большое количество сосудистых растений (до 35 видов). Кустарниковый ярус разреженный (проективное покрытие 15%), в его составе равное участие принимают *Acer ukurunduense* Trautv. et C.A. Mey., *Ribes sachalinense* Nakai, *Spiraea betulifolia* Pall., *Rosa acicularis* Lindl. Травяно-кустарничковый ярус образуют преимущественно лесные и луговые виды с общим проективным покрытием 80%. По разреженным ценочейкам в основном встречаются *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Spreng., *Solidago dahurica* (Kitag.) Kitag. ex Juz., *Fimbripetalum radians* (L.) Ikon., *Sasa kurilensis* Makino et Shibata, *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Lycopodium clavatum* L., *Coptis trifolia* Salisb., *Thalictrum minus* L., *Leptorumohra amurensis* (Christ) Tzvelev, *Osmundastrum asiaticum* (Fernald) X.C. Zhang, *Carex laevissima* Nakai, *Waldsteinia ternata* Fritsch, *Impatiens noli-tangere* L., *Cardamine leucantha* (Tausch) O.E. Schulz, *Cardamine regeliana* Miq., *Ranunculus repens* L., *Polygonatum maximowic-*

zii F. Schmidt, *Trillium camschatcense* Ker-Gawl., *Paris verticillata* M. Bieb., а также отдельные представители сахалинского крупнотравья — *Cacalia robusta* Tolm., *Senecio cannabifolius* Less., *Heracleum lanatum* Michx., *Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim., *Angelica ursina* Regel, *Petasites amplus* Kitam. и единично некоторые другие виды растений. Мохово-лишайниковый покров присутствует только возле комлей стволов деревьев и сформирован из *Ptilidium pulcherrimum* (Wed.) Hampe, *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., проективное покрытие которых не превышает 5%.

В листовничнике папоротниковом травяно-кустарничковый ярус представлен преимущественно лесными видами, с явным доминированием папоротников — *Leptorumohra amurensis*, *Gymnocarpium dryopteris* Newman, *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt. и др. Общее проективное покрытие их составляет 85%. В обоих характеризуемых сообществах *Potentilla centigrana* встречается с обилием “sol” и покрытием 1–2%.

Potentilla paradoxa Nutt. ex Torr. et Gray — о-в Сахалин, пригородные леса г. Южно-Сахалинска, пойма р. Еланьки, разнотравный луг, 02 VIII 2018. — Азиатско-североамериканский вид, мезогигрофит, встречается в восточных районах России (Урал, Зап. и Вост. Сибирь, Дальний Восток). Растения *P. paradoxa* обнаружены в фазе окончания цветения и начале плодоношения, высота их варьирует от 20 до 45 см. Произрастают рассеянно, покрытие около 3%. В травяно-кустарничковом ярусе в целом отмечено 40 видов, общее проективное покрытие их достигает 98%. Первый подъярус (высота 110–170 см) формируют разреженные куртинки сахалинского крупнотравья: *Cacalia robusta* Tolm., *Senecio cannabifolius*, *Filipendula camtschatica*, *Cirsium kamtschaticum* Ledeb., *Angelica ursina*, *Petasites amplus*, а также *Aralia cordata* Thunb. В других подъярусах весьма обычными являются *Achillea asiatica* Serg., *Artemisia vulgaris* L., *Aster glehnii* F. Schmidt, *Gnaphalium uliginosum* L., *Pilosella aurantiaca* (L.) F.W. Schultz et Sch. Bip., *Fimbripetalum radians*, *Stellaria longifolia* Muehl. ex Willd., *Equisetum arvense* L., *Trifolium repens* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Calamagrostis langsdorffii*, *Cimicifuga simplex* Wormsk., *Solidago dahurica*, *Corydalis ambigua* Cham. et Schldl., *Corydalis pallida* Pers., *Carex pallida* C.A. Mey., *Carex dispalata* Boott, *Potentilla paradoxa* и ряд других луговых видов. Синузия кустарников представлена единичными экземплярами или небольшими локальными группировками *Eleutherococcus senticosus* Maxim., *Ribes latifolium* Jancz., *Sambucus miquilii* (Nakai) Kom., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun, *Spiraea salicifolia* L., *Rosa acicularis* Lindl., *Rubus sachalinensis* H. Lévl.

Таксономический статус *P. paradoxa* в известных флористических работах трактуется по-разному. В частности, В.В. Якубов (Yakubov et al., 1996) рассматривает этот вид в качестве *P. supina* L. subsp. *paradoxa* (Nutt. ex Torr. et Gray) Soják, распространение которого отмечает лишь для материковой части РДВ. Тогда как В.И. Курбатский (Kurbatsky, 2016) выделяет *P. paradoxa* Nutt. ex Torr. et Gray в ранге самостоятельного вида, при этом область распространения его указывает Сахалинскую океаническую провинцию, куда включает Амгунский, Северо-Сахалинский, Южно-Сахалинский и Южно-Курильский флористические районы. Однако фактических материалов, подтверждающих распространение *P. paradoxa* на территории Сахалинской области, не приводится. Наряду с этим, Т.Н. Моторыкина (Motorykina, 2017), принимая *P. paradoxa* как самостоятельный вид, указывает его для флоры Приамурья и Приморья.

Образцы растений выявленных новых таксонов хранятся в Гербарии Института морской геологии и геофизики ДВО РАН (SAK), дубликаты переданы в Гербарий Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены в рамках реализации государственного задания ИМГиГ ДВО РАН по теме “Влияние природных факторов и хозяйственной деятельности на биоразнообразие и компоненты экосистем в условиях активных геодинамических зон Сахалина и Курильских островов” (государственная регистрация № 115012770156). При выполнении работы были использованы также материалы Гербария сосудистых растений, лишайников и мхов ИМГиГ ДВО РАН (SAK).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Barkalov, Taran] Баркалов В.Ю., Таран А.А. 2004. Список видов сосудистых растений острова Сахалин. — В кн.: Растительный и животный мир острова Сахалин. Ч. 1. Владивосток. С. 39–66.
- [Kurbatsky] Курбатский В.И. 2016. Определитель видов рода *Potentilla* L. (лапчатка) Азиатской России. Томск. 52 с.
- [Motorykina] Моторыкина Т.Н. 2017. Лапчатки (род *Potentilla* L., Rosaceae) флоры Приамурья и Приморья. — Региональные проблемы. 20 (1): 11–18.
- [Opredelitel...] Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. 1974. Л. 372 с.
- Sugawara Sh. 1940. Illustrated flora of Saghalien with descriptions and figures of phanerogams and higher cryptogams indigenous to Saghalien. Vol. 3. P. 1131–1194.
- [Voroshilov] Ворошилов В.Н. 1966. Флора советского Дальнего Востока. М. 470 с.
- [Voroshilov] Ворошилов В.Н. 1982. Определитель растений советского Дальнего Востока. М. 674 с.

[Yakubov et al.] Якубов В.В., Недолужко В.А., Шанцер И.А., Тихомиров В.Н., Румянцева С.Д. 1996. Розовые – Ro-

saceae Juss. – В кн. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. СПб. С. 125–246.

SPECIES OF THE GENUS *POTENTILLA* (ROSACEAE) NEW TO THE FLORA OF SAKHALIN ISLAND

N. D. Sabirova^{a,#} and R. N. Sabirov^{a,##}

^a Institute of Marine Geology and Geophysics of FEB RAS
Nauki Str., 1B, Yuzhno-Sakhalinsk, 693022, Russia

[#] e-mail: n.sabirova@imgg.ru

^{##} e-mail: r.sabirov@imgg.ru

Potentilla centigrana Maxim. and *P. paradoxa* Nutt. ex Torr. et Gray are recorded for the first time for the flora of Sakhalin Island. Information on their localities in Sakhalin, general geographical distribution and habitat characteristics is provided.

Keywords: new species, flora, *Potentilla*, Sakhalin Island

ACKNOWLEDGEMENTS

The studies were carried out as part of the implementation of the state assignment of the IMGG FEB RAS on the theme “The impact of natural factors and economic activities on biodiversity and ecosystem components in active geodynamic zones of Sakhalin and the Kuril Islands” (state registration No. 115012770156). Materials of the Herbarium of vascular plants, lichens and mosses of the IMGG FEB RAS (SAK) were also used for the work performance.

REFERENCES

- Barkalov V.Yu., Taran A.A. 2004. Spicok vidov sosudistyh rastenii ostrova Sakhalin. – In: Rastitelnye i zivotnyi mir ostrova Sakhalin. Ch. 1 [The flora and fauna of Sakhalin Island. Part 1]. Vladivostok. P. 39–66 (In Russ.).
- Kurbatsky V.I. 2016. Opredelitel vidov roda *Potentilla* L. (Lapchatka) Aziatskoi Rossii. [Keys to the species of the genus *Potentilla* L. (*Potentilla*) of Asian Russia]. Tomsk. 52 p. (In Russ.).
- Motorykina T.N. 2017. Lapchatki (rod *Potentilla* L., Rosaceae) flory Priamurya i Primorya. [Flora of the *Potentilla* (genus *Potentilla* L., Rosaceae) in Primurye and Primorye] – Regional problems. 20 (1): 11–18 (In Russ.).
- Opredelitel vysshykh rastenii Sakhalina i Kurilskih ostrovov. 1974. [Keys to higher plants of Sakhalin and Kuril Islands]. Leningrad. 372 p. (In Russ.).
- Sugawara Sh. 1940. Illustrated flora of Saghalien with descriptions and figures of phanerogams and higher cryptogams indigenous to Saghalien. Vol. 3. P. 1131–1194.
- Voroshilov V.N. 1966. Flora sovetskogo Dalnego Vostoka [Flora of the Soviet Far East]. Moscow. 470 p. (In Russ.).
- Voroshilov V.N. 1982. Opredelitel rastenii sovetskogo Dalnego Vostoka [Plants of the Soviet Far East]. Moscow. 674 p. (In Russ.).
- Yakubov V.V., Nedoluzhko A.V., Shancer I.A., Tikhomirov V.N., Rumyantseva S.D. 1996. Rosovye – Rosaceae Juss. – In: Sosudistye rasteniya sovetskogo Dalnego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 8. St. Petersburg. P. 125–246 (In Russ.).

НАХОДКИ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА ASTERACEAE В ЭМИРАТЕ ФУДЖЕЙРА (ОБЪЕДИНЕННЫЕ АРАБСКИЕ ЭМИРАТЫ)

© 2021 г. В. В. Бялт^{1,2,*}, М. В. Коршунов^{3,**}

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

² Санкт-Петербургский государственный университет
10-я Линия В. О., 33–35, Санкт-Петербург, 199178, Россия

³ Wadi Wurayah National Park and Reserve
Government of Fujairah, City, P.O. Box: 1, UAE

*e-mail: byalt66@mail.ru, VByalt@binran.ru

**e-mail: mikh.korshunov@gmail.com

Поступила в редакцию 16.09.2020 г.

После доработки 19.07.2021 г.

Принята к публикации 27.07.2021 г.

Приводятся данные по находкам 14 видов чужеродных сосудистых растений из сем. Asteraceae, новым для флоры эмирата Фуджейра (Объединенные Арабские Эмираты), сделанных нами в 2019–2020 гг.: *Calendula officinalis*, *Helianthus petiolaris*, *Pluchea sagittalis*, *Sonchus arvensis* s. str., *Tripleurospermum inodorum* и *Youngia japonica* приводятся впервые для Аравийского полуострова.

Ключевые слова: география растений, флористика, Фуджейра, Объединенные Арабские Эмираты (ОАЭ), чужеродные виды, новые находки

DOI: 10.31857/S0006813621100045

На территории эмирата Фуджейра (Объединенные Арабские Эмираты – ОАЭ) люди живут многие сотни и тысячи лет, однако наиболее активно она осваивается в течение нескольких последних десятилетий. При этом до недавнего времени горная часть ОАЭ (большой частью принадлежащая территории эмирата Фуджейра) была недостаточно хорошо изучена флористически. Наше исследование является частью проекта “Флора эмирата Фуджейра, Объединенные Арабские Эмираты” в рамках соглашения о сотрудничестве между канцелярией наследного принца Фуджейры и Ботаническим институтом им. В.Л. Комарова Российской академии наук, г. Санкт-Петербург (Byalt et al., 2020a, b), и позволяет заполнить пробелы в знаниях по флоре региона. В ходе полевых исследований в 2017–2020 гг. и в результате изучения собранных материалов авторами уточнена информация по распространению новых чужеродных (адвентивных) видов растений на территории эмирата Фуджейра. Мы вполне согласны с утверждением, что изучение процессов антропогенной трансформации флоры и мониторинг чужеродных видов являются важной частью региональных флористических исследований (Rušek et al., 2004; Зыкова, Shaulo, 2020). До сих пор имеется мало информации об адвентивном компоненте флоры Фуджейры, представленном, например, эргазиофитофитами – дичающими

ми культивируемыми видами (Byalt, Korshunov, 2018, 2020a–d, 2021a–c). Наши последние исследования флоры региона вносят определенный вклад в изучение биоразнообразия эмирата Фуджейра, включая ее адвентивный элемент. В настоящее время нами выявлено не менее 150 адвентивных видов во флоре эмирата, данные о которых частично были опубликованы в 2020–2021 гг. (Byalt, Korshunov, 2020c, 2021a–c), и каждая новая наша экспедиция пополняет и уточняет этот список. Среди вновь найденных чужеродных видов оказалось довольно много представителей сложноцветных, как аборигенных (Byalt et al., 2020a), так и чужеродных. Необходимо сказать, что семейство Asteraceae (= Compositae) – это одно из крупнейших семейств флоры Объединенных Арабских Эмиратов, наряду с Poaceae и Fabaceae s.l. (Böer, 2000; Brown, Sakkir, 2004; Jongbloed et al., 2003; Karim, Fawzi, 2007; Shakhid, 2014; Shabana et al., 2020). В статье мы приводим данные по 14 видам сложноцветных, большинство из которых являются новыми чужеродными видами для флоры эмирата Фуджейра и страны в целом. При этом *Calendula officinalis* L., *Helianthus petiolaris* Nutt., *Pluchea sagittalis* (Lam.) Cabrera, *Sonchus arvensis* L. s. str., *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip. и *Youngia japonica* (L.) DC. приводятся впервые для Аравийского полуострова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на территории эмирата Фуджейра, гербарные образцы были собраны в нескольких населенных пунктах эмирата (г. Фуджейра, г. Дибба [Dibba], пос. Рул Дадна [Rul Dadnah], Мерба [Merbah], Эль Бидия [Al Bidiyah] и некоторые другие). Материалы были переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE, Санкт-Петербург, Россия), дубликаты – в Научный Гербарий Фуджейры (FSH – предлагаемый акроним, Вади Вурая, Фуджейра, Объединенные Арабские Эмираты (Byalt et al., 2020b)).

Собранные образцы были определены с помощью ключей и описаний во всех доступных “Флорах” и определителях по Объединенным Арабским Эмиратам (Western, 1989; Jongbloed et al., 2003; Karim, Fawzi, 2007) и “Флорах” соседних стран Аравийского полуострова (Colenette, 1985, 1999; Cornes C., Cornes M., 1989; Migahid, 1989; Ghazanfar, 1992; Wood, 1997; Jongbloed et al., 2003; Norton et al., 2009). Кроме того, для проверки определений были использованы “Флоры” из мест возможного проникновения чужеродных видов (например, Flora of Pakistan или Flora of China (<http://www.efloras.org>)) и некоторые региональные сайты – Flora of Qatar (<http://www.floraofqatar.com/index.htm#Asteraceae>), Flora of Israel Online (<https://flora.org.il/en/plants/>).

Обнаруженные новые виды мы относим к чужеродным (адвентивным). Для определения статуса чужеродного вида использованы следующие традиционные критерии: большой отрыв находки от основного ареала, упоминание о его заносе в соседний регион, а также присутствие только в нарушенных местообитаниях (Egorov et al., 2016; Baranova et al., 2018). Обнаруженные новые виды выявлены в различных нарушенных местообитаниях – поливных кругах, у оград поливных садов, на пустырях и по обочинам дорог после дождей. Для каждого вида приводятся данные гербарной этикетки на русском и английском языках или только на английском (как в оригинале), а также, при наличии таковых, сведения о распространении в Объединенных Арабских Эмиратах и, при необходимости, краткие комментарии о распространении на Аравийском полуострове с небольшой конкретизацией по Оману, Катару, Бахрейну и прилегающей территории Саудовской Аравии. Интернет-ресурс “Global Biodiversity Information Facility” (GBIF, 2020) использовался для получения дополнительной информации о распространении изученных таксонов и был критически проанализирован авторами этой статьи. Названия таксонов, стандарты написания фамилий авторов и мест публикации соответствуют International Plant Name Index (IPNI, 2021) и World Checklist of Vascular Plants (WCVP, 2020).

Принятые сокращения: United Arab Emirates – UAE, Fujairah Emirate – FE, V. B. – V.V. Byalt, M. K. – M.V. Korshunov, fl. – с цветками, fr. – с

плодами, veg. – в вегетативном состоянии, juv. – молодой, недоразвитый. LE – Гербарий БИН РАН, FSH (пока не акроним) – Научный Гербарий Фуджейры (Fujairah Scientific Herbarium). Цифры в квадратных скобках указывают место нашего исследования с привязкой к точкам в GPS: “[point 776]” и т.п. Они указаны на этикетках для удобства работы с гербарием.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Ниже приведены находки новых для эмирата Фуджейра чужеродных видов сосудистых растений.

Calendula officinalis L.: UAE, FE, Al Dibba town, Al Shams Nursery, near Dibba Theater (0.1 km E). 25°36'9.81"N, 56°16'41.30"E, elevation 6 m [point 767a]: weed in and between pots with cultivated plants in plant market and nursery, 28 IV 2020, fl., V. B., M. K. 2513 (LE). – Декоративное и лекарственное растение, происходящее из Западного Средиземноморья (POWO, 2020). Вид интродуцирован в 37 странах (GBIF, 2020), инвазивный в Австралии (Pagad, 2020), Индии (Sankaran et al., 2020), Великобритании (Roy et al., 2020) и др. Новый чужеродный вид для эмирата Фуджейра, Объединенных Арабских Эмиратов и Аравии в целом. Изредка культивируется в садах около вилл. Нами найден одичавшим в небольшом числе в пластиковых горшках с культивируемыми древесными растениями (*Jasminum sambac* (L.) Ait. и др.) и на сыром песке между ними в питомнике растений “Al Shams Nursery” в г. Аль Дибба (Al Dibba). Эргазиофит, эфемерофит. Встречается в небольшом количестве в питомнике и, с нашей точки зрения, не является потенциально инвазивным видом.

Cichorium endivia L.: UAE, FE, Al Wahlah, wadi Al Hilo (Ohala Fort). 24°54'29.51"N, 56°18'11.86"E, elevation 75 m [point 334]: weed in irrigated garden, on abandoned orchard, 19 III 2020, fl., V. B., M. K. 838 (LE). – Вид имеет восточное средиземноморское происхождение (POWO, 2020), интродуцирован в 20 странах (GBIF, 2020), инвазивный в США (Kraus et al., 2020), Австралии (Pagad, 2020), Индии (Sankaran et al., 2020) и др. Новый вид для эмирата Фуджейра, Объединенных Арабских Эмиратов и Аравии в целом (см. Daoud, Al-Rawi, 1985; Western, 1989; Gazanfar, 1992; Shuaib, 1995; Wood, 1997; Omar, 2000; Jongbloed et al., 2003; Karim, Fawzi, 2007; Norton et al., 2009; Migahid, 1996; Phillips, 1988; Cornes, Cornes, 1989 и др.). Изредка культивируется в садах и огородах. Нами найден одичавшим в небольшом числе в полузаброшенном огороде в вади Аль Хило (wadi Al Hilo) в окр. пос. Альвала (Al Wahlah). Цикорий дал самосев на заброшенных грядках и между ними. Хорошо отличается от более обычного в Объединенных Арабских Эмиратах вида *C. intybus* L. (Karim, Fawzi, 2007) более мелкими размерами. Эргазиофит, эфемерофит, однолетнее растение. Сорничает в небольшом количестве вокруг бывших посадок в частном саду и, с нашей точки зрения, не является потенциально инвазивным видом.

Helianthus annuus L.: UAE, FE, Al Fujairah, E seafront part, 25°07'55.41"N 56°21'08.54"E, 4 m alt.: weed in a shady alley between villas. — ОАЭ, Фуджейра. Эмират Фуджара. Аль-Фуджайра, 25°07'55.41"N 56°21'08.54"E, 4 м над ур. м.: сорное; в тенистом переулке между виллами; в брошенном саду. 30 XI 2019, fl., V. B., M. K. 1928 (LE); UAE, FE, Al Bidya, villas and sideroads opposite to Al Bidiya market. 25°25'57.34"N, 56°21'6.57"E, elevation 10 m [point 752]: run wild in gravel-sand wadi, 14 IV 2020, fl., V. B., M. K. 2144 (LE); UAE, FE, Al Bidya, near Green Cost Nursery Bidiya plant selling. 25°25'55.03"N, 56°20'20.99"E, elevation 14 m [point 779]: weed on dry roadside near wall of home, 11 V 2020, fl., V. B., M. K. 2854 (LE); UAE, FE, Sharm, 25°28'17.54"N, 56°21'8.03"E, elevation 10–45 m [point 793]: on roadside near wall of villa, 28 V 2020, fl., V. B., M. K. 3363 (LE). — Происходит из Северной Америки, широко распространен в США и Южной Канаде (POWO, 2020). Культивируется как масличное и, в меньшей степени, как декоративное растение. Вид интродуцирован в 47 странах (GBIF, 2020), инвазивный в Австралии (Pagad, 2020), Индии (Sankaran et al., 2020), Южной Африке (Robinson et al., 2020) и др. Новый адвентивный вид для эмирата Фуджейра. Эргазиофит, колонофит. Встречается одичавшим в переулках, на сорных местах, на обочинах дорог и на дне некоторых вади и водотоков, пересекающих населенные пункты. На дне вади в пос. Эль Бидия мы наблюдали большую группу цветущих и плодоносящих подсолнухов, что может свидетельствовать о некотором инвазивном потенциале этого вида.

Helianthus petiolaris Nutt.: UAE, FE, Al Dibba town, drainage channel near to Green Oasis Nursery, 0.6 km SW from Street Number 35, or 0.8 km N from Federal Electricity and Water Authority, 25°36'5.21"N, 56°15'45.67"E, elevation 10 m [point 769]: in gravel-sand drainage channel, 2 V 2020, fl., V. B., M. K. 2615 (LE); Fujairah Emirate, Al Dibba town, drainage channel with mango plantation in it, 0.4 km NW from Federal Electricity and Water Authority, 25°35'47.57"N, 56°15'32.82"E, elevation 13 m [point 768]: weed in a shady lane, on the dry roadside, 2 V 2020, veg., V. B., M. K. 2589 (LE). — Естественный ареал вида охватывает Северную Америку (POWO, 2020); отмечен как чужеродный или инвазивный в пяти странах (GBIF, 2020). Новый вид для эмирата Фуджейра, Объединенных Арабских Эмиратов и Аравии в целом (см. Daoud, Al-Rawi, 1985; Western, 1989; Gazanfar, 1992; Shuaib, 1995; Wood, 1997; Omar, 2000; Jongbloed et al., 2003, Karim, Fawzi, 2007; Norton et al., 2009; Migahid, 1996; Phillips, 1988; Cornes, Cornes, 1989 и др.). Дважды найден нами в дренажных каналах в г. Дибба. Видимо, иногда выращивается наряду с *H. annuus* в садах и дичает. Эргазиофит, эфемерофит. Встречается единично и, с нашей точки зрения, не является потенциально инвазивным видом в отличие от *H. annuus*.

Parthenium hysterophorus L.: UAE, FE, Al Rul Dadhna, Salama Plant Nursery 0.6 km W from ADNOC Petrol Station on E99 Rugaylat road.

25°31'36.30"N, 56°20'58.46"E, elevation 17 m [point 766]: weed in plant nursery between pots and in the pots, 25 IV 2020, fl., V. B., M. K. 2430 (LE); UAE, FE, Al Dibba town, private nurseries, 0.2 km S from Al Ameray Nursery, 25°34'24.07"N, 56°14'6.39"E, elevation 48 m [point 776]: weed on irrigation in plantation, rare, 7 V 2020, fl., V. B., M. K. 2722 (LE); UAE, FE, Al Bidiya, Abu Khalid agricultural nursery. 0.3 km S from Eid Prayer Ground Bidyah, 25°25'15.85"N, 56°20'27.64"E, elevation 18 m [point 780]: weed on irrigation in plantation near fence and between plastic pots with cultivated plants, 12 V 2020, fl., V. B., M. K. 2895 (LE; FSH). — Естественный ареал вида охватывает тропическую и субтропическую Америку (POWO, 2020); отмечен как чужеродный или инвазивный в 54 странах (GBIF, 2020), в том числе в США (Kraus et al., 2020), Австралии (Randall et al., 2020), Индии (Sankaran et al., 2020) и др. Недавно был найден в Объединенных Арабских Эмиратах — в эмирате Шарджа ("Hamriyah coast sandy area") (Mahmoud et al., 2015). Новый чужеродный вид для эмирата Фуджейра. Эргазиофит, колонофит. Вид обнаружен нами в нескольких местах эмирата — в Диббе, Рул Дадне и Бидии, где он встречается в качестве сорняка в некоторых питомниках растений. Обычно растет группами или по одному на более или менее сырых местах с избыточным поливом, иногда сорничает в горшках с культивируемыми древесными растениями и на газонах. С нашей точки зрения, является потенциально инвазивным видом.

Pluchea dioscoridis (L.) DC. UAE, FE, Al Dibba town, Al Shams Nursery, near Dibba Theater (0.1 km E). 25°36'9.81"N, 56°16'41.30"E, elevation 6 m [point 767]: weed or naturalized plant on sand in wasteland in place of an abandoned garden (or plant nursery), near garden wall without irrigation, 28 IV 2020, veg., V. B., M. K. 2477 (FSH, LE); UAE, FE, Al Dibba town, 0.2 km N from ADNOC Service Station, Al Muhallab (885), 25°35'45.41"N, 56°16'36.48"E, elevation 14 m [point 790]: near wall of villa, 23 V 2020, fl., V. B., M. K. 3196, 3215 (LE; FSH). — Естественный ареал вида охватывает Африку и Переднюю Азию, включая большую часть Аравийского полуострова (POWO, 2020). Новый вид для эмирата Фуджейра. Ранее указывался для других эмиратов (Jongbloed et al., 2003; Karim, Fawzi, 2007), в основном для побережья Персидского залива. Как оказалось, и в эмирате Фуджейра это обычный сорный вид поливных земель: садов, уличных посадок и питомников. Иногда встречается в переулках и у заборов, а также на пустырях в населенных пунктах. В природных сообществах мы его ни разу не встречали, что позволяет усомниться в том, что здесь он принадлежит к аборигенной фракции флоры.

Pluchea sagittalis (Lam.) Cabrera: UAE, FE, Al Bidiya, Al Qalamoon Nursery, 0.3 km E from Eid Prayer Ground Bidyah, 25°25'24.70"N, 56°20'18.77"E, elevation 22 m [point 781]: weed in plastic pots with cultivated plants of *Cycas revoluta* L., 15 V 2020, fl. juv., V. B., M. K. 2951 (LE). — Травянистый многолетник, естественный ареал которого находится в

тропической Америке (POWO, 2020). Отмечен как инвазивный в одной стране мира: на Тайване (GBIF, 2020). Не указывался ранее для Аравии (см. Daoud, Al-Rawi, 1985; Western, 1989; Gazanfar, 1992; Shuaib, 1995; Wood, 1997; Jongbloed et al., 2003; Karim, Fawzi, 2007; Norton et al., 2009; Migahid, 1996; Phillips, 1988; Cornes, Cornes, 1989 и др.). Эргазиофит, эфемерофит. Найден нами дважды в питомниках в Аль Бидии (Al Bidiya) в кадках с саженцами *Cycas revoluta* (Сусадасеае). По-видимому, был случайно завезен с саженцами *Cycas* из Индии или Пакистана. Очень редкий сорняк в эмирате Фуджейра и, с нашей точки зрения, не является потенциально инвазивным видом.

Sonchus arvensis L. s. str.: UAE, FE, village Qidfa, 25°17'40.91"N 56°21'28.51"E [point 343]: roadside, weed in banana planting near fence in irrigated circle. — ОАЭ, Фуджейра, пос. Кидфа, 25°17'40.91"N 56°21'28.51"E [point 343]: обочина дороги, сорняк среди бананов у забора (на орошаемом участке), 25 XI 2019, fl. jun., V. B., M. K. 1680 (LE); UAE, FE, Al Bidiya, Desert Oasis Nursery Bidiyah, 0.7 km W from Bidiyah Association for Culture and Folklore. 25°26'9.06"N, 56°20'17.72"E, elevation 14 m [point 794]: common weed on irrigation in plantation, in plastic pot and between pots; under tree, in shade and between irrigated lines, 4 VI 2020, fl., fr., V. B., M. K. 3415 (LE; FSH). — Травянистый многолетник, евразийский вид умеренной зоны (POWO, 2020). Отмечен как инвазивный в 15 странах, в том числе в США (Kraus et al., 2020), Австралии (Randall et al., 2020), Индии (Sankaran et al., 2020) и др. Новый чужеродный вид для эмирата Фуджейра и Объединенных Арабских Эмиратов. Не приводился ранее для Аравии в целом (см. Daoud, Al-Rawi, 1985; Western, 1989; Gazanfar, 1992; Shuaib, 1995; Wood, 1997; Jongbloed et al., 2003; Karim, Fawzi, 2007; Norton et al., 2009; Migahid, 1996; Phillips, 1988; Cornes, Cornes, 1989 и др.). Редкий сорняк на участках с поливом, найден нами дважды в пос. Кидфа (Qidfa) и Аль Бидия (Al Bidiya). Эргазиофит, эфемерофит. С нашей точки зрения не является потенциально инвазивным видом. Возможно, иногда заносится с органическими удобрениями из Европы.

Sphagneticola trilobata (L.) Pruski (*Wedelia trilobata* (L.) Hitchc.): UAE, FE, Al Dibba town, Green Oasis Nursery, 0.6 km SW from Street Number 35, or 0.8 km N from Federal Electricity and Water Authority, 25°36'5.21"N, 56°15'45.67"E, elevation 10 m [point 769a]: cultivated and running wild near accommodation, 3 V 2020, fl., V. B., M. K. 2647 (LE); Sharjah Emirate, Khorfakkan, roundabout near Khorfakkan Port. 25°20'39.46"N, 56°22'0.06"E, elevation 6 m: on gravel-sand wasteland near roundabout plantations, 23 IV 2020, fl., fr., V. B., M. K. 2385 (LE); UAE, FE, Al Dibba town, private nurseries, 0.2 km S from Al Amerey Nursery, 25°34'24.07"N, 56°14'6.39"E, elevation 48 m [point 776]: cultivated and run wild in nursery, 7 V 2020, veg., fl., V. B., M. K. 2714 (LE); UAE, FE, Al Fujairah, wasteland near Fujairah Corniche road, opposite of Fujairah International Marine Club,

25° 7'22.82"N, 56°21'23.00"E, elevation 3 m [point 758a]: weed under shrubs near fence of Marine Club, 9 V 2020, fl., V. B., M. K. 2808 (LE); UAE, FE, Al Fujairah, wasteland near Fujairah Corniche road, opposite of Fujairah International Marine Club, 25°7'22.82"N, 56°21'23.00"E, elevation 3 m [point 758a]: weed amongst shrubs in irrigated rounds between highway lanes, 9 V 2020, fl., V. B., M. K. 2799 (LE); UAE, FE, Al Bidiya, Al Qalamoon Nursery, 0.3 km E from Eid Prayer Ground Bidiyah, 25°25'24.70"N, 56°20'18.77"E, elevation 22 m [point 781]: run wild on irrigation under trees, in shade, 15 V 2020, fl., V. B., M. K. 3008 (LE); UAE, FE, Al Dibba town, Al Phoenician Nursery, 0.3 km to SW from first roundabout on the E99 road from Khorfakkan to Dibba. 25°35'49.78"N, 56°19'22.51"E, elevation 11 m [point 791]: cultivated and run wild on irrigated plantation and under palm trees, on sand, big spots, 26 V 2020, fl., fr., V. B., M. K. 3244 (LE; FSH). — Естественный ареал вида простирается от Мексики до тропической Южной Америки и Тринидада (POWO, 2020). Отмечен как чужеродный или инвазивный в 63 странах мира (GBIF, 2020). Является инвазивным видом в США (Kraus et al., 2020), Австралии (Randall et al., 2020), Индии (Sankaran et al., 2020) и др. Новый чужеродный вид для эмирата Фуджейра и Объединенных Арабских Эмиратов. Эргазиофит, колонофит. Довольно часто культивируется на газонах и в поливных кругах под деревьями и пальмами. Образует большие куртины и легко дичает вокруг посадок в подходящих местах. Обычно распространяется вегетативно, но иногда дает и самосев. С нашей точки зрения, он, несомненно, является потенциально инвазивным видом в ОАЭ, тем более что *Sphagneticola trilobata* включен в "List of the World's 100 worst invasive species", составленный IUCN (Lowe et al., 2000).

Tagetes patula L. (*T. erecta* L. s. l.): UAE, FE, Al Dibba town, Al Shams Nursery, near Dibba Theater (0.1 km E). 25°36'9.81"N, 56°16'41.30"E, elevation 6 m [point 767a]: cultivated and weed in plant market and nursery, 28 IV 2020, fl., veg., V. B., M. K. 2506, 2532 (LE); UAE, FE, Sharm, 25°28'17.54"N, 56°21'8.03"E, elevation 10–45 m [point 793]: run wild near wall in side street between villas, 28 V 2020, fl., V. B., M. K. 3379 (LE; FSH). — Вид с естественным ареалом от Мексики до тропической Южной Америки, но имеющий большой культивируемый ареал (POWO, 2020). Отмечен как чужеродный или инвазивный в 74 странах мира (GBIF, 2019). Новый вид для эмирата Фуджейра и Объединенных Арабских Эмиратов в целом. Эргазиофит, эфемерофит. В Аравии широко культивируется, но в качестве адвентивного ранее не приводился (см. Daoud, Al-Rawi, 1985; Western, 1989; Gazanfar, 1992; Shuaib, 1995; Wood, 1997; Jongbloed et al., 2003; Karim, Fawzi, 2007; Norton et al., 2009; Migahid, 1996; Phillips, 1988; Cornes, Cornes, 1989 и др.). В эмирате Фуджейра встречаются единичные одичавшие экземпляры и, очевидно, пока не является потенциально инвазивным видом.

Примечание. В последнее время *T. patula* L. относят в синонимы к *T. erecta* L. s.l. (GBIF, 2020, POWO, 2020), но если рассматривать эти два таксона в качестве самостоятельных, то по всем признакам найденные нами одичавшие растения относятся именно к *T. patula*.

***Tridax procumbens* L.:** UAE, FE, Al Dibba town, drainage channel with mango plantation in it, 0.4 km NW from Federal Electricity and Water Authority, 25°35'47.57"N, 56°15'32.82"E, elevation 13 m [768]: weed in a shady lane, in mass along wall of home 2 V 2020, fl., fr., V. B., M. K. 2590 (LE); UAE, FE, Al Dibba town, private nurseries, 0.2 km S from Al Amerey Nursery, 25°34'24.07"N, 56°14'6.39"E, elevation 48 m [point 776]: weed near fence and irrigation spots with trees in 2d nursery, 7 V 2020, fl., fr., V. B., M. K. 2720, 2748 (LE); UAE, FE, Al Dibba town, Alamarey Nursery, 0.5 km S from Khalid Hadi Resort Dibba. 25°34'33.97"N, 56°14'6.15"E, elevation 45 m [point 797]: weed under trees, in shade, near the garden fence, 13 VI 2020, fl., fr., V. B., M. K. 3584 (LE; FSH). — Естественный ареал вида простирается от Мексики до тропической Южной Америки, где он очень обычен на сорных местах и вдоль дорог (POWO, 2020). Отмечен как чужеродный или инвазивный в 74 странах мира (GBIF, 2020) и включен в списки инвазивных видов в США (Kraus et al., 2020), Австралии (Randall et al., 2020), Японии (Ikeda et al., 2020) и др. В Аравии ранее был выявлен в Йемене (Abdul Wali Al-Khulaidi, 2013; GBIF, 2019), недавно найден в Объединенных Арабских Эмиратах — в г. Мазафи [Masafi] (Shabana et al., 2020). Новый вид для эмирата Фуджейра. Встречается в переулках, у заборов, как сорное в садах и питомниках растений в г. Дибба (Dibba town). Видимо, недавно проник на территорию ОАЭ, но уже активно расселится и имеет большой инвазивный потенциал, так как в местах инвазии растет большими группами и образует много летучих семян.

***Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip.:** UAE, FE, village Bithna, villas with gardens. 25°11'27.92"N, 56°13'59.54"E, elevation 190 m [point 723]: on roadside in irrigated spot under date palm, 30 III 2020, veg., V. B., M. K. 1341 (LE). — Евразийский вид умеренной зоны. Заносный в Северной и Южной Америке, Австралии, Восточной и Юго-Восточной Азии (GBIF, 2020; POWO, 2020). Включен в списки инвазивных в США (Kraus et al., 2020), Японии (Ikeda et al., 2020) и др. Для Аравии раньше не приводился (см. Daoud, Al-Rawi, 1985; Western, 1989; Gazanfar, 1992; Shuaib, 1995; Wood, 1997; Jongbloed et al., 2003; Karim, Fawzi, 2007; Norton et al., 2009; Migahid, 1996; Phillips, 1988; Cornes, Cornes, 1989 и др.). Нами найдены молодые растения в одном месте в поливном круге в посадках финиковой пальмы на обочине улицы в пос. Битна (Bithna) в нецветущем состоянии. Видимо, был занесен с органическим удобрением (скорее всего, на основе торфа из Европы). Новый чужеродный вид для эмирата Фуджейра, Объединенных Арабских Эмиратов и Аравии в целом.

***Youngia japonica* (L.) DC.:** UAE, FE, Al Dibba town, private nurseries, 0.2 km S from Al Amerey Nursery, 25°34'24.07"N, 56°14'6.39"E, elevation 48 m [point 776]: weed in nursery under trees, in plastic pots and between pots, 7 V 2020, fl., fr., V. B., M. K. 2740 (LE; FSH); UAE, FE, Al Bidiya, Al Qalamoon Nursery, 0.3 km E from Eid Prayer Ground Bidiyah, 25°25'24.70"N, 56°20'18.77"E, elevation 22 m [point 781]: weed on irrigation, in and between plastic pots with cultivated plants, in shade, 15 V 2020, fl., fr., V. B., M. K. 2944 (LE). — Естественный ареал вида охватывает тропическую и субтропическую Азию (от Индии до Юго-Восточной и Восточной Азии) (POWO, 2020). Отмечен как чужеродный или инвазивный в 27 странах мира (GBIF, 2020). Включен в списки инвазивных видов в США (Kraus et al., 2020), ЮАР (Robinson et al., 2020), Индии (Sankaran et al., 2020) и др. Новый вид для эмирата Фуджейра и ОАЭ. Кроме того, вид не приводился и для Аравии в целом (см. Daoud, Al-Rawi, 1985; Western, 1989; Gazanfar, 1992; Shuaib, 1995; Wood, 1997; Jongbloed et al., 2003; Karim, Fawzi, 2007; Norton et al., 2009; Migahid, 1996; Phillips, 1988; Cornes, Cornes, 1989 и др.). Эргазиофит, колонофит. Является довольно массовым сорняком в некоторых питомниках растений в эмирате Фуджейра — в Аль Диббе (Al Dibba) и Аль Бидии (Al Bidiya). Обычно встречается в наиболее влажных и тенистых местах питомников. Мы предполагаем, что он был случайно завезен вместе с саженцами растений из Индии или Пакистана, откуда традиционно привозят посадочный материал и где юнгия довольно обычна. Очевидно, что сейчас *Y. japonica* активно расселится по эмирату вместе с посадочным материалом и является потенциально инвазивным видом.

***Zinnia elegans* L.:** UAE, FE, Al Dibba town, Wam Community. Fujairah National Dairy Farm, 25°36'2.49"N, 56°14'2.64"E, elevation 25 m. [point 714]: on abandoned flower bed near office building, selfsowing, 17 III 2020, fl., fr., V. B., M. K. 662 (LE). — Декоративный однолетник, происходит из Мексики и Центральной Америки (POWO, 2020). Интродуцирован во многих странах Европы и Южной Азии, в некоторых странах является инвазивным (GBIF, 2020). В Аравии культивируется в качестве декоративного растения (Flora of Qatar, 2010—2013). В ОАЭ и эмирате Фуджейра также изредка высаживается в цветниках. Эргазиофит, эфемерофит. Нами найден одичавшим в заброшенном цветнике на животноводческой ферме в г. Дибба, где растение, по-видимому, когда-то выращивалось, но сейчас явно является сорным (возобновляется самосевом). В настоящее время вид не является потенциально инвазивным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Во флоре Объединенных Арабских Эмиратов наблюдается процесс активной синантропизации — обогащения флоры за счет миграции извне видов, сопутствующих человеку при освоении новых

территорий. Как показали наши новые исследования, эти процессы идут, в том числе в эмирате Фуджейра с достаточно суровым аридным климатом. Однако, по нашим наблюдениям, чужеродные растения расселяются здесь исключительно по антропогенным местообитаниям, практически не внедряясь в прибрежные, пустынные или горные фитоценозы. Все наши находки сделаны на нарушенных местообитаниях — на пустырях, орошаемых газонах, в садах и питомниках растений, у заборов садов с подтоком воды и по обочинам дорог. Процессы натурализации чужеродных видов в трансформированных местообитаниях пока не завершены. Прослеживается четкая зависимость увеличения числа чужеродных видов от интенсификации хозяйственной деятельности в регионе, прежде всего развития озеленения в населенных пунктах. В эмирате Фуджейра важным источником проникновения новых чужеродных видов является расширение ассортимента культивируемых растений и случайный завоз сорных растений вместе с посадочным материалом в питомники. Проникновение большого числа заносных видов в эмирате Фуджейра произошло в последние 10–15 лет, о чем может свидетельствовать отсутствие этих видов во “Flora of the United Arab Emirates” (Karim, Fawzi, 2007 и др.).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа частично выполнена в рамках государственного задания по плану теме номер АААА-А19-119031290052-1 “Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы”. Авторы выражают благодарность Его Превосходительству Салему аль Захми (Директору офиса Наследного Принца), а также к.б.н. В.М. Коршунову (главному зоологу Департамента Вади Вурая национального парка, Правительства эмирата Фуджейра), за помощь в проведении полевых работ и за большой вклад в реализацию настоящего исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Al-Khulaidi A.W. 2013. Flora of Yemen. The Sustainable Natural Resource Management Project (SNRMP II) EPA and UNDP. Republic of Yemen. 179 p. <http://ye.chm-cbd.net/implementation/documents/1-flora-final-by-dr.-abdul-wali-al-khulaidi-2013-part-1-introduction.pdf>
- [Baranova et al.] Баранова О.Г., Щербаков А.В., Сенатор С.А., Панасенко Н.Н., Сагалаев В.А., Саксонов С.В. 2018. Основные термины и понятия, используемые при изучении чужеродной и синантропной флоры. — *Phytodiversity of Eastern Europe*, 12 (4): 4–22 (In Russ.). <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10031>
- Böer B. 2000. Annotated check-list for plants in the United Arab Emirates. Emirates Natural History Group, Abu Dhabi, Al Ain, and Dubai. 91 p.
- Brown G., Sakir S. 2004. The vascular plants of Abu Dhabi Emirate. Internal Research Report, Environmental Research and Wildlife Development Agency (now Environment Agency). Abu Dhabi. 39 p.
- Byalt V.V., Korshunov M.V. 2018. Adventivnyye i invazivnyye vidy rasteniy vo flore Ob'yedinennykh Arabskikh Emiratov [Adventive and Invasive Plant Species in the Flora of the United Arab Emirates]. “Aktual'nyye voprosy biogeografii”: Materialy Mezhdunarodnoy konferentsii (Sankt-Peterburg, Rossia, 9–12 oktyabrya 2018 g.). Sankt-Peterburgskiy gosudarstvennyy universitet [“Actual Issues of Biogeography” Proceedings of International conference 9–12 October 2018 Saint-Petersburg, Russia]. St. Peterburg, 2018. P. 73–76 (In Russ.).
- Byalt V.V., Korshunov M.V. 2020a. A new record of the fern *Actiniopteris semiflabellata* Pic.Serm. (Pteridaceae) in the United Arab Emirates. — *Skvortsovia*. 4 (2): 41–46.
- [Byalt, Korshunov] Бялт В.В., Коршунов М.В. 2020b. Новые чужеродные виды цветковых растений для флоры Аравийского полуострова. — *Новости сист. высш. раст.*, 51: 118–124, map.
- [Byalt, Korshunov] Бялт В.В., Коршунов М.В. 2020c. Новые древесные эргазофиты флоры Фуджейры (ОАЭ). — *Бюл. МОИП. Отд. биол.*, 125 (6): 56–62 (In Eng. and Russ.).
- [Byalt, Korshunov] Бялт В.В., Коршунов М.В. 2020d. Предварительный список культурных растений эмирата Фуджейра (Объединенные Арабские Эмираты). — *Вестник Оренбургского гос. педагогического ун-та. Электронный науч. журн.* 4 (36): 29–116. <https://doi.org/10.32516/2303-9922.2020.36.3> http://vestospu.ru/archive/2020/articles/3_36_2020.pdf
- Byalt V.V., Korshunov M.V. 2021a. Annotated checklist of ferns (Polypodiophyta) in Fujairah Emirate (UAE). — *Skvortsovia*. 7 (2): 1–21. <http://skvortsovia.urau.ru/contents/>
- Byalt V.V., Korshunov M.V. 2021b. New records for the flora of Fujairah Emirate (United Arab Emirates). — *Turczaninowia*. 24 (1): 98–107 (In Eng. and Russ.). <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.1.12>
- Byalt V.V., Korshunov M.V. 2021c. New records of alien species of the family Urticaceae in the Fujairah Emirate (UAE). — *Turczaninowia*. 24 (1): 108–116 (In Eng. and Russ.). <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.1.13>
- Byalt V.V., Korshunov V.M., Korshunov M.V. 2020a. New records of three species of Asteraceae in Fujairah, United Arab Emirates. — *Skvortsovia*. 6 (3): 77–86.
- Byalt V.V., Korshunov M.V., Korshunov V.M. 2020b. The Fujairah Scientific Herbarium — a new herbarium in the United Arab Emirates. — *Skvortsovia*. 6 (3): 7–29.
- Collenette S. 1985. An illustrated guide to the flowers of Saudi Arabia. London. 514 p.
- Collenette S. 1999. Wildflowers of Saudi Arabia. Riyadh: National Commission for Wildlife Conservation and Development and Sheila Collenette. XXXII. 799 p.
- Cornes M.D., Cornes C.D. 1989. The wild flowering plants of Bahrain; an illustrated guide. London. 272 p.
- Daoud H.S., Al-Rawi A. 1987. Flora of Kuwait. Vol. 2: Compositae and monocotyledoneae. London. 455 p.
- Egorov A.A., Byalt V.V., Pismarkina E.V. 2016. Alien plant species in the north of Western Siberia. UArctic Congress 2016. Abstract Book. University of the Arctic — University of Oulu. P. 105.
- GBIF.org — Global Biodiversity Information Facility (2020), GBIF Home Page. Available from: <https://www.gbif.org>. “Journal of New Biological Records”.

- Ghazanfar S.A. 1992. An annotated catalogue of the vascular plants of Oman and their vernacular names. Vol. 2. Meise, Belgium: National Botanic Garden of Belgium. 153 p.
- Ikedo T., Iwasaki K., Suzuki T., Wong L.J., Pagad S. 2020. Global Register of Introduced and Invasive Species – Japan. Version 1.1. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/nt2yla> accessed via GBIF.org (Accessed 10 September 2020).
- Jongbloed M., Feulner G., Böer, B., Western A.R. 2003. The Comprehensive Guide to the Wild Flowers of the United Arab Emirates. Abu Dhabi, UAE. 576 p.
- Karim F.M., Fawzi N.M. 2007. Flora of the United Arab Emirates. Vols. 1–2. Al-Ain: United Arab Emirates University. 2 vols. (UAE University Publications; 98). Vol. 1. P. 1–444; Vol. 2. P. 1–502.
- Kraus F., Daniel W., Wong L.J., Pagad S. 2020. Global Register of Introduced and Invasive Species – United States of America (Contiguous). Version 1.3. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/ehzr9f> accessed via GBIF.org (Accessed 10 September 2020).
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. A selection from the Global Invasive Species Database. The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), 12 pp. <http://www.iucngisd.org/gisd/pdf/100English.pdf>
- Mahmoud T., Gairola S., El-Keblawy A. 2015. *Parthenium hysterophorus* and *Bidens pilosa*, two new records to the invasive weed flora of the United Arab Emirates. – Journal of New Biological Reports. 4 (1): 26–32.
- Migahid A.M. 1989. Flora of Saudi Arabia, ed. 3. Vol. 2. University Libraries, King Saud University, Riyadh, Saudi Arabia. 282 p.
- Norton J.A., Abdul Majid S., Allan D.R., Al Safran M., Böer B., Richer R. 2009. An Illustrated Checklist of the Flora of Qatar. Doha: Unesco office in Doha. 95 p.
- Omar S.A.S. 2000. Vegetation of Kuwait: A comprehensive illustrative guide to the flora and ecology of the desert of Kuwait. Kuwait: Kuwait Institute for Scientific Research. 159 p.
- Pagad S. 2019. Global Register of Introduced and Invasive Species – Australia. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/3pz20c> accessed via GBIF.org (Accessed 02 January 2020).
- Phillips D.C. 1988. Wild flowers of Bahrain. A field guide to herbs, shrubs and trees. Bahrain. 206 p.
- POWO, 2020. Plants of the World Online. <http://plantsoftheworldonline.org/> (Accessed 15 October 2020).
- Pyšek P., Richardson D.M., Rejmánek M., Webster G.L., Williamson M., Kirschner J. 2004. Alien Plants in Checklists and Floras: Towards Better Communication between Taxonomists and Ecologists. – 2004 Taxon. 53 (1): 131–143.
- Randall J., McDonald J., Wong L.J., Pagad S. 2020. Global Register of Introduced and Invasive Species – Australia. Version 1.3. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/3pz20c> accessed via GBIF.org (Accessed 10 September 2020).
- Robinson T., Ivey P., Powrie L., Winter P., Wong L.J., Pagad S. 2020. Global Register of Introduced and Invasive Species – South Africa. Version 2.5. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/l6smob> accessed via GBIF.org (Accessed 10 September 2020).
- Roy H., Rorke S., Wong L.J., Pagad S. 2020. Global Register of Introduced and Invasive Species – Great Britain. Version 1.7. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/8rzqvw> accessed via GBIF.org (Accessed 12 September 2020).
- Sankaran K.V., Khuroo A., Raghavan R., Molur S., Kumar B., Wong L.J., Pagad S. 2020. Global Register of Introduced and Invasive Species – India. Version 1.3. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/uvnf8m> accessed via GBIF.org (Accessed 10 September 2020).
- Shabana H.A., Sanjay G., Mahmoud T. 2020. *Tridax procumbens* L. (Asterales Asteraceae), a new record to the flora of the United Arab Emirates. – Biodiversity Journal. 11 (4): 889–896. <https://doi.org/10.31396/Biodiv.Jour.2020.11.4.889.896>
- Shahid M. 2014. New records for two alien Asteraceae species in the United Arab Emirates. – Journal of New Biological Records. 3 (2): 115–119.
- Shuaib L. 1995. Wild flowers of Kuwait. London. 128 p.
- Western A.R. 1989. The flora of the United Arab Emirates: an introduction. Al Ain: United Arab Emirates University. 188 p.
- Wood J.R.I. 1997. A handbook of the Yemen flora. London: Royal Botanic Gardens, Kew, UK. 434 p.
- [Зыкова, Шауло] Зыкова Е.Ю., Шауло Д.Н. 2020. Находки во флоре Новосибирской области. – Turczaninowia. 23 (3): 58–66. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.3.6>

RECORDS OF ALIEN SPECIES OF ASTERACEAE IN EMIRATE FUJAIRAH (UNITED ARAB EMIRATES)

V. V. Byalt^{a,b,#} and M. V. Korshunov^{c,##}

^a Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

^b Saint Petersburg State Forestry Technical University
Institutskiy Lane, 5, St. Petersburg, 194021, Russia

^c Wadi Wurayah National Park and Reserve
Government of Fujairah, City, P.O. Box: 1, UAE

[#]e-mail: byalt66@mail.ru, VByalt@binran.ru

^{##}e-mail: mikh.korshunov@gmail.com

During floristic research in 2017–2020 in the Emirate of Fujairah in the UAE, we made new findings that complement the species composition of the flora of vascular plants of the emirate and the UAE as a whole. The article contains data on alien vascular plants new to the flora of the emirate from the family Asteraceae collected in 2019–2020: *Calendula officinalis* L. (Al Dibba), *Cichorium endivia* L. (Al Wahlah), *Helianthus annuus* L. (in different parts of the emirate), *H. petiolaris* Nutt. (Al Dibba), *Parthenium hysterophorus* L. (Rul Dadhna, Al Dibba, Al Bidiya), *Pluchea dioscoridis* (L.) DC., *Pluchea sagittalis* (Lam.) Cabrera (Al Bidiya), *Sonchus arvensis* L. (Qidfa, Al Bidiya), *Sphagneticola trilobata* (L.) Pruski (Al Dibba, Al Fujairah, Al Bidiya – Fujairah Emirate, Khorfakkan – Sharjah Emirate), *Tagetes patula* L. (Al Dibba, Sharmens), *Tridax procumbens* L. (Al Dibba), *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip. (Bithna), *Youngia japonica* (L.) DC. (Al Bidiya, Al Dibba) and *Zinnia elegans* L. (Al Dibba). In addition, *Calendula officinalis*, *Helianthus petiolaris*, *Pluchea sagittata*, *Sonchus arvensis* s. str., *Tripleurospermum inodorum*, and *Youngia japonica* are also reported for the first time for Arabia as a whole. The herbarium specimens cited in the article are kept in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute RAS (LE) and in the Scientific Herbarium of Fujairah (FSH). The newly recorded species were found far apart from the main range and in the conditions of all kinds of disturbed habitats – on vacant lots, abandoned and new lawns, in irrigation circles and along roadsides, we therefore regard them as alien. In Fujairah an important source of penetration of new alien species, apparently, is their use in culture, etc. The penetration of a large number of the alien species into the emirate has occurred in the last 10–15 years, as evidenced by the absence of these species in the “Flora UAE” (Karim, Fawzi, 2007).

Keywords: plant geography, floristics, Emirate of Fujairah, United Arab Emirates, alien species, new records

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was performed as part of institutional research project of the Komarov Botanical Institute No. AAAA-A19-119031290052-1 “Vascular plants of Eurasia: taxonomy, flora, plant resources”. The authors express their gratitude to His Excellency Salem Al Zahmi (Director of H. H. Crown-Prince Office) and to Dr. Vladimir M. Korshunov (General Zoologist of Wadi Wurayah National Park and Reserve Department, Government of Fujairah) for their assistance in conducting field work and for their great contribution to the implementation of this study.

REFERENCES

- Al-Khulaidi A.W. 2013. Flora of Yemen. The Sustainable Natural Resource Management Project (SNRMP II) EPA and UNDP. Republic of Yemen. 179 p. <http://ye.chm-cbd.net/implementation/documents/1-flora-final-by-dr.-abdul-wali-al-khulaidi-2013-part-1-introduction.pdf>
- Baranova O.G., Shcherbakov A.V., Senator S.A., Panasenko N.N., Sagalae V.A., Saksonov 2018. Osnovnyye terminy i ponyatiya, ispol'zuyemyye pri izuchenii chuzherodnyy i sinantropnyy flory [The main terms and concepts used in the study of alien and synanthropic flora]. – *Phytodiversity of Eastern Europe*, 12 (4): 4–22. (In Russ.). <http://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10031>
- Böer B. 2000. Annotated check-list for plants in the United Arab Emirates. Emirates Natural History Group, Abu Dhabi, Al Ain, and Dubai. 91 p.
- Brown G., Sakkir S. 2004. The vascular plants of Abu Dhabi Emirate. Internal Research Report, Environmental Research and Wildlife Development Agency (now Environment Agency). Abu Dhabi. 39 p.
- Byalt V.V., Korshunov M.V. 2018. Adventivnyye i invazivnyye vidy rasteniy vo flore Ob'yedinennykh Arabskikh Emirats [Adventive and Invasive Plant Species in the Flora of the United Arab Emirates]. “Aktual'nyye voprosy biogeografii”: Materialy Mezhdunarodnoy konferentsii (Sankt-Peterburg, Rossiya, 9–12 oktyabrya 2018 g.). – Sankt-Peterburgskiy gosudarstvennyy universitet [“Actual Issues of Biogeography” Proceedings of International conference 9–12 October 2018. Saint-Petersburg, Russia]. P. 73–76 (In Russ.).
- Byalt V.V., Korshunov M.V. 2020a. A new record of the fern *Actiniopteris semiflabellata* Pic. Serm. (Pteridaceae) in the United Arab Emirates. – *Skvortsovia*. 4 (2): 41–46.
- Byalt V.V., Korshunov M.V. 2020b. New alien species of flowering plants to the flora of the Arabian Peninsula. – *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*. 51: 118–124.
- Byalt V.V., Korshunov M.V. 2020c. New woody ergasiophytes of the flora of Fujairah Emirate (UAE). – *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 125 (6): 56–62 (In Eng. and Russ.).
- Byalt V.V., Korshunov M.V. 2020d. Preliminary list of cultivated plants in the emirate of Fujairah (United Arab Emirates). – *Bulletin of the Orenburg State Pedagogical University. Electronic scientific journal*. 2020 (4/36): 29–116 (In Russ.). <https://doi.org/10.32516/2303-9922.2020.36.3>.
- Byalt V.V., Korshunov M.V. 2021a. Annotated checklist of ferns (Polypodiophyta) in Fujairah Emirate (UAE). – *Skvortsovia*. 7 (2): 1–21. <http://skvortsovia.uran.ru/contents/>
- Byalt V.V., Korshunov M.V. 2021b. New records for the flora of Fujairah Emirate (United Arab Emirates). – *Turczaninowia*. 24 (1): 98–107 (In Eng. and Russ.). <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.1.12>
- Byalt V.V., Korshunov M.V. 2021c. New records of alien species of the family Urticaceae in the Fujairah Emirate (UAE). – *Turczaninowia*. 24 (1): 108–116 (In Eng. and Russ.). <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.1.13>
- Byalt V.V., Korshunov V.M., Korshunov M.V. 2020a. New records of three species of Asteraceae in Fujairah, United Arab Emirates. – *Skvortsovia*. 6 (3): 77–86.
- Byalt V.V., Korshunov M.V., Korshunov V.M. 2020b. The Fujairah Scientific Herbarium – a new herbarium in the United Arab Emirates. – *Skvortsovia*. 6 (3): 7–29.
- Collenette S. 1985. An illustrated guide to the flowers of Saudi Arabia. – London. 514 p.

- Cornes M.D., Cornes C.D. 1989. The wild flowering plants of Bahrain; an illustrated guide. London. 272 p.
- Daoud H.S., Al-Rawi A. 1987. Flora of Kuwait. Vol. 2: Compositae and monocotyledoneae. London; University of Kuwait. 455 p.
- Egorov A.A., Byalt V.V., Pismarkina E.V. 2016. Alien plant species in the north of Western Siberia. UArctic Congress, 2016. Abstract Book. University of the Arctic. – University of Oulu. P. 105.
- Flora of Qatar, 2010–2013. URL: <http://www.floraofqatar.com/Asteraceae.htm>
- Ghazanfar S.A. 1992. An annotated catalogue of the vascular plants of Oman and their vernacular names. Vol. 2. National Botanic Garden of Belgium, Meise, Belgium. 153 p.
- Ikeda T., Iwasaki K., Suzuki T., Wong L.J., Pagad S. 2020. Global Register of Introduced and Invasive Species - Japan. Version 1.1. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/nt2yla> accessed via GBIF.org (accessed 10 September 2020).
- Jongbloed M., Feulner G., Böer, B., Western A.R. 2003. The Comprehensive Guide to the Wild Flowers of the United Arab Emirates. Abu Dhabi, UAE. 576 p.
- Karim F.M., Fawzi N.M. 2007. Flora of the United Arab Emirates. Al-Ain: United Arab Emirates University. Vol. 1. 444 p; Vol. 2. 502 p.
- Kraus F., Daniel W., Wong L.J., Pagad S. 2020. Global Register of Introduced and Invasive Species – United States of America (Contiguous). Version 1.3. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/ehzr9f> accessed via GBIF.org (accessed 10 September 2020).
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. A selection from the Global Invasive Species Database. The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), 12 p. <http://www.iucngisd.org/gisd/pdf/100English.pdf>
- Mahmoud T., Gairola S., El-Keblawy A. 2015. *Parthenium hysterophorus* and *Bidens pilosa*, two new records to the invasive weed flora of the United Arab Emirates. – Journal of New Biological Reports. 4 (1): 26–32.
- Migahid A.M. 1989. Flora of Saudi Arabia, ed. 3. Vol. 2. University Libraries, King Saud University, Riyadh, Saudi Arabia. 282 p.
- Norton J.A., Abdul Majid S., Allan D.R., Al Safran M., Böer B., Richer R. 2009. An Illustrated Checklist of the Flora of Qatar. Doha: Unesco office in Doha. 95 p.
- Omar S.A.S. 2000. Vegetation of Kuwait: A comprehensive illustrative guide to the flora and ecology of the desert of Kuwait. Kuwait: Kuwait Institute for Scientific Research. 159 p.
- Pagad S. 2019. Global Register of Introduced and Invasive Species – Australia. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/3pz20c> accessed via GBIF.org (accessed 02 January 2020).
- Phillips D.C. 1988. Wild flowers of Bahrain. A field guide to herbs, shrubs and trees. Bahrain. 206 p.
- POWO, 2020. Plants of the World Online. <http://plantsoftheworldonline.org/> (Accessed 15 October 2020).
- Pyšek P., Richardson D.M., Rejmánek M., Webster G.L., Williamson M., Kirschner J. 2004. Alien Plants in Checklists and Floras: Towards Better Communication between Taxonomists and Ecologists. – 2004 Taxon. 53 (1): 131–143.
- Randall J., McDonald J., Wong L.J., Pagad S. 2020. Global Register of Introduced and Invasive Species – Australia. Version 1.3. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/3pz20c> accessed via GBIF.org (accessed 10 September 2020).
- Robinson T., Ivey P., Powrie L., Winter P., Wong L.J., Pagad S. 2020. Global Register of Introduced and Invasive Species - South Africa. Version 2.5. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/l6smob> accessed via GBIF.org (accessed 10 September 2020).
- Roy H., Rorke S., Wong L.J., Pagad S. 2020. Global Register of Introduced and Invasive Species – Great Britain. Version 1.7. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/8rzqvw> accessed via GBIF.org (accessed 12 September 2020).
- Sankaran K.V., Khuroo A., Raghavan R., Molur S., Kumar B., Wong L.J., Pagad S. 2020. Global Register of Introduced and Invasive Species – India. Version 1.3. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/uvnf8m> accessed via GBIF.org (accessed 10 September 2020).
- Shabana H.A., Sanjay G., Mahmoud T. 2020. *Tridax procumbens* L. (asterales Asteraceae), a new record to the flora of the United Arab Emirates. – Biodiversity Journal. 11 (4): 889–896. <https://doi.org/10.31396/Biodiv.Jour.2020.11.4.889.896>
- Shahid M. 2014. New records for two alien Asteraceae species in the United Arab Emirates. – Journal of New Biological Records. 3 (2): 115–119.
- Shuaib L. 1995. Wild flowers of Kuwait. London. 128 p.
- Western A.R. 1989. The flora of the United Arab Emirates: an introduction. Al Ain: United Arab Emirates University. 188 p.
- Wood J.R.I. 1997. A handbook of the Yemen flora. London: Royal Botanic Gardens, Kew, UK. 434 p.
- Zykova E.Yu., Shauro D.N. 2020. Findings in the flora of Novosibirsk Region. – Turczaninowia. 23 (3): 58–66 (In Russ.). <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.3.6>

IMPATIENS MONTICOLA (BALSAMINACEAE), A NEWLY RECORDED SPECIES FOR THE FLORA OF VIETNAM

© 2021 г. Cuong Huu Nguyen^{1,2,*}, L. V. Averyanov^{3,**},
A. A. Egorov^{4,***}, and Ly Van Nguyen^{2,****}

¹ St.-Petersburg State Forest Technical University
Institute Str., 5, St.-Petersburg, 194021, Russia

² Vietnam National University of Forestry
Hanoi, Vietnam

³ Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St.-Petersburg, 197376, Russia

⁴ St.-Petersburg State University
Universitetskaya Emb., 7/9, St.-Petersburg, 199034, Russia

*e-mail: nguyenhuucuong.tvr@gmail.com

** e-mail: av_leonid@mail.ru

***e-mail: a.a.egorov@spbu.ru

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

Received October 22, 2020; Revised July 24, 2021; Accepted July 27, 2021

Impatiens monticola Hook.f., previously known from China and India only, is found at first in Vietnam: Ta Xua Nature Reserve, Son La Province. The voucher herbarium specimens of this species collected in Vietnam are housed in the Herbarium of Vietnam National University of Forestry (VNF) and the Komarov Botanical Institute (LE). Amended morphological description of this species accompanied with color photos, new data on ecology and phenology are additionally provided.

Keywords: Balsaminaceae, *Impatiens*, *I. monticola*, new record, Vietnam

DOI: 10.31857/S0006813621100082

Impatiens L. (Balsaminaceae) includes about 900 species (Chen et al., 2007a) distributed in the northern hemisphere with the highest diversity in the tropical zone of Africa and Asia (Song et al., 2003; Yuan et al., 2004). Forty one species have been recorded in Vietnam up to now (Hooker, 1909a, b; 1911; Tardieu, 1944; Pham, 2003; Nguyen, 2003; Chen et al., 2007b; Shui et al., 2011; Vu et al., 2015; Hoang et al., 2015; Hoang et al., 2016; Nguyen et al., 2018; Pham et al., 2019).

During our field survey of plant diversity in the Ta Xua Nature Reserve (Son La Province, northern Vietnam) in 2020, we collected unusual specimens of *Impatiens*. After examination of available collections in herbaria (HN, HNU, NHNP, LE, VNM), as well as analysis of relevant regional literature, we identified this plant as *Impatiens monticola* Hook. f., which was previously reported only from China (Chen et al., 2007a) and India (Panday et al., 2014). This is the first record of this species in the flora of Vietnam, data for which are presented below.

Impatiens monticola Hook.f., 1908, *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat.*, ser. 4, 10: 257; Chen et al., 2007, in Z.-Y. Wu, P.H. Raven et D.Y. Hong (eds.), *Fl. China* 12: 92; Panday, Sinha et Karmakar, 2014, *NeBIO* 5, 6: 31.

Described from central China, Sichuan (“Szechuan; monte Omei, alt. 4000 ped. Père E. Faber (ex Herb. Aug. Henry, n. 863), E.-H. Wilson n. 4735, in Herb. Paris et Kew”). **Syntypes:** Ernst Faber 863 (K000199718 – photo! <http://apps.kew.org/herbcat/detailsQuery.do?barcode=K000199719>), E.-H. Wilson 4735 (K000199719 – photo! <http://apps.kew.org/herbcat/detailsQuery.do?barcode=K000199718>), E.-H. Wilson 4735 (P-P00492344 – photo! <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen>).

Description (Fig. 1). Herb, terrestrial, perennial, to 0.6 m tall, glabrous (except leaves). Stem slender, erect, usually solitary, sometime branched from the base. Leaves alternate, crowded on upper part of stem, petiolate, with stipular glands; petiole to 5 cm long, shorter in upper leaves; leaf blade pale gray-green abaxially, green adaxially, ovate-elliptic or obovate, 11–

Table 1. Comparison of morphological characters of *Impatiens monticola* and *I. mengtzeana*

Character	<i>I. monticola</i>	<i>I. mengtzeana</i>
Stem length	to 60 cm	20–40 cm
Petiole length	to 5 cm	2.5–3 cm
Number of lateral veins on leaf blade	5–7 pairs	6–8 pairs
Pedicle length	1.5–2 cm	0.5–2.5 cm
Flower color	pale yellowish with reddish streaks	yellow
Bract character	persistent	caducous
Number of veins in lateral sepal	6–8 veins	3–5 veins
Lower sepal shape and length	broadly funnel-shaped, spur 3–3.5 cm long	funnel-shaped or subsaccate, spur ca. 2.5 cm long
Dorsal petal size	2.0–2.2 × 1.4–1.6 cm	1.5–1.8 × 2 cm
Lateral united petals shape and length	not clawed, 2.6–2.8 cm long	clawed, 3–4 cm long
Upper petal shape and size	suborbicular, 16–18 × 10–12 mm	orbicular to broadly triangular-obovate, 1.2 × 1.2 cm
Lower petal shape and size	obdeltoid, 14–16 × 16–18 mm	broadly dolabriform to suborbicular, 1.8 × 1.4 cm
Filament length	4–5 mm	6–7 mm
Ovary shape	straight, terete	curved, fusiform
Capsule shape	erect, narrowly fusiform	narrowly ovoid

16 × 4.5–6 cm, base cuneate, attenuate into petiole, margin crenulate, apex acuminate or shortly caudate, strigose between teeth with hairs to 1 mm long; venation distinctly reticulate, prominent on both surfaces, lateral veins 5–7 pairs. Inflorescences axillary, racemose, located near stem apex, each with 2 flowers; peduncles longer than petioles, 5.5–6 cm long, elongate at fruiting. Flowers pale yellowish with reddish streaks, about 3.5 cm in diameter; pedicels 1.5–2 cm long, glabrous, green; bracts persistent, green, lanceolate or narrowly ovate, 4–6 mm long, herbaceous; lateral sepals 2, ovate to broadly elliptic, 11–13 × 6–8 mm, pale green with reddish spots at the base, membranous, inconspicuous, with 5–7 veins, apex acuminate, the base broadly cuneate to almost rounded. Lower sepal 4–5 cm long, broadly funnel-shaped, bright yellow with reddish streaks inside, constricted into a spur; mouth 2.0–2.2 cm wide, with conspicuous beak, to 2–3 mm long, curved; spur 2.5–3 cm long, twisted, yellow green to yellow with reddish spots. Dorsal petal 2–2.2 × 1.4–1.6 cm, ovate, apex cuspidate, median vein distinct, with obtuse crest, base obtuse. Lateral united petals not clawed, 2.6–2.8 cm long, 2-lobed; upper petals 1.6–1.8 × 1–1.2 cm, sub-orbicular, apex short acute or obtuse, pale yellowish; lower petals 1.4–1.6 × 1.6–1.8 cm, obdeltoid, pale yellowish, apex rounded or truncate. Stamens 5, filaments fibrous, 4–5 mm

long; anthers ovoid, apex obtuse. Capsule erect, narrowly fusiform, 2–2.5 cm long. Seeds many, brownish-yellow, ellipsoid, 3 mm long.

Flowering and fruiting: September – November.

Distribution. Vietnam (Son La Province, Ta Xua Nature Reserve), China (Chongqing, Sichuan), India (Mizoram, Lawngtlai District, Phawngpui National Park).

Habitat and ecology in Vietnam. Primary and secondary evergreen broad-leaved mountain forests, usually along watershed at elevations 1200–1300 m a.s.l. in association with *Begonia longifolia*, *Dichroa hirsuta*, *Leea bracteata*, *Dendrocnide stimulans*, *Costus tonkinensis*, *Diplazium esculentum*, *Selaginella argentea*, *Angiopteris evecta*, and *Oplismenus compositus*.

Specimens examined (Fig. 2): Vietnam, Son La Province, Ta Xua Nature Reserve, elev. 1254 m, 21°20'40.0"N 104°35'28.4"E, 03 Oct. 2020, N. V. Ly 20201003004 "(VNF; LE01077047 <http://en.herbarium-le.ru/?t=occ&id=91551>, LE01087903 <http://en.herbarium-le.ru/?t=occ&id=46178>, LE01087904 <http://en.herbarium-le.ru/?t=occ&id=46182>, LE01087905 <http://en.herbariumle.ru/?t=occ&id=46179>, LE01087906 <http://en.herbariumle.ru/?t=occ&id=46180>).

Notes: *Impatiens monticola* is very similar morphologically to *I. mengtzeana* Hook.f., which was also re-

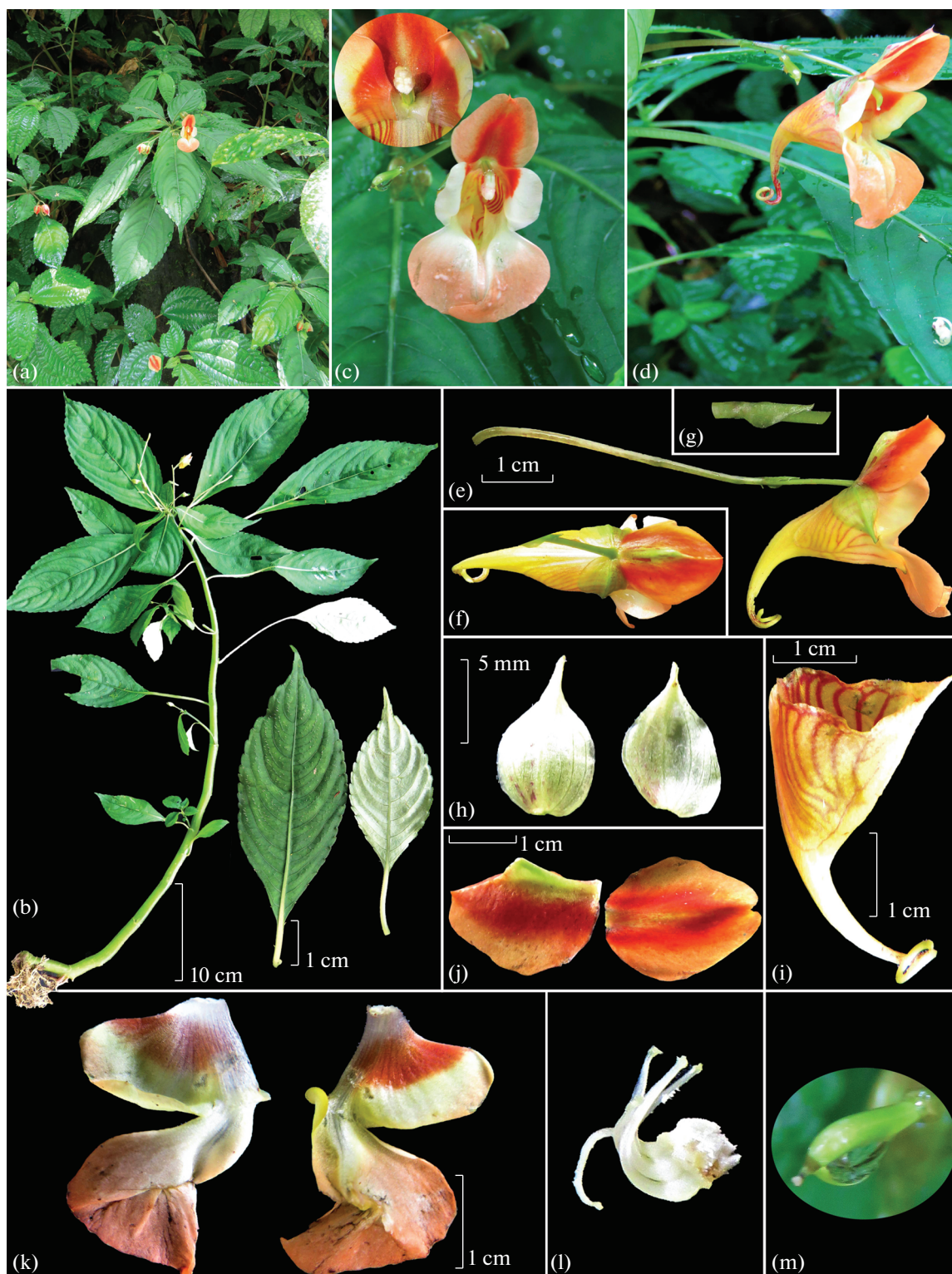


Fig. 1. *Impatiens monticola* Hook. f. (a) – habitat; (b) – flowering plant in natural habitat; (c) – flower (frontal view); (d), (e) – flower (side view); (f) – flower (dorsal view); (g) – bract; (h) – lateral sepal; (i) – lower sepal; (j) – dorsal petal; (k) – lateral united petals; (l) – stamens; (m) – fruit. All photos by Ly Van Nguyen, design by Cuong Huu Nguyen.



Fig. 2. *Impatiens monticola* Hook. f. Herbarium voucher specimen N.V. Ly, NVL 20201003004 housed at VNF.

ported previously as an endemic to China. Comparison of distinguishing characters of *I. monticola* and *I. mengtzeana*, which may be found in Vietnam as well are presented in the Table 1.

ACKNOWLEDGEMENTS

The studies were supported by the institutional research project of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences "The Vascular Plants of Eurasia: the systematics, flora and plant resources" (AAAA-A19-119031290052-1). Authors would like to thank the authorities of the Ta Xua Nature Reserve (Son La province, Vietnam) for their support during fieldworks.

REFERENCES

- Chen Y., Akiyama S., Ohba H. 2007a. *Impatiens* L. – In: Flora of China. Vol. 12. Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press. P. 43–113.
- Chen Y.L., Akiyama S., Ohba H. 2007b. *Balsaminaceae*. – Flora of China. Vol. 12. Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press. P. 43–114.
- Hoang T.S., Trinh N.B., Nguyen Q.H., Pham V.V., Nguyen T.V.A. 2015. *Impatiens parvisepala* (Balsaminaceae): a newly recorded from Vietnam. – Vietnam J. Forest Sci. 4: 4018–4020.
- Hoang T.S., Trinh N.B., Nguyen Q.H., Pham V.V., Cao V.L. 2016. *Impatiens morsei* (Balsaminaceae): a newly recorded from Vietnam. – Sci. Res. Rep. 6: 1–3.
- Hooker J.D. 1909a. *Impatiens* d'Indo-Chine. – In: Notulae systematicae, Laboratoire de Phanérogamie. Vol. 1. Muséum National d'Histoire Naturelle. P. 10–14.
- Hooker J.D. 1909b. On some species of *Impatiens* from Indo-China and the Malayan peninsula. – In: Bulletin of Miscellaneous Information. Vol. 1. Royal Gardens. P. 1–12.
- Hooker J.D. 1911. Balsaminaceae. – In: Flore Generale de l'Indo-Chine. Vol. 1. P. 611–629.
- Nguyen S.K., Tong Y.H., Xia N.H. 2018. *Impatiens napoensis* (Balsaminaceae): a newly recorded species for the

- flora of Vietnam. — Journal of Tropical and Subtropical Botany. 26: 545–548.
- Nguyen T.B. 2003. *Balsaminaceae* — In: Checklist of Plant Species of Vietnam. Vol. 2. Hanoi. P. 1047–1051 (in Vietn.).
- Panday S., Sinha B.K., Karmakar P. 2014. *Impatiens monticola* (Balsaminaceae): a new distributional record for India. — NeBIO. 5 (6): 31–33.
- Pham H.H. 2003. An illustrated Flora of Vietnam. Vol. 2. Ho Chi Minh, Vietnam. P. 298–306.
- Pham T.T., Do V.T., Nguyen T.T., Phung T.T., Pham V.T. 2019. *Impatiens siculifer* (Balsaminaceae): a New Record for the Flora of Vietnam. — Acta Phytotaxonomica et Geobotanica. 70: 63–66.
- Shui Y.M., Janssens S., Huang S.H., Chen W.H., Yang Z.G. 2011. Three new species of *Impatiens* L. from China and Vietnam: preparation of flowers and morphology of pollen and seeds. — Syst. Bot. 36 (2): 428–439. <https://doi.org/10.1600/036364411X569615>
- Song Y., Yuan Y.M., Kupfer P. 2003. Chromosomal evolution in Balsaminaceae, with cytological observations on 45 species from Southeast Asia. — Caryologia 56: 463–481. <https://doi.org/10.1080/00087114.2003.10589359>
- Tardieu B.M. 1944. Les *Impatiens* d'Indochine, repartition, affinités et description d'espèces nouvelles. — Notulae Systematicae. 11: 169–185.
- Vu T.C., Nguyen T.T.H., Bui H.Q., Suksathan P. 2015. A new record of *Impatiens kamtilongensis* Toppin (Balsaminaceae) for Vietnam flora. — J. Biol. (Tap Chi Sinh Hoc). 37 (3): 332–335.
- Yuan Y.M., Song Y., Geuten K., Rahelivololona E., Wohlhauser S., Fischer E., Smets E., Kúpfer P. 2004. Phylogeny and biogeography of Balsaminaceae inferred from ITS sequence data. — Taxon. 53: 391–403. <https://doi.org/10.2307/4135617>

IMPATIENS MONTICOLA (BALSAMINACEAE), НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

**Cuong Huu Nguyen^{a,b,#}, Л. В. Аверьянов^{c,##},
А. А. Егоров^{d,###}, Ly Van Nguyen^{b,####}**

^a Санкт-Петербургский государственный университет
Institute Str., 5, St. Petersburg, 194021, Russia

^b Вьетнамский национальный университет лесоводства,
Ханой, Вьетнам

^c Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, д. 2, г. Санкт-Петербург, 197376, Россия

^d Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

[#]e-mail: nguyenhuucuong.tvr@gmail.com

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

^{###}e-mail: a.a.egorov@spbu.ru

^{####}e-mail: lynguyenvnuf@gmail.com

Impatiens monticola Hook.f., вид недотроги, известный ранее только из Китая и Индии, впервые найден в Северном Вьетнаме в заповеднике Та Суа провинции Сон Ла. Эталонные гербарные образцы этого вида, собранные во Вьетнаме, хранятся в гербарии Национального университета лесного хозяйства Вьетнама (VNF) и Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE). Приводится полное морфологическое описание вида, сопровождающееся цветными фотографиями и новыми данными по его экологии и фенологии.

Ключевые слова: Balsaminaceae, *Impatiens*, *I. monticola*, новая находка, Вьетнам