

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 108

7

И Ю Л Ъ



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 108

№ 7

MOSCOW
2023

Founders:

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

Periodicity 12 issues a year

Founded in December 1916

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

Editor-in-Chief

L. V. Averyanov, Doctor of Sciences (Biology)

EDITORIAL BOARD

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

Managing editor M. O. Gongalskaya
Executive editor of the issue I. N. Safronova

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

Moscow

2023

СОДЕРЖАНИЕ

Том 108, номер 7, 2023

СООБЩЕНИЯ

Стоматоциты золотистых водорослей (Chrysophyta) водоемов национального парка “Бузулукский бор” (юго-восток европейской части России)	
<i>М. Е. Игнатенко, Т. Н. Яценко-Степанова</i>	617
Харовые водоросли (Charales, Characeae) Республики Башкортостан (Южный Урал)	
<i>Р. Е. Романов, Ш. Р. Абдуллин</i>	628
Мхи лесных болот юга Западной Сибири	
<i>О. Ю. Писаренко</i>	641
Развитие сплавинных карстовых болот на северо-востоке Среднерусской возвышенности и аккумуляция углерода в торфяных залежах	
<i>Е. М. Волкова, О. А. Леонова, Д. В. Зацаринная</i>	656
Условия произрастания и семенная продуктивность <i>Pinguicula vulgaris</i> (Lentibulariaceae) в Ленинградской области	
<i>Л. А. Николаева (Пушкарева), Т. М. Королева, Г. Е. Тумова</i>	670
Significance of coordination between stem xylem traits and leaf gas exchange parameters during adaptation formation in some boreal species of Karelia	
<i>V. B. Pridacha, T. V. Tarelkina, Ya. A. Neronova, and N. V. Tumanik</i>	690

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Гидробиотаник Борис Федорович Свириденко (к 70-летию со дня рождения)	
<i>О. Е. Токарь, А. Н. Ефремов, Н. В. Пликина, Ю. С. Мамонтов, К. С. Евженко</i>	709

Contents

Vol. 108, No. 7, 2023

COMMUNICATIONS

- Chrysophycean stomatocysts (Chrysophyta) in the reservoirs
of the Buzulukskii Bor National Park (southeastern European part of Russia)
M. E. Ignatenko, T. N. Yatsenko-Stepanova 617
- Charophytes (Charales, Characeae) of the Republic of Bashkortostan (South Ural)
R. E. Romanov, Sh. R. Abdullin 628
- Mosses of forest swamps in the southern West Siberia
O. Yu. Pisarenko 641
- Development of floating karst mires in the north-eastern part of the Middle Russian Upland,
and carbon accumulation in peat deposits
E. M. Volkova, O. A. Leonova, D. V. Zatsarinnaya 656
- Growing conditions and seed productivity of *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae)
in Leningrad Region
L. A. Nikolaeva (Pushkareva), T. M. Koroleva, G. E. Titova 670
- Significance of coordination between stem xylem traits and leaf gas exchange parameters
during adaptation formation in some boreal species of Karelia
V. B. Pridacha, T. V. Tarelkina, Ya. A. Neronova, N. V. Tumanik 690
-

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

- Hydrobotanist Boris Fedorovich Sviridenko (on the 70th anniversary)
O. E. Tokar, A. N. Efremov, N. V. Plikina, Yu. S. Mamontov, K. S. Evzhenko 709
-

СТОМАТОЦИСТЫ ЗОЛОТИСТЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (CHRYSORPHYTA) ВОДОЕМОВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА “БУЗУЛУКСКИЙ БОР” (ЮГО-ВОСТОК ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ)

© 2023 г. М. Е. Игнатенко^{1,*}, Т. Н. Яценко-Степанова^{1,**}

¹Институт клеточного и внутриклеточного симбиоза УрО РАН,
Оренбургский федеральный исследовательский центр
ул. Пионерская, 11, Оренбург, 460000, Россия

*e-mail: ignatenko_me@mail.ru

**e-mail: yacenkostn@gmail.com

Поступила в редакцию 05.12.2022 г.

После доработки 25.06.2023 г.

Принята к публикации 05.07.2023 г.

Представлены сведения о разнообразии стоматоцист золотистых водорослей водоемов национального парка “Бузулукский бор”, расположенного в Оренбургской и Самарской областях (юго-восток европейской части России). Выявлены 10 морфотипов стоматоцист, из которых стоматоциста 67, Van de Vijver et Beyens, 2000 впервые зарегистрирована на территории России и в третий раз в мире; для стоматоцисты 271, Gilbert et Smol in Gilbert et al., 1997 указано второе местонахождение в мире, ее первая находка также зарегистрирована на территории России. Для всех обнаруженных стоматоцист приводятся описания, микрофотографии и данные по их местонахождению. Полученные результаты дополняют сведения об экологии, ареалах и видовом богатстве золотистых водорослей России.

Ключевые слова: стоматоцисты, морфотип, Chrysophyta, сканирующая электронная микроскопия

DOI: 10.31857/S0006813623070025, **EDN:** EPJCSF

Chrysophyta — монофилетическая линия одноклеточных или колониальных гетероконтных водорослей, объединяющая около 1200 видов (Kristiansen, Škaloud, 2017). Они населяют пресноводные, солоновато-водные и морские местообитания (Němcová et al., 2016; Kristiansen, Škaloud, 2017; Gusev et al., 2020). Отличительной особенностью хризифитовых водорослей является способность к формированию в ответ на неблагоприятные условия окружающей среды эндогенных кремнистых стадий покоя — стоматоцист. Исследование стоматоцист Chrysophyta является важным направлением в изучении биоразнообразия данной группы водорослей, их экологии и биогеографии (Voloshko, 2016; Pang, Van de Vijver, 2021). Стоматоцисты широко используются и в палеоэкологических исследованиях в качестве индикаторов, демонстрирующих чувствительность к изменениям климата, pH воды, электропроводности, трофического статуса водоема, глубины залегания грунтовых вод (Bai et al., 2018; Pang, Van de Vijver, 2021).

Морфологическое разнообразие стоматоцист изучается по всему миру (Zeeb, Smol, 1993; Duff et al., 1995; Brown et al., 1997; Vorobyova et al., 1996;

Van de Vijver, Beyens, 2000; Cabała, Piątek, 2004; Piątek, Piątek, 2005, 2008; Wołowski et al., 2011, 2013; Pang, Wang, 2014; Pang, Van de Vijver, 2021). В России подобные исследования имеют фрагментарный характер. На сегодняшний день есть сведения о стоматоцистах лишь нескольких регионов, в том числе из Мурманской, Ярославской (Kapustin, Kapustina, 2018), Ленинградской (Voloshko, 2016; Shadrina, 2019, 2021), Вологодской (Kapustin et al., 2016), Челябинской (Snitko et al., 2018, 2019), Оренбургской (Ignatenko, Yatsenko-Stepanova, 2022; Ignatenko et al., 2022), Омской (Bazhenova et al., 2012; Bazhenova, Igoshkina, 2020; Bazhenova, 2021; Bazhenova, Kapustin, 2021), Иркутской (Vorobyova et al., 1996; Firsova, Likhoshway, 2006; Firsova et al., 2017) областей, Красноярского края (Firsova et al., 2019), республики Коми (Kapustin et al., 2019), Алтая (Bazhenova et al., 2012; Mitrofanova, 2018), Якутии (Gilbert et al., 1997; Firsova et al., 2020) и Бурятии (Firsova, Likhoshway, 2006; Firsova et al., 2017, 2018), города Санкт-Петербурга (Shadrina, Safronova, 2020).

Данная работа посвящена изучению стоматоцист Chrysophyta водоемов ФГБУ национальный парк “Бузулукский бор”, расположенного на тер-

Таблица 1. Характеристика точек сбора проб
Table 1. Characterization of sampling localities

№ пробы Sample number	Дата Date	Местоположение Locality	Координаты Coordinates	T, °C	pH	Соленость, ‰ Salinity, ‰
1	10.06.2020	пойменный водоем р. Колтубанка у пос. Лесной Самарской обл., официальное географическое название отсутствует Floodplain reservoir of the Koltubanka River near Lesnoi settlement, Samara Region; without an official placename	53°2'15.61"N, 51°54'2.25"E	18.2	7.35	0.213
2	11.06.2020	озеро Светлейшее, Оренбургская обл. Svetleishee Lake, Orenburg Region	53°0'6.42"N, 52°13'36.67"E	19.4	6.93	0.341
3	14.06.2020	зарастающее озеро в Самарской обл., официальное географическое название отсутствует Overgrown lake in the Samara Region; without an official placename	52°59'11.51"N, 51°59'55.97"E	19.1	7.81	0.259

ритории Оренбургской и Самарской областей (юго-восток европейской части России).

Национальный парк “Бузулукский бор” был образован в 2007 г. в целях сохранения и восстановления уникальных природных комплексов. Общая площадь парка составляет 106788,3 га. Возраст бора примерно 13000–14000 лет (Chibilev, 2000).

История исследования района Бузулукского бора насчитывает более чем 250 лет. На сегодняшний день изучены его геолого-геоморфологические, ландшафтные и климатические особенности, гидрогеологические условия, почвенный покров, флора и растительность, животный мир (Kin, 2009). Однако исследований автотрофных микроорганизмов водоемов Бузулукского бора ранее не проводилось, что и определило актуальность настоящей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили отобранные в июне 2020 г. пробы воды, обрастаний камней и выжимок из высшей водной растительности из трех водоемов, расположенных на территории национального парка “Бузулукский бор” (табл. 1). Исследованные водоемы представляют собой малые по размерам и глубине (преобладающие глубины 30–50 см), зарастающие высшей водной растительностью озерца. В процессе сбора материала температуру воды и ее кислотность (pH) измеряли с помощью портативного анализатора pH/°C HI98127 (Hanna Instruments, Inc., USA), соленость — анализатором лабораторным серии АНИОН 4100 (Россия). Пробы фиксировали, добавляя 40%-ный раствор формальдегида.

При камеральной обработке собранных проб аликвоту сконцентрированного седиментационным методом образца отмывали от фиксатора дистиллированной водой с помощью центрифуги Microspin 12 (трехкратное центрифугирование при 3000 об./мин, 5 мин), наносили на СЭМ-столики и высушивали при комнатной температуре. Далее напыляли золотом с использованием ионно-плазменной напылительной установки Quorum Q150R S plus. Морфологию стоматоцист изучали с помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) на микроскопе Tescan Mira3 в Центре выявления и поддержки одаренных детей “Гагарин”, Оренбургская область.

Стоматоцисты идентифицировали с использованием атласов (Duff et al., 1995; Wilkinson et al., 2001; Firsova, Likhoshway, 2006; Bazhenova, 2021), статей (Zeeb, Smol, 1993; Brown et al., 1997; Vorobyova et al., 1996; Van de Vijver, Beyens, 2000; Cabała, Piątek, 2004; Piątek, Piątek, 2005, 2008; Wołowski et al., 2011, 2013; Pang, Wang, 2014; и др.) и монографий (Pla, 2001; Pang, Wang, 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований в водоемах национального парка “Бузулукский бор” зарегистрировано 10 морфотипов стоматоцист золотистых водорослей, перечень которых приводится ниже:

1. Неорнаментированные стоматоцисты

Стоматоциста 1, Duff et Smol emend. Zeeb et Smol, 1993 (рис. 1, 1, 2).

Видовая принадлежность: неизвестна.

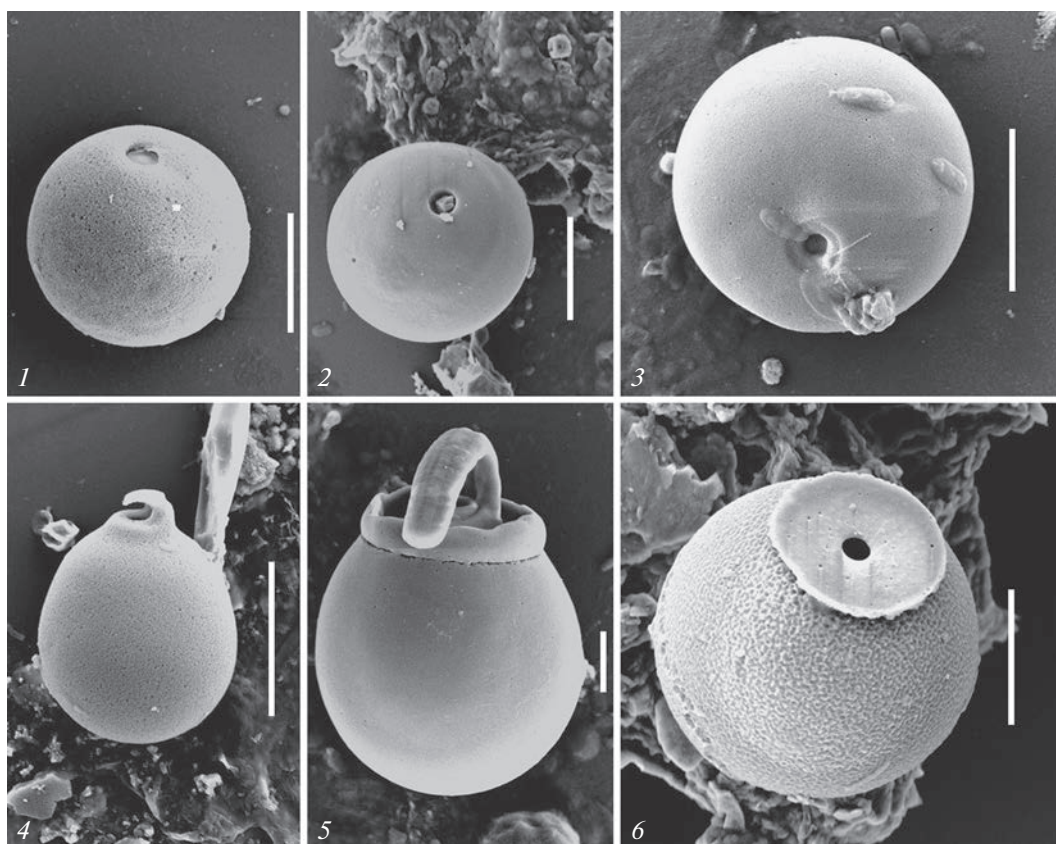


Рис. 1. Стоматоцисты с неорнаментированной поверхностью, выявленные в водоемах национального парка “Бузулукский бор” (СЭМ): 1, 2 – стоматоциста 1, Duff et Smol emend. Zeeb et Smol, 1993; 3 – стоматоциста 49, Duff et Smol, 1991 emend. Zeeb et Smol, 1993; 4 – стоматоциста 134, Duff et Smol in Duff et al., 1992; 5 – стоматоциста 135, Duff et Smol in Duff et al., 1992; 6 – стоматоциста 271, Gilbert et Smol in Gilbert et al., 1997. Масштабная линейка: 1–4, 6 – 5 мкм, 5 – 2 мкм.

Fig. 1. Unornamented stomatocysts observed in the reservoirs of the Buzulukskii Bor National Park (SEM): 1, 2 – stomatocyst 1, Duff et Smol emend. Zeeb et Smol, 1993; 3 – stomatocyst 49, Duff et Smol, 1991 emend. Zeeb et Smol, 1993; 4 – stomatocyst 134, Duff et Smol in Duff et al., 1992; 5 – stomatocyst 135, Duff et Smol in Duff et al., 1992; 6 – stomatocyst 271, Gilbert et Smol in Gilbert et al., 1997. Scale bar: 1–4, 6 – 5 μm , 5 – 2 μm .

Местонахождение: пробы № 1, № 3.

Количество наблюдаемых экземпляров: 9.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 7.5–9.9 мкм, с правильной порой 0.8–1.4 мкм в диам. Воротничок отсутствует. Поверхность стоматоцисты гладкая или микротекстурированная.

Распространение: Канада, США (Duff et al., 1995), испанская часть Пиренеев (Pla, 2001), Польша (Cabała, 2002; Wołowski et al., 2013), Россия (Firsova, Likhoshway, 2006; Voloshko, 2016; Firsova et al., 2019; Bazhenova, 2021), Китай (Pang, Wang, 2017; Bai et al., 2018), Камерун (Piątek, 2017), Остров Южная Георгия (Van de Vijver, Beyens, 1997).

Ранее К.Е. Duff и J.P. Smol (Duff, Smol, 1988) из отложений олиготрофного озера на острове Элсмир (Арктика) описали три морфотипа неорнаментированных сферических стоматоцист: стоматоциста 1, 9 и 15. Эти морфотипы позднее были переописаны (Zeeb, Smol, 1993). Указанные

выше стоматоцисты морфологически идентичны, отличия между ними определяются лишь морфометрическими признаками: диаметр цисты и поры и соотношение диаметра поры к диаметру цисты. Китайские исследователи (Pang, Wang, 2014) впоследствии посчитали подобные различия незначительными и объединили данные морфотипы в один – стоматоциста 1, Duff et Smol emend. Zeeb et Smol, 1993, расширив его диагноз. В виду вышесказанного, обнаруженные нами стоматоцисты соответствующей морфологии были идентифицированы как стоматоциста 1, Duff et Smol emend. Zeeb et Smol, 1993 согласно последней публикации (Pang, Wang, 2017).

**Стоматоциста 49, Duff et Smol, 1991 emend.
Zeeb et Smol, 1993 (рис. 1, 3).**

Видовая принадлежность: *Chrysosphaerella longispina* Lauterborn (Pang, Wang, 2017).

Местонахождение: проба № 3.

Количество наблюдаемых экземпляров: 3.

Описание: стоматоциста сферическая, 9.5–10.0 мкм в диам. Пора вогнутая (внешний диам. 1.7–1.8 мкм, внутренний диам. 0.8 мкм), окруженная вздутым псевдоаннулюсом. Воротничок отсутствует. Поверхность стоматоцисты гладкая.

Распространение: Канада, США (Duff et al., 1995), испанская часть Пиренеев (Pla, 2001), Польша (Cabała, 2002; Piątek, 2007), Румыния (Soróczki-Pintér et al., 2014), Россия (Voloshko, 2016; Shadrina, Safronova, 2020; Bazhenova, 2021), Китай (Pang, Wang, 2017), Остров Южная Георгия (Van de Vijver, Beyens, 1997).

Стоматоциста 134, Duff et Smol in Duff et al., 1992 (рис. 1, 4).

Видовая принадлежность: неизвестна.

Местонахождение: проба № 3.

Количество наблюдаемых экземпляров: 1.

Описание: стоматоциста почти сферической формы, 6.57 мкм × 6.65 мкм. Воротничок конический (апикальный диам. 2.0 мкм, выс. 0.5 мкм), с загнутым выступом. Пора не наблюдалась. Поверхность стоматоцисты гладкая.

Распространение: Канада, архипелаг Кергелен (Duff et al., 1995), Польша (Cabała, 2002), Россия (Gilbert et al., 1997), Китай (Pang, Wang, 2017; Bai et al., 2018).

Стоматоциста 135, Duff et Smol in Duff et al., 1992 (рис. 1, 5).

Видовая принадлежность: неизвестна.

Местонахождение: пробы № 1, № 3.

Количество наблюдаемых экземпляров: 16.

Описание: стоматоциста от овальной до почти сферической формы, 8.1–11.0 мкм × 6.7–9.5 мкм в диам. Отличается сложным строением воротничка. Пору окружает первичный конический воротничок 1.1–1.4 мкм в диам. Вторичный воротничок (диам. 2.4–2.7 мкм, выс. 0.9–1.1 мкм) имеет выступ, загибающийся внутрь и нависающий над порой. Третичный воротничок широкий (диам. 4.4–7.8 мкм, выс. 0.6–1.3 мкм), с ровным или волнистым краем. Третичный воротничок отделен от вторичного плоским аннулюсом шир. 1.6–1.9 мкм. Поверхность стоматоцисты гладкая.

Распространение: архипелаг Кергелен (Duff et al., 1995), США (Zeeb, Smol, 1993; Duff et al., 1995; Wołowski et al., 2011), Канада (Duff et al., 1995; Brown et al., 1997), Аргентина, Германия, Испания (Duff et al., 1995), Италия (Pang, Van de Vijver, 2021), Румыния (Soróczki-Pintér et al., 2014),

Польша (Piątek, Piątek, 2008), Украина (Kapustin, 2013), Россия (Gilbert et al., 1997; Firsova et al., 2018; Bazhenova, 2021; Ignatenko, Yatsenko-Stepanova, 2022; Ignatenko et al., 2022), Китай (Pang, Wang, 2014, 2017; Bai et al., 2018).

Стоматоциста 271, Gilbert et Smol in Gilbert et al., 1997 (рис. 1, 6).

Видовая принадлежность: неизвестна.

Местонахождение: проба № 1.

Количество наблюдаемых экземпляров: 1.

Описание: стоматоциста сферической формы, диам. 12.0 мкм. Воротничок очень низкий, цилиндрический, с широким плоским апексом. Апикальный диам. воротничка 7.0 мкм. Воротничок окружает правильную пору диам. 1.0 мкм. Поверхность стоматоцисты микротекстурированная.

Распространение: впервые этот морфотип был описан из торфяного керна в бассейне р. Лены на северо-востоке Сибири, Россия (Gilbert et al., 1997). В настоящем исследовании зафиксирована вторая находка стоматоцисты 271, Gilbert et Smol in Gilbert et al., 1997. Следует отметить, что на сегодняшний день указанный морфотип зарегистрирован только на территории России.

Найденный экземпляр соответствует протологу (Gilbert et al., 1997), отличаясь чуть меньшим диаметром поры (1.0 мкм против 1.2 мкм, соответственно).

II. Орнаментированные стоматоцисты

Стоматоциста 67, Van de Vijver et Beyens, 2000 (рис. 2, 1–3).

Видовая принадлежность: неизвестна.

Местонахождение: проба № 2.

Количество наблюдаемых экземпляров: 22.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 5.1–5.9 мкм со сложным воротничком. Первичный воротничок конический, диам. 0.89–1.14 мкм, окружает правильную пору диам. 0.44 мкм. Вокруг поры имеется вздутый псевдоаннулюс. Пору закрывает пробочка 0.52–0.74 мкм в диам. Вторичный воротничок цилиндрический (диам. 1.1–1.7 мкм и выс. 0.17–0.26 мкм). Поверхность стоматоцисты орнаментирована короткими шипиками.

Распространение: впервые данный морфотип был описан из водоема в районе залива Стромнесс (Strømness Bay), в северо-восточной части субантарктического острова Южная Георгия (South Georgia) (Van de Vijver, Beyens, 2000). Позднее он был зарегистрирован в водной выжимке из *Sphagnum* spp. из торфяного болота Татранского национального парка (Tatra National Park) Польши (Cabała, Piątek, 2004). Обнаруженные нами в национальном парке “Бузулукский бор” экзем-

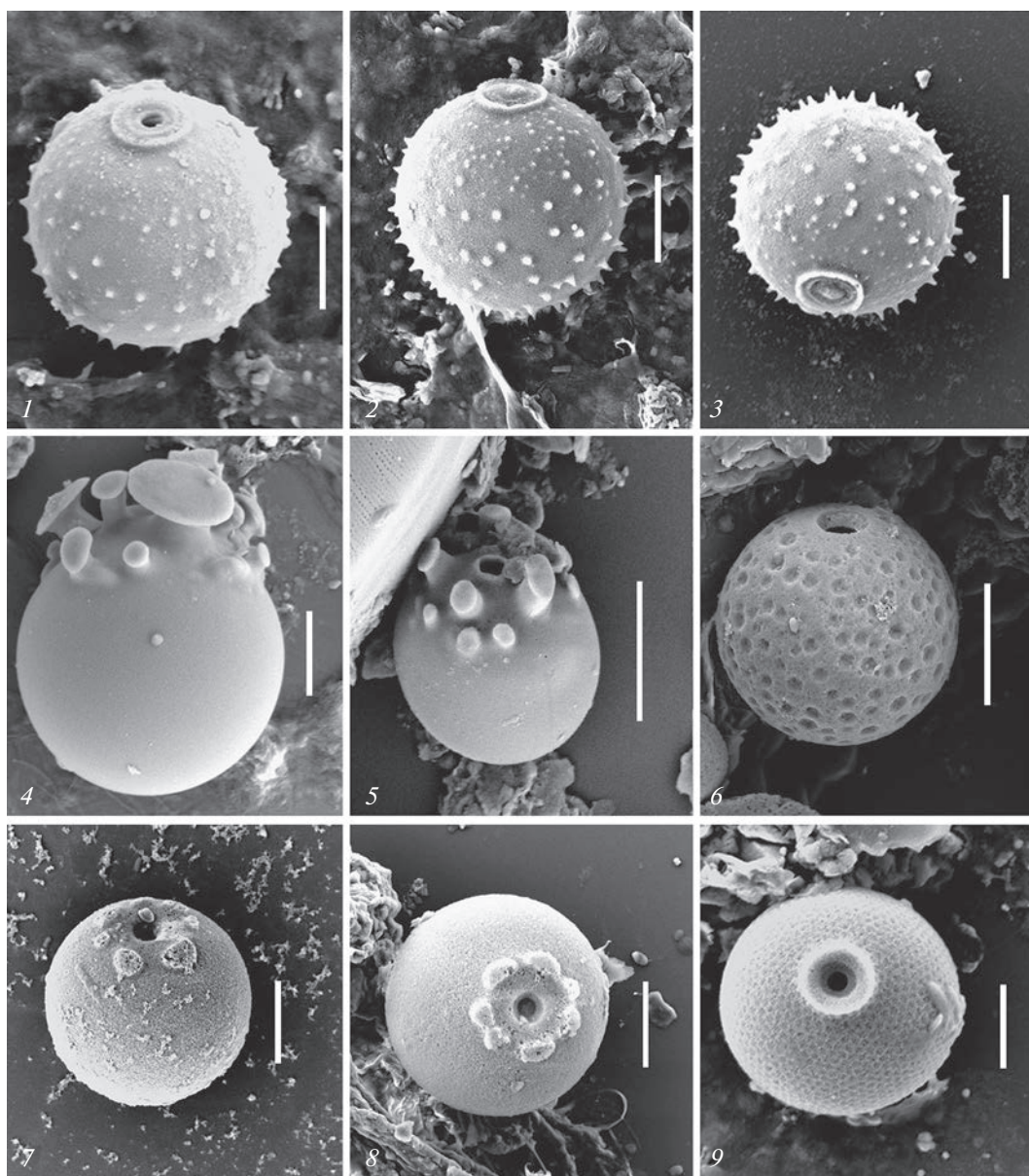


Рис. 2. Стоматоцисты с орнаментированной поверхностью, выявленные в водоемах национального парка “Бузулукский бор” (СЭМ): 1–3 – стоматоциста 67, Van de Vijver et Beyens, 2000; 4, 5 – стоматоциста 136, Duff et Smol in Duff et al., 1992 emend. Gilbert et Smol in Gilbert et al., 1997, *forma A*; 6 – стоматоциста 300, Gilbert et Smol in Gilbert et al., 1997; 7, 8 – стоматоциста 205, Duff et Smol, 1994; 9 – стоматоциста 11, Vorobyova et al., 1996. Масштабная линейка: 1–4, 9 – 2 мкм, 5–8 – 5 мкм.

Fig. 2. Ornamented stomatocysts observed in the reservoirs of the Buzulukskii Bor National Park (SEM): 1–3 – stomatocyst 67, Van de Vijver et Beyens, 2000; 4, 5 – stomatocyst 136, Duff et Smol in Duff et al., 1992 emend. Gilbert et Smol in Gilbert et al., 1997, *forma A*; 6 – stomatocyst 300, Gilbert et Smol in Gilbert et al., 1997; 7, 8 – stomatocyst 205, Duff et Smol, 1994; 9 – stomatocyst 11, Vorobyova et al., 1996. Scale bar: 1–4, 9 – 2 мкм, 5–8 – 5 мкм.

пляры стоматоцисты 67, Van de Vijver et Beyens, 2000 на сегодняшний день являются третьей находкой в мире и первой в России.

Морфология выявленных в данном исследовании экземпляров стоматоцисты 67, Van de Vijver et Beyens, 2000, в целом, соответствует протологу (Van de Vijver, Beyens, 2000). Исключение состав-

ляет наличие вздутого псевдоаннулуса вокруг поры (в диагнозе морфотипа наличие псевдоаннулуса авторами не указано). Присутствие псевдоаннулуса отмечают также J. Cabała и M. Piątek (Cabała, Piątek, 2004), описывая стоматоцисту 67, Van de Vijver et Beyens, 2000 из торфяного болота Татранского национального парка.

***Стоматоциста 136, Duff et Smol in Duff et al., 1992 emend. Gilbert et Smol in Gilbert et al., 1997, forma A* (рис. 2, 4, 5).**

Видовая принадлежность: неизвестна.

Местонахождение: пробы № 1, № 3.

Количество наблюдаемых экземпляров: 5.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 6.7–7.5 мкм. Пора 0.8 мкм в диам., окружена низким коническим воротничком, вокруг которого расположены 4 и более выступов с уплощенными круглыми вершинами, а также ряд выступов аналогичной формы, но меньшего размера. Поверхность стоматоцисты гладкая.

Распространение: архипелаг Кергелен, США, Канада (Duff et al., 1995), Италия (Pang, Van de Vijver, 2021), Польша (Piątek, Piątek, 2008), Румыния (Soróczki-Pintér et al., 2014), Россия (Gilbert et al., 1997; Bazhenova, 2021; Ignatenko, Yatsenko-Stepanova, 2022; Ignatenko et al., 2022), Китай (Pang, Wang, 2017; Bai et al., 2018).

Известны две формы стоматоцисты 136, Duff et Smol in Duff et al., 1992 emend. Gilbert et Smol in Gilbert et al., 1997, различия между ними определяются морфологией выступов. *Forma A* имеет ряд из длинных, изогнутых, уплощенных, с круглыми вершинами выступов, а также ряд выступов аналогичной формы, но меньшего размера; *forma B* характеризуется наличием длинных, загнутых внутрь выступов, не имеющих уплощенных, круглых вершин. Отмечено, что обе формы обнаруживают в сходных экологических условиях (Gilbert et al., 1997; Wilkinson et al., 2001). Однако, анализ литературных данных показал, что *forma A* имеет более широкое распространение (Duff et al., 1995; Piątek, Piątek, 2008; Pang, Wang, 2014; Bai et al., 2018; Pang, Van de Vijver, 2021), чем *forma B* (Gilbert et al., 1997; Ignatenko, Yatsenko-Stepanova, 2022).

***Стоматоциста 300, Gilbert et Smol in Gilbert et al., 1997* (рис. 2, 6).**

Видовая принадлежность: неизвестна.

Местонахождение: проба № 1.

Количество наблюдаемых экземпляров: 1.

Описание: стоматоциста сферическая, 10.1 мкм в диам. Пора коническая. Внешний диам. поры 2.25 мкм, внутренний диам. 1.3 мкм. Поверхность стоматоцисты покрыта округлыми углублениями различного размера.

Распространение: архипелаг Шпицберген (Betts-Piper et al., 2004), Россия (Gilbert et al., 1997; Ignatenko et al., 2022), Китай (Pang, Wang, 2014; 2017).

Найденный нами экземпляр по размерам цисты и морфологии поры отличается от протолога (10.1 мкм против 8.7–9.4 мкм и коническая пора против правильной поры соответственно). В тоже

время, необходимо отметить, что в водоемах Китая (Pang, Wang, 2017) также были обнаружены экземпляры стоматоцисты 300, Gilbert et Smol in Gilbert et al., 1997 с конической порой и диаметром цисты, значительно превосходящим размеры, указанные в протологе (8.3–13.3 мкм). Однако от последних обнаруженная нами стоматоциста отличается большим диаметром поры (внешний диам. поры 2.25 мкм, внутренний диам. 1.3 мкм против 1.0–1.4 мкм и 0.5–0.7 мкм, соответственно).

***Стоматоциста 205, Duff et Smol, 1994* (рис. 2, 7, 8).**

Видовая принадлежность: неизвестна.

Местонахождение: проба № 1.

Количество наблюдаемых экземпляров: 2.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 12.7–13.9 мкм. Пора коническая. Внутренний диам. поры 1.1 мкм, внешний диам. 1.7–1.9 мкм. На расстоянии 0.9–1.5 мкм от поры в виде кольца расположены 7 выростов неправильной формы. Поверхность стоматоцисты гладкая или микро-текстурированная.

Распространение: США, Канада, Аргентина, Польша (Duff et al., 1995); Россия (Bazhenova, 2021; Ignatenko, Yatsenko-Stepanova, 2022; Ignatenko et al., 2022).

***Стоматоциста 11, Vorobyova et al., 1996* (рис. 2, 9).**

Видовая принадлежность: неизвестна.

Местонахождение: проба № 2.

Количество наблюдаемых экземпляров: 2.

Описание: стоматоциста сферическая, диаметром 5.1–5.8 мкм. Воротничок цилиндрический (диам. 1.3–1.8 мкм, выс. 0.3 мкм). Пора диам. 0.4 мкм, окружена плоским псевдоаннулюсом шир. 0.2 мкм. Поверхность стоматоцисты орнаментирована равномерным ретикулумом, сформированным из лакун, края которых образованы тонкими гребнями со слегка закругленными вершинами.

Распространение: Россия (Vorobyova et al., 1996; Ignatenko et al., 2022), Китай (Pang, Wang, 2017). Морфологически сходная циста, описанная как стоматоциста 95, Facher et Schmidt, 1996, отмечена в водоемах Центральной Европы (Facher, Schmidt, 1996).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в водоемах национального парка “Бузулукский бор” нами идентифицировано 10 морфотипов стоматоцист золотистых водорослей (5 — из группы неорнаментированных и 5 —

обладающие орнаментированной поверхностью). Из них стоматоциста 67, Van de Vijver et Beyens, 2000 впервые зарегистрирована на территории России и в третий раз в мире; для стоматоцисты 271, Gilbert et Smol in Gilbert et al., 1997 указано второе местонахождение в мире, обе находки зарегистрированы на территории России. Полученные результаты дополняют сведения об экологии, ареале и видовом богатстве золотистых водорослей России.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность заведующему научным стационаром “Бузулукский бор”, старшему научному сотруднику Института степи Оренбургского федерального исследовательского центра, к.т.н. Павлу Владимировичу Вельмовскому за оказанную помощь в проведении полевых сборов, а также рецензентам за замечания и полезные комментарии, которые позволили улучшить рукопись статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bai X., Bu Z.J., Chen X. 2018. Morphology of Chrysophycean stomatocysts in three peatlands in central China. — *Mires and Peat*. 21: 1–16.
<https://doi.org/10.19189/Map.2018.OMB.350>
- [Bazhenova] Баженова О.П. 2021. Атлас стоматоцист золотистых водорослей из планктона водных объектов Омского Прииртышья. Омск. 122 с.
- [Bazhenova, Igoshkina] Баженова О.П., Игошкина И.Ю. 2020. Разнообразие и особенности формирования стоматоцист хризифит в мелководном эвтрофном водоеме на юге Западной Сибири. — *Биология внутренних вод*. 5: 458–468.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220040051>
- Bazhenova O.P., Kapustin D.A. 2021. New chrysophycean stomatocysts (Chrysophyceae) for Russia from the Omsk Priirtyshye waterbodies. — *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 55(1): 7–18.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.1.7>
- Bazhenova O.P., Mitrofanova E.Yu., Shakhov V.E. 2012. Stomatocysts of Chrysophyte algae from bodies of water in territory near Irtysh River in Omsk Region and Lake Teletskoe in Gorny Altai, Russia. — *Contemporary Problems of Ecology*. 5 (4): 423–429.
<https://doi.org/10.1134/S1995425512040026>
- Betts-Piper A.M., Zeeb B.A., Smol J.P. 2004. Distribution and autecology of chrysophyte cysts from high Arctic Svalbard lakes: preliminary evidence of recent environmental change. — *J. Paleolimnol.* 31: 467–481.
<https://doi.org/10.1023/B:JOPL.0000022546.21996.41>
- Brown K.M., Zeeb B.A., Smol J.P., Pienitz, R. 1997. Taxonomic and ecological characterization of chrysophyte stomatocysts from northwestern Canada. — *Can. J. Bot.* 75: 842–863.
<https://doi.org/10.1139/b97-094>
- Cabała J. 2002. Chrysophyceae stomatocysts from Budzyn Peat Bog (Kraków-Częstochowa Upland, Poland). — *Polish Bot. J.* 47 (1): 21–35.
- Cabała J., Piątek M. 2004. Chrysophycean stomatocysts from the Staw Toporowy Nizni lake (Tatra National Park, Poland). — *Ann. Limnol. Int. J. Limnol.* 40(2): 149–165.
<https://doi.org/10.1051/limn/2004013>
- [Chibilev] Чибилев А.А. 2000. Оренбуржье: энциклопедия: в 2 т. Т. 1: Природа. Калуга. 192 с.
- Duff K.E., Smol J.P. 1988. Chrysophycean stomatocysts from postglacial sediments of a High Arctic lake. — *Can. J. Bot.* 66: 1117–1128.
<https://doi.org/10.1139/b88-160>
- Duff K.E., Zeeb B.A., Smol J.P. 1995. *Atlas of Chrysophycean Cysts*. Dordrecht, Netherlands. 189 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0809-8>
- Facher E., Schmidt R. 1996. A siliceous chrysophycean cyst-based pH transfer function for Central European lakes. — *J. Paleolimnol.* 16: 275–321.
<https://doi.org/10.1007/BF00207575>
- Firsova A.D., Bessudova A.Y., Kopyrina L.I., Likhoshway Y.V. 2020. Chrysophycean stomatocysts from two unique lakes of Yakutia (Russia). — *Phytotaxa*. 474 (3): 197–217.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.474.3.1>
- [Firsova et al.] Фирсова А.Д., Бессудова А.Ю., Лихошвай Е.В. 2017. Новые данные о стоматоцистах хризифитовых из озера Байкал. — *Acta Biologica Sibirica*. 3 (4): 113–122.
<https://doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637>
- [Firsova et al.] Фирсова А.Д., Бессудова А.Ю., Лихошвай Е.В. 2018. Стоматоцисты хризифитовых в притоках северной оконечности озера Байкал. — *Acta Biologica Sibirica*. 4 (4): 25–44.
<https://doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Zhychenko N.A., Istomina N.A., Sezko N.P., Likhoshway Ye.V. 2019. Stomatocyst diversity in the first years of the plankton species structure formation in Reservoir of Hydropower Plants (Boguchany Reservoir, Russia). — *Phytotaxa*. 424 (1): 18–32.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.424.1.2>
- [Firsova, Likhoshway] Фирсова А.Д., Лихошвай Е.В. 2006. Атлас цист хризифитовых водорослей озера Байкал. Новосибирск. 148 с.
- Gilbert S., Zeeb B.A., Smol J.P. 1997. Chrysophyte stomatocyst flora from a forest peat core in the Lena River Region, northeastern Siberia. — *Nova Hedwigia*. 64: 311–352.
- [Gusev et al.] Гусев Е.С., Гусаков В.А., Гусева Е.Е., Куликовский М.С., Цветков А.И., Динь К.Н. 2020. Флора золотистых водорослей (Chrysophyceae: Synurales, Paraphysomonadales). — *Биология внутренних вод*. 4: 325–333.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220030080>
- [Ignatenko, Yatsenko-Stepanova] Игнатенко М.Е., Яценко-Степанова Т.Н. 2022. Разнообразие стоматоцист хризифитовых водорослей (Chrysophyceae) степной зоны Южного Урала. — *Бот. журн.* 107 (2): 149–158.
<https://doi.org/10.31857/S0006813622020053>
- Ignatenko M., Yatsenko-Stepanova T.N., Kapustin D. 2022. Additions to chrysophycean stomatocyst flora from South Urals shallow lake including descriptions of

- three new morphotypes. — *Phytotaxa* 561 (1): 014–026.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.561.1.2>
- [Kapustin] Капустин Д.А. 2013. Водоросли водоемов Полесского природного заповедника (Украина). — *Альгология*. 23 (1): 82–95.
<https://doi.org/10.15407/alg23.01.082>
- Kapustin D.A., Kapustina N.V. 2018. New records of *Chrysococcus furcatus* (Chrysophyceae) in Russia. — *Inland Water Biol.* 11: 384–386.
<https://doi.org/10.1134/S1995082918040090>
- Kapustin D.A., Philippov D.A., Gusev E.S. 2016. Four new chrysophycean stomatocysts with true complex collar from the Shichenskoe raised bog in Central Russia. — *Phytotaxa*. 288 (3): 285–290.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.288.3.10>
- Kapustin D., Sterlyagova I., Patova E. 2019. Morphology of *Chrysastrella paradoxa* stomatocysts from the Subpolar Urals (Russia) with comments on related morphotypes. — *Phytotaxa*. 402 (6): 295–300.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.402.6.4>
- [Kin] Кин Н.О. 2009. Флора Бузулукского бора (сосудистые растения). — Труды научного стационара филиала Института степи УрО РАН “Бузулукский бор”. Том II. Екатеринбург. 283 с.
- Kristiansen J., Škaloud P. 2017. Chrysophyta. — In: *Handbook of the Protists*. Switzerland: Springer International Publishing. P. 331–366.
- Mitrofanova E.Yu. 2018. Phytoplankton of Lake Teletskoye (Altai, Russia): features of development and long-term dynamics. — *Russian Journal of Ecology*. 49 (2): 180–185.
<https://doi.org/10.1134/S1067413618010101>
- Němcová Y., Pusztai M., Škaloudová M., Neustupa J. 2016. Silica-scaled chrysophytes (Stramenopiles, Ochrophyta) along a salinity gradient: a case study from the Gulf of Bothnia western shore (northern Europe). — *Hydrobiologia*. 764: 187–197.
<https://doi.org/10.1007/s10750-015-2424-9>
- Pang W., Wang Q. 2014. Chrysophycean stomatocysts from the Aershan Geological Park (Inner Mongolia), China. — *Phytotaxa*. 187 (1): 1–92.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.187.1.1>
- Pang W., Wang Q. 2017. Chrysophycean stomatocysts from the Da Hinggan Mountains. Beijing. 253 pp.
- Pang W., Van de Vijver B. 2021. Freshwater chrysophycean stomatocysts from Monte Lauro (Buccheri, Sicily, Italy). — *Phytotaxa*. 494 (2): 177–192.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.494.2.1>
- Piątek J. 2007. Chrysophyte stomatocysts from sediments in a man-made water reservoir in central Poland. — *Ann. Bot. Fennici*. 44: 186–193.
- Piątek J. 2017. A morphotype-rich assemblage of chrysophycean stomatocysts in mountain lakes in the Cameroon Highlands, Africa. — *Cryptogamie, Algologie*. 38 (2): 159–180.
<https://doi.org/10.7872/crya/v38.iss2.2017.159>
- Piątek J., Piątek M. 2005. Chrysophyte stomatocysts of the sulphuric salt marsh in the Owczary Reserve (Central Poland). — *Polish Botanical Journal*. 53 (1): 57–67.
- Piątek J., Piątek M. 2008. Chrysophyte stomatocysts from gypsum damp vegetation in Southern Poland. — *Polish Botanical Journal*. 50 (1): 97–106.
- Pla S. 2001. Chrysophycean cysts from Pirenees. Berlin. 237 p.
- [Shadrina] Шадрина С.Н. 2019. Разнообразие стоматоцист золотистых водорослей (Chrysophyta) Финского залива Балтийского моря. — *Бот. журн.* 104 (5): 684–698.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050120>
- Shadrina S.N. 2021. Three new chrysophycean stomatocysts with long spines from the Gulf of Finland, Baltic Sea. — *Phytotaxa*. 528 (4): 255–260.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.528.4.4>
- [Shadrina, Safronova] Шадрина С.Н., Сафронова Т.В. 2020. Стоматоцисты золотистых водорослей (Chrysophyta) альгофлоры парков Петергофа. — *Бот. журн.* 105(3): 253–262.
<https://doi.org/10.31857/S0006813620030084>
- [Snitko et al.] Снитко Л.В., Снитко В.П., Блинов И.А. 2018. Формирование и морфология стоматоцист золотистых водорослей (Chrysophyceae, Synurophyceae) в планктоне водоемов Южного Урала. — *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*. 11: 114–118.
<https://doi.org/10.17513/mjpf.12460>
- [Snitko et al.] Снитко Л.В., Снитко В.П., Блинов И.А., Волошко Л.Н. 2019. Золотистые водоросли водоемов Южного Урала. I. Род *Chrysosphaerella* (Paraphysomonadaceae). — *Бот. журн.* 104 (4): 587–601.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- Soróczki-Pintér E., Sergiela-Rabes, Magyari E.K., Stenger-Kovács C., Buczkó K. 2014. Late quaternary chrysophycean stomatocysts in a Southern Carpathian mountain lake, including the description of new forms (Romania). — *Phytotaxa*. 170 (3): 169–186.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.170.3.3>
- Van de Vijver B., Beyens L. 1997. The Chrysophyte stomatocyst flora of the moss vegetation from Strernness Bay Area, South Georgia. — *Archiv Fur Protistenkunde Protistenkunde: Protozoen, Algen, Pilze*. 148: 505–520.
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(97\)80026-7](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(97)80026-7)
- Van de Vijver B., Beyens L. 2000. Chrysophycean stomatocysts from freshwater habitats of the Strømness Bay area, South Georgia, Antarctica. — *Can. J. Bot.* 78: 88–97.
- [Voloshko] Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли водоемов Северо-Запада России. Разнообразие стоматоцист. — *Бот. журн.* 101 (11): 1257–1281.
<https://doi.org/10.1134/S0006813616110016>
- Vorobyova S.S., Pomazkina G.V., Baranova E.Y., Likhoshway Ye.V., Sandgren C.D. 1996. Chrysophycean cyst (stomatocysts) from Lake Baikal and Irkutsk Reservoir, Siberia. — *J. Paleolimnol.* 15: 271–277.
<https://doi.org/10.1007/BF00213046>
- Wilkinson A.N., Zeeb B.A., Smol J.P. 2001. Atlas of chrysophycean cysts. II. Dordrecht, Netherlands. 169 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0811-1>

- Wołowski K., Piątek J., Płachno B.J. 2011. Algae and stomatocysts associated with carnivorous plants. First report of chrysophyte stomatocysts from Virginia, USA. — *Phycologia*. 50 (5): 511–519.
<https://doi.org/10.2216/10-94.1>
- Wołowski K., Piątek J., Płachno B.J. 2013. Chrysophyte stomatocysts associated with the carnivorous plants (genus *Utricularia*) from Jeleniak-Mikuliny Nature Reserve. — *International Journal of Oceanography and Hydrobiology*. 42(4): 398–405.
- Zeeb B.A., Smol J.P. 1993. Chrysophyte stomatocyst flora from Elk Lake, Clearwater County, Minnesota. — *Can. J. Bot.* 71: 737–756.
<https://doi.org/10.1139/b93-086>

CHRYSTOPHYCEAN STOMATOCYSTS (CHRYSTOPHYTA) IN THE RESERVOIRS OF THE BUZULUKSKII BOR NATIONAL PARK (SOUTHEASTERN EUROPEAN PART OF RUSSIA)

M. E. Ignatenko^{a,#} and T. N. Yatsenko-Stepanova^{a,##}

^a*Institute for Cellular and Intracellular Symbiosis RAS, Orenburg Federal Research Center
Pionerskaya Str., Orenburg, 460000, Russia*

[#]*e-mail: ignatenko_me@mail.ru*

^{##}*e-mail: yacenkostn@gmail.com*

The data on the diversity of the stomatocysts of Chrysophyta in the reservoirs of the Buzulukskii Bor National Park are presented. The Buzulukskii Bor is located in the Orenburg and Samara Regions, southeastern European part of Russia). Ten morphotypes of the stomatocysts were identified. Among them, the stomatocyst 67, Van de Vijver et Beyens, 2000 was registered in Russia for the first time and for the third time in the world. The second locality in the world was recorded for the stomatocyst 271, Gilbert et Smolin Gilbert et al., 1997; its first find was also registered in Russia. Descriptions, electron microscopical micrographs and data on localities are provided for all revealed stomatocysts. The results complement the data on the ecology, distribution and diversity of Chrysophyta in Russia.

Keywords: stomatocysts, morphotype, Chrysophyta, scanning electron microscopy

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to P.V. Vel'movskii, PhD in Geographical Sciences, senior researcher of the Steppe Institute of the Ural Branch RAS of Orenburg Federal Research Center, Head of the Buzulukskii Bor Scientific Station, for his assistance in conducting field collections. The authors are grateful to the anonymous reviewers for their remarks which improved the manuscript.

REFERENCES

- Bai X., Bu Z.J., Chen X. 2018. Morphology of Chrysophyte stomatocysts in three peatlands in central China. — *Mires and Peat*. 21: 1–16.
<http://dx.doi.org/10.19189/MaP.2018.OMB.350>
- Bazhenova O.P. 2021. Atlas stomatotsyst zolotistyykh vodorosley iz planktona vodnykh obektov Omskogo Priirtyshch'ya [Atlas of stomatocysts of golden algae from the plankton of the Omsk Priirtyshye waterbodies]. Omsk. 122 p. (In Russ.).
- Bazhenova O.P., Igoshkina B.Yu. 2020. Diversity and Peculiarities of the Formation of Stomatocysts of the Chrysophyceae in the Waterbody in the South of Western Siberia. — *Inland Water Biol.* 5: 458–468 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0320965220040051>
- Bazhenova O.P., Kapustin D.A. 2021. New chrysophyte stomatocysts (Chrysophyceae) for Russia from the Omsk Priirtyshye waterbodies. — *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 55 (1): 7–18.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.1.7>
- Bazhenova O.P., Mitrofanova E.Yu., Shakhov V.E. 2012. Stomatocysts of Chrysophyte algae from bodies of water in territory near Irtysh River in Omsk Region and Lake Teletskoe in Gornyy Altai, Russia. — *Contemporary Problems of Ecology*. 5 (4): 423–429.
<https://doi.org/10.1134/S1995425512040026>
- Betts-Piper A.M., Zeeb B.A., Smol J.P. 2004. Distribution and autecology of chrysophyte cysts from high Arctic Svalbard lakes: preliminary evidence of recent environmental change. — *J. Paleolimnol.* 31: 467–481.
<https://doi.org/10.1023/B:JOPL.0000022546.21996.41>
- Brown K.M., Zeeb B.A., Smol J.P., Pienitz, R. 1997. Taxonomic and ecological characterization of chrysophyte stomatocysts from northwestern Canada. — *Can. J. Bot.* 75: 842–863.
<http://dx.doi.org/10.1139/b97-094>
- Cabała J. 2002. Chrysophyceae stomatocysts from Budzyn' Peat Bog (Kraków-Częstochowa Upland, Poland). — *Polish Bot. J.* 47 (1): 21–35.
- Cabała J., Piątek M. 2004. Chrysophyte stomatocysts from the Staw Toporowy Nizni lake (Tatra National Park, Poland). — *Ann. Limnol. Int. J. Limnol.* 40 (2): 149–165.
<https://doi.org/10.1051/limn/2004013>
- Chibilev A.A. 2000. Orenburzh'e: entsiklopediya: v 2 t. Vol. 1: Priroda [Orenburg Region: encyclopedia: in 2 vols. Vol. 1: Nature]. Kaluga. 192 p. (In Russ.).

- Duff K.E., Smol J.P. 1988. Chrysophycean stomatocysts from postglacial sediments of a High Arctic lake. — *Can. J. Bot.* 66: 1117–1128. <https://doi.org/10.1139/b88-160>
- Duff K.E., Zeeb B.A., Smol J.P. 1995. *Atlas of Chrysophycean Cysts*. Dordrecht, Netherlands. 189 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-0809-8>
- Ignatenko M., Yatsenko-Stepanova T.N. 2022. Diversity of chrysophycean stomatocysts of the steppe zone of the South Urals. — *Bot. Zhurn.* 107 (2): 149–158 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813622020053>
- Ignatenko M., Yatsenko-Stepanova T.N., Kapustin D. 2022. Additions to chrysophycean stomatocyst flora from South Urals shallow lake including descriptions of three new morphotypes. — *Phytotaxa* 561 (1): 014–026. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.561.1.2>
- Facher E., Schmidt R. 1996. A siliceous chrysophycean cyst-based pH transfer function for Central European lakes. — *J. Paleolimnol.* 16: 275–321. <https://doi.org/10.1007/BF00207575>
- Firsova A.D., Bessudova A.Y., Kopyrina L.I., Likhoshway Y.V. 2020. Chrysophycean stomatocysts from two unique lakes of Yakutia (Russia). — *Phytotaxa* 474 (3): 197–217. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.474.3.1>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Likhoshway E.V. 2017. New data of chrysophycean stomatocysts from Lake Baikal. — *Acta Biologica Sibirica*. 3 (4): 113–122 (In Russ.). <https://doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Likhoshway E.V. 2018. Chrysophycean stomatocysts in tributaries of northern limit of Lake Baikal. — *Acta Biologica Sibirica*. 4 (4): 25–44 (In Russ.). <https://doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Zhychenko N.A., Istomina N.A., Sezko N.P., Likhoshway Ye.V. 2019. Stomatocyst diversity in the first years of the plankton species structure formation in Reservoir of Hydropower Plants (Boguchany Reservoir, Russia). — *Phytotaxa*. 424 (1): 18–32. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.424.1.2>
- Firsova A.D., Likhoshway E.V. 2006. *Atlas of Chrysophycean cysts of Lake Baikal*. Novosibirsk. 148 p. (In Russ.).
- Gilbert S., Zeeb B.A., Smol J.P. 1997. Chrysophyte stomatocyst flora from a forest peat core in the Lena River Region, northeastern Siberia. — *Nova Hedwigia*. 64: 311–352.
- Gusev E.S., Gusakov V.A., Guseva E.E., Kulikovskiy M.S., Tsvetkov A.I., Đinh C.N. 2020. Flora of Silica-Scaled Chrysophytes (Chrysophyceae: Synurales, Paraphysomonadales) of the Mekong Delta. — *Inland Water Biol.* 4: 325–333. <https://doi.org/10.31857/S0320965220030080>
- Kapustin D.A. 2013. Freshwater algae of the Polessian Nature Reserve (Ukraine). — *Algologia*. 23 (1): 82–95 (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.15407/alg23.01.082>
- Kapustin D.A., Kapustina N.V. 2018. New records of *Chrysococcus furcatus* (Chrysophyceae) in Russia. — *Inland Water Biol.* 11: 384–386. <https://doi.org/10.1134/S1995082918040090>
- Kapustin D.A., Philippov D.A., Gusev E.S. 2016. Four new chrysophycean stomatocysts with true complex collar from the Shichenskoe raised bog in Central Russia. — *Phytotaxa*. 288 (3): 285–290. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.288.3.10>
- Kapustin D., Sterlyagova I., Patova E. 2019. Morphology of *Chrysastrella paradoxa* stomatocysts from the Subpolar Urals (Russia) with comments on related morphotypes. — *Phytotaxa*. 402 (6): 295–300. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.402.6.4>
- Kin N.O. 2009. Flora Buzulukskogo bora (sosudistye rasteniya). *Trudy nauchnogo statsionara-filiala Instituta stepi UrO RAN “Busulukskii bor”*. Tom II. [Flora of Buzulukskii Bor (vascular plants). Proceedings of the scientific station-branch of the Institute of the Steppe of the Ural branch RAS “Buzulukskii Bor”. Vol. II]. Ekaterinburg. 283 p. (In Russ.).
- Kristiansen J., Škaloud P. 2017. Chrysophyta. — In: *Handbook of the Protists*. Switzerland: Springer International Publishing. P. 331–366.
- Mitrofanova E.Yu. 2018. Phytoplankton of Lake Teletskoye (Altai, Russia): features of development and long-term dynamics. — *Russian Journal of Ecology*. 49 (2): 180–185. <https://doi.org/10.1134/S1067413618010101>
- Němcová Y., Pusztai M., Škaloudová M., Neustupa J. 2016. Silica-scaled chrysophytes (Stramenopiles, Ochrophyta) along a salinity gradient: a case study from the Gulf of Bothnia western shore (northern Europe). — *Hydrobiologia*. 764: 187–197. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2424-9>
- Pang W., Wang Q. 2014. Chrysophycean stomatocysts from the Aershan Geological Park (Inner Mongolia), China. — *Phytotaxa*. 187 (1): 1–92. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.187.1.1>
- Pang W., Wang Q. 2017. Chrysophycean stomatocysts from the Da Hinggan Mountains. Beijing. 253 p.
- Pang W., Van de Vijver B. 2021. Freshwater chrysophycean stomatocysts from Monte Lauro (Buccheri, Sicily, Italy). — *Phytotaxa*. 494 (2): 177–192. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.494.2.1>
- Piątek J. 2007. Chrysophyte stomatocysts from sediments in a man-made water reservoir in central Poland. — *Ann. Bot. Fennici*. 44: 186–193.
- Piątek J. 2017. A morphotype-rich assemblage of chrysophycean stomatocysts in mountain lakes in the Cameroon Highlands, Africa. — *Cryptogamie, Algologie*. 38 (2): 159–180. <https://doi.org/10.7872/crya/v38.iss2.2017.159>
- Piątek J., Piątek M. 2005. Chrysophyte stomatocysts of the sulphuric salt marsh in the Owczary Reserve (Central Poland). — *Polish Botanical Journal*. 53 (1): 57–67.
- Piątek J., Piątek M. 2008. Chrysophyte stomatocysts from gypsum damp vegetation in Southern Poland. — *Polish Botanical Journal*. 50 (1): 97–106.
- Pla S. 2001. *Chrysophycean cysts from Pirenees*. Berlin. 237 p.
- Shadrina S.N. 2019. Diversity of chrysophycean (Chrysophyta) stomatocysts in the Gulf of Finland, Baltic sea. — *Bot. Zhurn.* 104 (5): 684–698 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619050120>

- Shadrina S.N. 2021. Three new chrysophycean stomatocysts with long spines from the Gulf of Finland, Baltic Sea. — *Phytotaxa*. 528 (4): 255–260.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.528.4.4>
- Shadrina S.N., Safronova T.V. 2020. Chrysophycean stomatocysts (Chrysophyta) in the algal flora of the Peterhof Parks. — *Bot. Zhurn.* 105 (3): 253–262 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813620030084>
- Snitko L.V., Snitko V.P., Blinov I.A. 2018. The formation and morphology of stomatocysts golden algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) in the plankton of water bodies of the South Urals. — *International journal of applied and fundamental research*. 11: 114–118 (In Russ.).
<http://dx.doi.org/10.17513/mjpf.12460>
- Snitko L.V., Snitko V.P., Blinov I.A., Voloshko L.N. 2019. Chrysophycean algae in waterbodies of the South Urals. Genus *Chrysosphaerella* (Paraphysomonadaceae). — *Bot. Zhurn.* 104 (4): 587–601 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- Soróczki-Pintér E., Sergipla-Rabes, Magyar E.K., Stenger-Kovács C., Buczkó K. 2014. Late quaternary chrysophycean stomatocysts in a Southern Carpathian mountain lake, including the description of new forms (Romania). — *Phytotaxa*. 170 (3): 169–186.
<http://doi.org/10.11646/phytotaxa.170.3.3>
- Wilkinson A.N., Zeeb B.A., Smol J.P. 2001. Atlas of chrysophycean cysts. II. Dordrecht, Netherlands. 169 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0811-1>
- Wołoski K., Piątek J., Płachno B.J. 2011. Algae and stomatocysts associated with carnivorous plants. First report of chrysophyte stomatocysts from Virginia, USA. — *Phycologia*. 50 (5): 511–519.
<https://doi.org/10.2216/10-94.1>
- Wołoski K., Piątek J., Płachno B.J. 2013. Chrysophycean stomatocysts associated with the carnivorous plants (genus *Utricularia*) from Jeleniak-Mikuliny Nature Reserve. — *International Journal of Oceanography and Hydrobiology*. 42 (4): 398–405.
- Van de Vijver B., Beyens L. 1997. The Chrysophyte stomatocyst flora of the moss vegetation from Strømness Bay Area, South Georgia. — *Archiv Fur Protistenkunde Protistenkunde: Protozoen, Algen, Pilze*. 148: 505–520.
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(97\)80026-7](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(97)80026-7)
- Van de Vijver B., Beyens L. 2000. Chrysophycean stomatocysts from freshwater habitats of the Strømness Bay area, South Georgia, Antarctica. — *Can. J. Bot.* 78: 88–97.
- Voloshko L.N. 2016. Chrysophycean algae (Chrysophyta) in waterbodies of the Northwestern Russia. Diversity of stomatocysts. — *Bot. Zhurn.* 101 (11): 1257–1281 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813616110016>
- Vorobyova S.S., Pomazkina G.V., Baranova E.Y., Likhoshway Ye.V., Sandgren C.D. 1996. Chrysophycean cyst (stomatocysts) from Lake Baikal and Irkutsk Reservoir, Siberia. — *J. Paleolimnol.* 15: 271–277.
<http://doi.org/10.1007/BF00213046>
- Zeeb B.A., Smol J.P. 1993. Chrysophycean stomatocyst flora from Elk Lake, Clearwater County, Minnesota. — *Can. J. Bot.* 71: 737–756.
<https://doi.org/10.1139/b93-086>

СООБЩЕНИЯ

ХАРОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (CHARALES, CHARACEAE) РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

© 2023 г. Р. Е. Романов^{1,*}, Ш. Р. Абдуллин²

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

²Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
Пр-т 100-летия Владивостока, 159, Владивосток, 690022, Россия

*e-mail: romanov_r_e@ngs.ru

Поступила в редакцию 24.05.2023 г.

После доработки 25.06.2023 г.

Принята к публикации 05.07.2023 г.

По результатам изучения гербарных коллекций и оригинальных сборов, охватывающих интервал 1915–2016 гг., на территории Республики Башкортостан выявлены 11 видов харовых водорослей из трех родов: *Chara*, *Nitella* и *Nitellopsis*, включая новый род *Nitellopsis*, и три новых вида для региона — *Chara papillosa*, *C. subspinoso*, *Nitellopsis obtusa*. На основе этих данных критически оценены находки, известные из немногих литературных источников по харовым водорослям региона. Охарактеризована биотопическая и экорегиональная приуроченность видов. Выявлено присутствие большинства видов на протяжении длительного времени. Озера с жесткой водой и, особенно, водоемы низинных карбонатных минеротрофных болот являются предпочтительными местообитаниями харовых водорослей региона. Несмотря на значительную антропогенную трансформацию природной среды Башкортостана, можно предполагать стабильность ряда популяций стенобионтных видов. Предложен предварительный вариант Красного списка харовых водорослей региона.

Ключевые слова: *Chara*, *Nitella*, *Nitellopsis*, Красный список, охрана, распространение, Республика Башкортостан, экология, Южный Урал

DOI: 10.31857/S0006813623070050, **EDN:** OHNVIN

Обширная территория Урала, включающая большое количество разнотипных водоемов и водотоков, позволяет предполагать высокое видовое разнообразие водорослей, в том числе харовых. Несмотря на длительный период ботанических исследований, сводки по Characeae подготовлены лишь для Республики Коми и Челябинской области (Veisberg, Isakova, 2010, 2018; Romanov et al., 2018b), харовые водоросли включены в Красные книги Республик Башкортостан и Коми (Krasnaya..., 2019, 2021), Челябинской области (Krasnaya..., 2017), Удмуртской Республики (Krasnaya..., 2012). Для остальных административных регионов существуют лишь немногие разрозненные данные. В частности, для Республики Башкортостан известно десять видов из ряда местонахождений (Fedtschenko, Fedtschenko, 1894; Vilhelm, 1930; Hollerbach, 1950; Kuzyakhmetov et al., 1995; Krasnaya..., 2002, 2007, 2021; Shkundina et al., 2013; Yamalov et al., 2014; Nurlygayanova, Abdullin, 2016; Abdullin, Bagmet, 2018; Romanov, Abdullin, 2018; Gulamanova, Krivosheev, 2020; www.iNaturalist.org). Цель данной работы — восполнить существующий пробел по изученности

видового состава и распространения харовых водорослей Республики Башкортостан, оценить необходимость охраны отдельных видов на основе исследования всех доступных гербарных коллекций и оригинальных сборов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучены образцы из коллекций UFA, PVB, LE, IBIW, дубликаты образцов из UFA и PVB, а также оригинальные сборы депонированы в LE. Фотографии были получены с помощью микроскопа Carl Zeiss Stereo Discovery V12. Номенклатура приведена по сводке “Харовые водоросли Германии” (Gregor, 2016) с учетом дополнений (Romanov et al., 2014; Romanov, Abdullin, 2018; Romanov, 2022). Карты распространения видов в контексте экорегионов подготовлены с помощью программы SimpleMappr (Shorthouse, 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Список местонахождений составлен на основе изученных образцов и литературных данных. Си-

нонимы приведены для случаев, когда виды были определены или указаны под этими названиями. Первые определения указаны для образцов, которые были идентифицированы другими авторами. Этикетки цитируются с оригинальными номерами и с сохранением исходных сокращений, которые в необходимых случаях расшифрованы в квадратных скобках. В них же приведены дополнения к лаконичным оригинальным этикеткам. Сокращения в тексте: коллекторы (по убыванию количества образцов): АМ — А.А. Мулдашев, ВС — В.Н. Сукачев, ГН — Г.И. Нурлыгаянова, ИГ — И.Н. Григорьев, АИ — А.В. Иванова, БК — без коллектора; ЛД — литературные данные, БМ — без местонахождений. Восклицательный знак после акронима гербария означает, что подтверждающие образцы для опубликованных данных проверены.

Chara aspera Willd. (Рис. 1а, 2с) — 1) Южный Урал, окрестности Магнитогорска, оз. Сабакты, глубина около 2 м, совместно с *C. contraria* и *C. globularis* Thuill., 19 VIII 1945, ВС, *C. connivens* Salzm., *C. contraria* var. *hispidula*, опр. М.М. Голлербах (LE, № 51(13), 51(14), 51(15), 51(16)); 2) Окр. Верхнеуральска, озеро Узкуль [ныне Ускуль], совместно с *C. contraria*, 25 VIII 1945, ВС, *C. abnormaliformis* Vilh., *C. contraria*, опр. М.М. Голлербах (LE: № 51(17), 51(18), 51(23), 51(24)); 3) Округ Верхнеуральска, озеро Колтубай [ныне Кулдыбай], 25 VIII 1945, ВС, опр. М.М. Голлербах (LE: № 51(21), 51(22)); 4) БМ, совместно с *C. contraria* A. Braun ex Kütz., 20 VI 1963, БК (UFA, LE); 5) Дуванский р-н, [памятник природы] Каракулевское болото, карьер, 04 VIII 1988, АМ (UFA, LE). — Изученные образцы характеризуются короткими шипами и листочками и соответствуют var. *subinermis* Kütz. (Рис. 1а), что также характерно для подавляющего большинства популяций Азиатской России (Romanov, Kipriyanova, 2010; Romanov et al., 2022; Romanov et al., unpubl.).

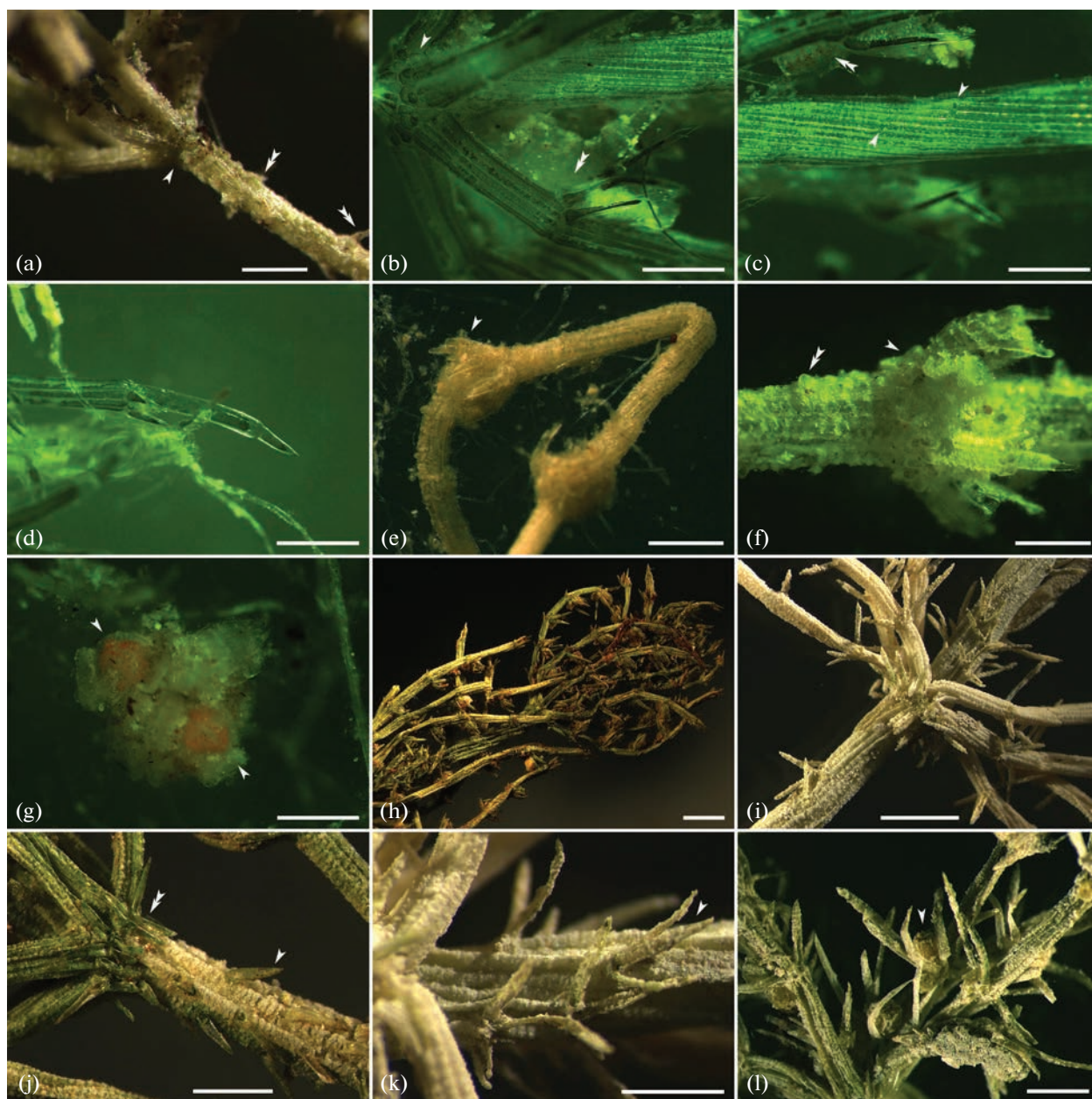
ЛД: 1) Уфимская губерния, Белебеевский уезд, в соляном озере Катагаз близ д. Мекашево [Казангуловская волость, д. Мекаш (Маляш, Мякашева, Маляшева, ныне — Микашево)], 31 VII—2 VIII 1892 (Fedtschenko, Fedtschenko, 1894; Hollerbach, 1950); 2) *Rossia orientalis*, gub. Ufa (Baschkiria, canton Mossjagutovskij), prope p. Arkaul, palus non procul fl. Juresan [Уфимская губерния, Башкирия, Мясогутовский кантон, около дер. Аркаул, болото недалеко от р. Юрезань], 15 VIII 1928 (Vilhelm, 1930; LE!); 3) Буздякский и Давлекановский р-ны, БМ (Nurlygayanova, Abdullin, 2016); 4) Давлекановский р-н, оз. Асликуль, 25—27 VI 2016 (Abdullin, Bagmet, 2018); 5) Абзелиловский р-н, оз. Сабакты, 30 VII 2009 (Romanov, Abdullin, 2018; LE!). — Последнее местонахождение относится к *C. contraria* (см. ниже). — Голарктический вид *C. aspera* известен в регионе главным образом из пресных озер, но также единично найден в обводненном карьере на минеротрофном болоте.

Chara contraria A. Braun ex Kütz. (Рис. 2d) — 1) *Rossia orientalis*, gub. Ufa (Baschkiria, canton Mossjagutovskij), prope p. Arkaul, palus non procul fl. Juresan, 15 VIII 1928, Vassiliev et Lind, *C. aspera*, опр. J. Vilhelm (LE: Ch. 142); 2.1) Южный Урал, окр. г. Магнитогорска, оз. Сабакты, глуб. около 2 м, совместно с *C. aspera*, *C. globularis*, *C. papillosa* Kütz., 19 VIII 1945, ВС, *C. contraria*, *C. contraria* var. *hispidula*, *C. ceratophylla* Wallr., опр. М.М. Голлербах (LE: 51(13), 51(14), 51(25)); 2.2) Там же, близ берега, глубина 15—25 см, 19 VIII 1945, ВС, опр. М.М. Голлербах (LE: № 51 (9), 51(11)); 3) Окр. Верхнеуральска, озеро Узкуль [ныне Ускуль], совместно с *C. aspera*, 25 VIII 1945, ВС, *C. abnormaliformis*, опр. М.М. Голлербах (LE: № 51(18)); 4) БМ, совместно с *C. aspera*, 20 VI 1963, БК (UFA, LE); 4) Мелеузовский р-н, р. Нугуш у с. Смаково, в непроточной заводи на мели, 18 VIII 1982, АМ, № 818 (UFA, LE); 5) Миякинский р-н, в 5 км югу от с. Курманайбаш, склоновое тростниковое болото, в лужицах, 23 VII 2014, АМ, № 295 (UFA, LE); 6) Хайбуллинский р-н, р. Бузавлык (приток реки Такалак) [севернее дер. Петропавловский], 30—80 м выше [Салимовской] плотины, у правого берега, вдоль береговой линии, дно глинисто-илистое, глубина 10—25 см, совместно с *C. vulgaris* L., 16 VIII 2015, [ГН], № 20 (UFA, LE). — Образец № 2.1 относится к var. *hispidula* A. Braun, образцы 2.2, 3 и 6 — соответствуют морфотипу, известному под названиями var. *capillacea* Mig., *C. inconnexa* Allen.

ЛД: Баймакский и Белорецкий р-ны, БМ (Nurlygayanova, Abdullin, 2016). — Субкосмополит, в исследуемом регионе найден в озерах, болотных водоемах, речном пруду и заливе реки.

Chara filiformis A. Braun in Hertzsch — ЛД: Туймазинский р-н, оз. Кандрыкуль (Krasnaya..., 2002, 2007, 2021).

Указания, требующие подтверждения фертильными образцами. Этот однодомный вид очень характерного облика в стерильном состоянии не отличается от двудомного вида *C. kirghisorum* Less., также известного из оз. Кандрыкуль (Romanov, Abdullin, 2018). Указания для Удмуртской Республики (Krasnaya..., 2012) основаны на утраченных образцах (N.P. Aksenova, pers. comment). Включение в Красную книгу Челябинской области сделано лишь на основании предположения о возможном присутствии вида (Krasnaya..., 2017). Ближайшие достоверные местонахождения *C. filiformis* известны лишь из Псковской области, Беларуси и Литвы (Hollerbach, Krassavina, 1983; Romanov, Abdullin, 2018; Sinkevičienė, 2019; Characeae..., 2023). Поэтому данные о его нахождении (и необходимости охраны) восточнее перечисленных регионов не имеют достаточных оснований. Очевидно, стоит исключить *C. filiformis* из списков видов харовых водорослей Республики



Башкортостан, Удмуртской Республики, Красных книг Республики Башкортостан, Челябинской области и Удмуртской Республики.

Chara globularis Thuill. (*C. fragilis* Desv.) (Рис. 1b–d, 2e) – 1) Окр. Уфы, Анантино оз. [оз. Онучино?], с *C. virgata* Kütz. или *C. contraria* (маленький фрагмент), 01 VII (18 VI) 1919, [И.А. Вереитинов?], 39, из гербария И.А. Вереитинова / Flora Rossica / губ. Уфимская (LE); 2) Южный Урал, окр. Магнитогорска, оз. Сабакты, глубина около 2 м, с *C. aspera* и *C. contraria*, 19 VIII 1945, ВС, *C. contraria* var. *hispidula*, *C. connivens*, опр. М.М. Голлербах (LE, №51(11)–51(16)); 3) Мелеузовский р-н, 6 км выше с. Худайбердино, р. Белая, перекаты,

26 VIII 1982, АМ, № 990 (UFA, LE); 4) Архангельский р-н, р. Зилим у с. Красный Зилим, в протоке, 26 VI 1987, АМ, № 581 (UFA, LE); 5) Баймакский р-н, левобережье р. Таналык в 5 км выше д. Бахтигареево, с *C. subspinoso* Rupr. и *C. tomentosa* L. или *C. papillosa*, 22 VI 1989, АМ, № 301 (UFA, LE); 6) Архангельский р-н, в 1 км ниже д. Абзаново, на левом берегу р. Инзер, 23 VII 1988, АМ (UFA, LE); 7) Архангельский р-н, в 0.5 км от населенного пункта Абзаново, левобережье р. Инзер, заводь р. Инзер, мелководье, 21 VII 1986, ИГ, № 175 (UFA, LE); 8) Зилаирский р-н, русло р. Сакмара, участок между селами Староякупово и Аралбаево, глубина 20–30 см, 07 VII 2008, АИ (PVB, LE);

Рис. 1. Диагностические признаки *Chara aspera* var. *subinermis* (a), *C. globularis* (b–d), *C. kirghisorum* (e–g), *C. papillosa* (h–l) из Республики Башкортостан: а – короткие заостренные двурядные прилистники (стрелка), трехполосная стеблевая кора с равновеликими коровыми трубками, короткие заостренные одиночные шипы (двойная стрелка), б – рудиментарные двурядные прилистники (стрелка), объединенные гаметангии (антеридий утрачен; двойная стрелка), короткие листочки, с – трехполосная стеблевая кора с равновеликими коровыми трубками и рудиментарными сложно различимыми одиночными коровыми шипами (стрелки), объединенные гаметангии (стрелка указывает на антеридий под оогонием), d – короткий двуклеточный бескоровый сегмент на окончании листа, e – короткие листья (стрелка) и длинные междоузлия стебля, f – короткие листья, двурядные короткие тупые прилистники (стрелка), двухполосная кора с выступающими первичными коровыми трубками и одиночными короткими тупыми шипами (двойная стрелка), g – антеридии на мутовке листьев мужского растения (стрелки), h – полностью дифференцированные листья, короткие бескоровые сегменты листьев, i – основание мутовки листьев с нерудиментарными заостренными задними листочками, заостренными развитыми двурядными прилистниками, j – основание мутовки листьев с заостренными развитыми двурядными прилистниками (двойная стрелка), двухполосная стеблевая кора с выражено выступающими первичными коровыми трубками и преимущественно одиночными заостренными развитыми коровыми шипами (стрелка), k – двухполосная стеблевая кора с выражено выступающими первичными коровыми трубками и заостренными развитыми коровыми шипами в пучках (стрелка), l – узлы листьев с объединенными гаметангиями (стрелка) и длинными передними и задними листочками; а – оз. Сабакты, b–g – оз. Асликуль, h, j – оз. Кандрыкуль, i, k, l – обводненный карьер на Каракулевском болоте. Масштаб: (a–d, f, g) – 0.5 мм, (e, j–l) – 1 мм, (h, i) – 2 мм.

Fig. 1. Key morphological traits of *Chara aspera* var. *subinermis* (a), *C. globularis* (b–d), *C. kirghisorum* (e–g), *C. papillosa* (h–l) from the Republic of Bashkortostan: a – short aculeate diplostephanous stipulodes (arrowhead), triplostichous isostichous stem cortex, short pointed solitary spine cells (double arrowhead), b – rudimentary diplostephanous stipulodes (arrowhead), conjoined gametangia (place of lost antheridium is indicated with double arrowhead), short bract cells, c – triplostichous isostichous stem cortex with barely recognizable rudimentary solitary spine cells (arrowheads), conjoined gametangia (arrowhead indicates antheridium below oogonium), d – short bicellulate ecorticate end segment of branchlet, e – short branchlets (arrowhead) and long stem internodes, f – short branchlets, short diplostephanous obtuse stipulodes (arrowhead), diplostichous tylocanthous stem cortex with short obtuse solitary spine cells (double arrowhead), g – antheridia at branchlets of male plant (arrowheads), h – completely differentiated branchlets, short ecorticate branchlet segments, i – base of branchlet whorl with elongated pointed abaxial spine cells, aculeate elongated diplostephanous stipulodes, j – base of branchlet whorl with aculeate elongate diplostephanous stipulodes (double arrowhead), diplostichous clearly tylocanthous stem cortex with mainly solitary elongated aculeate spine cells (arrowhead), k – diplostichous clearly tylocanthous stem cortex with elongated aculeate clustered spine cells (arrowhead), l – branchlet nodes with conjoined gametangia (arrowhead) and elongated adaxial and abaxial bract cells; a – Lake Sabakty, b–g – Lake Aslikul, h, j – Lake Kandrykul, i, k, l – inundated quarry at Karakul minerotrophic fen. Scale bars: a–d, f, g – 0.5 mm; e, j–l – 1 mm; h, i – 2 mm.

9) Баймакский р-н, р. Ургазы [р. Большая Ургазинка в дер. Ургазы?], 26 VIII 2015, [ГН], № 648 (UFA, LE); 10) Давлекановский р-н, оз. Асликуль, 26–27 VI 2016, Ш.Р. Абдуллин (UFA, LE).

ЛД: 1) БМ (Kuz'yakhmetov et al., 1995; Shkundina et al., 2013); Архангельский и Баймакский р-ны, БМ (Nurlygayanova, Abdullin, 2016); 2) Мелеузовский р-н, р. Белая, у южной границы г. Мелеуза, 25 VII 2012 (Yamalov et al., 2014; IBIW!). – Космополит, найден в озерах и реках региона.

***Chara hispida* L.** – ЛД: Баймакский, Салаватский, Туймазинский, Учалинский р-ны, БМ (Nurlygayanova, Abdullin, 2016). – Проверка исходного материала показала, что так были идентифицированы образцы *C. papillosa*, *C. subspinosa*, *C. tomentosa* и *C. vulgaris*. Несмотря на ряд указаний этого вида для России, для такой обширной территории до сих пор неизвестно ни одного местонахождения, подтвержденного образцами (Romanov et al., 2018b; Characeae..., 2023).

***Chara kirghisorum* Less.** (Рис. 1g–i, 2f) – ЛД: 1) Туймазинский р-н, оз. Кандрыкуль, вост. часть, в 80 м от берега, 08 IX 1989; 2) Абзелиловский р-н, оз. Сабакты, 30 VII 2009 (Romanov, Abdullin, 2018; LE!); 3) Давлекановский р-н, оз. Асликуль, 26–27 VI 2016 (Abdullin, Bagmet, 2018; Romanov, Abdullin, 2018; LE!); 4) Баймакский р-н, оз. Талкас, 18 VIII 2019 (Gulamanova, Krivosheev,

2020; www.iNaturalist.org). – Преимущественно центральноазиатский вид, известный лишь из озер региона.

***Chara papillosa* Kütz. (*C. intermedia* A. Braun; *C. aculeolata* auct. non Kütz.; Hollerbach et Krassavina (1983))** (Рис. 1j–l, 2f) – 1) Южный Урал, окр. г. Магнитогорска, оз. Сабакты, глуб. около 2 м, совместно с *C. contraria*, 19 VIII 1945, ВС, *C. contraria* var. *hispidula*, *C. ceratophylla*, опр. М.М. Голлербах (LE: № 51(25)); 2) Баймакский р-н, 1.5 км ниже с. Бакаево [Большебасаево], р. Худолаз [Тугажман], 18 VI 1989, АМ, № 653 (UFA, LE); 3) Туймазинский р-н, оз. Кандрыкуль, 04 VIII 2006, АИ (PVB, LE); 4) Дуванский р-н, [памятник природы] Каракулевское болото у с. Каракулево, котлован с сильно карбонатизированной водой, 26 IX 2009, № 569 (UFA, LE). – Новый вид для региона. – Палеарктический вид, однократно найденный в озере, реке и обводненном карьере на минеротрофном болоте.

***Chara subspinosa* Rupr.** (Рис. 2i) – Баймакский р-н, левобережье р. Таналык, 5 км выше д. Бахтигареево, совместно с *C. globularis* и *C. tomentosa* или *C. papillosa* (маленький фрагмент), 22 VI 1989, АМ, № 301 (UFA, LE). – Новый вид для региона. – Палеарктический вид, однократно найденный в реке.

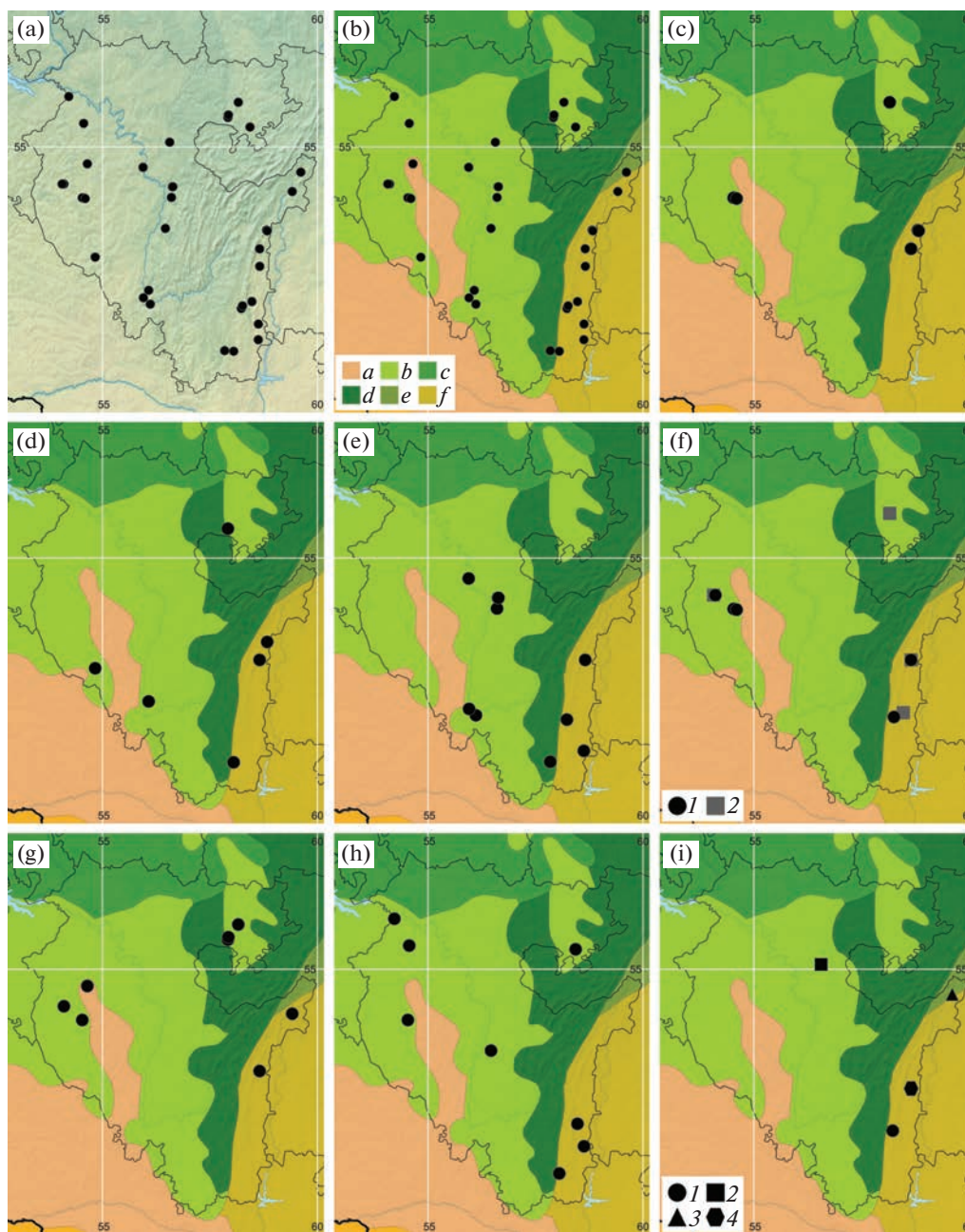


Рис. 2. Распространение харовых водорослей Республики Башкортостан в контексте рельефа (а) и экорегионов (b–i): а, b – все местонахождения, с – *Chara aspera*, d – *C. contraria*, e – *C. globularis*, f – *C. kirghisorum* (1) и *C. papillosa* (2), g – *C. tomentosa*, h – *C. vulgaris*, i – *C. subspinoso* (1), *Nitella mucronata* (2), *N. syncarpa* (3), *Nitellopsis obtusa* (4). Экорегионы: а – степь, b – восточно-европейская лесостепь, с – смешанные леса, d – уральские горные леса и тундра, e – западно-сибирская тайга, f – западно-сибирская и северо-казахстанская лесостепь.

Fig. 2. Distribution of charophyte species in the context of relief (a) and ecoregions (b–i) of the Republic of Bashkortostan: a, b – all localities, c – *Chara aspera*, d – *C. contraria*, e – *C. globularis*, f – *C. kirghisorum* (1) and *C. papillosa* (2), g – *C. tomentosa*, h – *C. vulgaris*, i – *C. subspinoso* (1), *Nitella mucronata* (2), *N. syncarpa* (3), *Nitellopsis obtusa* (4). Ecoregions: a – Pontic steppe, b – East European forest steppe, c – Sarmatian mixed forests, d – Ural mountain forests and tundra, e – West Siberian taiga, f – Kazakh forest steppe.

Chara tomentosa L. (*C. ceratophylla* Wallr., *C. ceratophylla* f. *saviszi* Vilh.) (Рис. 2i) – 1) окр. Магнитогорска, оз. Сабакты, глуб. ок. 2 м, совместно с *C. globularis*, 19 VIII 1945, ВС, опр. М.М. Голлербах (LE: № 51(8), 51(11), 51(12)); 2) Учалинский р-н,

оз. Ургун, 03 VII 1963, Т.В. Попов (LE); 3) Салаватский р-н, в 1.5 км севернее с. Аркаул [Аркаулово], торфяное болото, в воде, 12 VII 1984 [AM?], № 1486 (UFA, LE); 4) Каракуловское болото, карьер, 04 VIII 1988, AM, № 987 (UFA, LE);

5) Туймазинский р-н, оз. Кандрыкуль, вост. часть, в 200–250 м от берега, 07 IX 1989, ИГ, № 698 (UFA, LE); 6) Туймазинский р-н, оз. Кандрыкуль, вост. часть, в 60 м от берега, 08 IX 1989, ИГ, № 699 (UFA, LE); 7) Туймазинский р-н, оз. Кандрыкуль, вост. часть, в 80 м от берега, 08 IX 1989, ИГ, № 700 (UFA, LE); 8) Буздякский р-н, в 1.5 км к востоку от с. Килимово, озеро, 19 VII 2014, БК, № 209 (UFA, LE); 9) Давлеканский р-н, оз. Аслыкуль, расстояние от берега 10–14 м, 29 VI 2015, Ш.Р. Абдуллин, № 1 (UFA, LE).

ЛД: 1) *Rossia orientalis*, gub. Ufa (Baschkiria, canton Mossjagutovskij), prope p. Arkaul, palus non procul fl. Juresan [Уфимская губ. (Башкирия, кантон Мясогутовский), около дер. Аркауль, болото недалеко от р. Юрезань] (Vilhelm, 1930; Hollerbach, 1950; LE!); 2) Дуванский, Миякинский, Салаватский и Туймазинский р-ны, БМ (Nurlygayanova, Abdullin, 2016). — Палеарктический вид, выявленный в озерах и внутриболотных водоемах региона.

Chara vulgaris L. (Рис. 2h) — 1) Стерлитамакский уезд, р. Усолка (бас. Белой) ниже серно-соляного ключа близ завода Богоявленского, 08 VIII 1915, М.М. Ильин / И.М. Крашенинников, М.М. Ильин, В.А. Петров. Ботанико-географическое обследование Уфимской губернии. № 761. Уфимское губернское земство (LE); 2) Салаватский р-н, Лагерево, Лагерево, в коллекторе, 03 VIII 1988, АМ, № 88 (UFA, LE); 3) Баймакский р-н, в 1.5 км ниже д. Бакаево [Большебасаево] в р. Худолаз [Туғажман], 18 VI 1989, АМ, № 648 (UFA, LE); 4) Баймакский р-н, в 3 км от д. Татлыбаево на восток вниз по течению от ***[?], русло речки, 30 VII 1989, АМ, № 875 (UFA, LE); 5) Илишевский р-н, на территории д. Бишкураево, около фермы в 20 км, вдоль береговой линии, 13 VIII 2015, ГН, № 28 (UFA, LE); 6) Илишевский р-н, около д. Ябалаково, 18 VII 2015, ГН, № 29 (UFA, LE); 7) Хайбуллинский р-н, р. Бузавлык (приток р. Такалак) [севернее д. Петропавловский], 30–80 м выше [Салимовской] плотины, у правого берега, вдоль береговой линии, совместно с *C. contraria*, 16 VIII 2015, ГН, № 20 (UFA, LE). — Образцы 1 и 2 принадлежат f. *longibracteata* (Kütz.) H. Groves et J. Groves.

ЛД: 1) БМ (Kuzyakhmetov et al., 1995; Shkundina et al., 2013); Баймакский, Илишевский, Салаватский и Хайбуллинский р-ны, БМ (Nurlygayanova, Abdullin, 2016); 2) Каракулевское болото, обводненный карьер (Krasnaya..., 2007, 2021); 3) Давлекановский р-н, оз. Асликуль, 26–27 VI 2016 (Abdullin, Bagmet, 2018). — По-видимому, местонахождение № 2 принадлежит *C. aspera* и *C. tomentosa*, но не *C. vulgaris* (см. выше). — Космополитный вид, найденный преимущественно в реках, реже во внутриболотных водоемах, единично — в озере и речном пруду.

Nitella mucronata (A. Braun) Miq. (рис. 2i) — Нуримановский р-н, оз. Светлое у с. Нимислярово, 04 X 1989, АМ, № 1198 (UFA, LE).

ЛД: БМ (Kuzyakhmetov et al., 1995; Shkundina et al., 2013). — Преимущественно голарктический вид, известный в регионе лишь из одного озера.

Nitella syncarpa (Thuill.) Chev. (рис. 2i) — Учалинский р-н, в 1 км к ЮВ от оз. Карагай-Куль, осоково-тростниковое обводненное болото, 28 VIII 2014, АМ, № 435 (UFA, LE).

ЛД: БМ (Kuzyakhmetov et al., 1995; Shkundina et al., 2013). — Преимущественно западнопалеарктический вид, известный в регионе лишь из одного озера.

Nitellopsis obtusa (Desv.) J. Groves (рис. 2i) — Абзелиловский р-н, оз. Чебаркуль, 26 VI 2001, АМ (UFA, LE). — Новые род и вид для региона. — Палеарктический вид (инвазивный в Северной Америке), известный в регионе лишь из одного озера.

Таким образом, оригинальные данные подтверждают присутствие почти всех остальных известных из региона видов (за исключением, по-видимому, ошибочно указанных *Chara filiformis* и *C. hispida*), а также добавляют новый род *Nitellopsis* и три новых вида: *Chara papillosa*, *C. subspinoso*, *Nitellopsis obtusa*. На данный момент из Республики Башкортостан известно 11 видов харовых водорослей из родов *Chara* L., *Nitella* C. Agardh и *Nitellopsis* (табл. 1). С высокой вероятностью можно предполагать наличие в регионе популяций видов рода *Tolypella* (в частности, *T. prolifera* (Ziz ex A. Braun) Leonh.), а также *Chara virgata*, *C. strigosa* A. Braun, *Nitella flexilis* (L.) C. Agardh и *N. hyalina* (DC.) C. Agardh, известных из сопредельных регионов (табл. 2).

По видовому богатству харовых водорослей Республика Башкортостан занимает второе место по сравнению с соседними регионами Урала и Предуралья (табл. 2). В два раза больше видов выявлено в Челябинской области, что можно объяснить как контрастностью природных условий в ее пределах, так и большим вниманием к харовым водорослям последнего региона на протяжении долгого времени.

Наибольшее разнообразие и встречаемость характерны для рода *Chara* (рис. 2, табл. 1), что является характерной чертой для большей части регионов севера, запада и центра Евразии (Romanov, 2018). *Chara globularis*, вид-генералист в умеренных широтах Евразии (Kolada, 2021), выявлен в наибольшем количестве местонахождений. Виды *C. aspera*, *C. contraria*, *C. tomentosa* и *C. vulgaris* известны из не менее шести местонахождений каждый. Для видов *C. subspinoso*, *Nitella mucronata*, *N. syncarpa*, *Nitellopsis obtusa* обнаружены лишь единственные местонахождения в регионе.

Таблица 1. Виды харовых водорослей, количество их местонахождений и категории статуса редкости в Республике Башкортостан**Table 1.** Species of charophytes, number of their localities and conservation status in Republic of Bashkortostan

Вид/Species	До 1946/ Before 1946	1963–1989	2006–2019	XIX–2019	Категории статуса редкости/Conservation status
<i>Chara aspera</i>	3(1)	1	3	7(1)	DD
<i>C. contraria</i>	3	1	2	6	DD
<i>C. globularis</i>	2	5	4	11	LC
<i>C. kirghisorum</i>	—	1	4	5	VU
<i>C. papillosa</i>	1	1	2	4	VU
<i>C. subspinoso</i>	—	1	—	1	VU
<i>C. tomentosa</i>	2	4	2	8	VU
<i>C. vulgaris</i>	1	3	4	8	LC
<i>Nitella mucronata</i>	—	—	1	1	VU
<i>N. syncarpa</i>	—	—	1	1	VU
<i>Nitellopsis obtusa</i>	—	—	1	1	VU

Примечание: Временные интервалы отражают особенности имеющегося массива данных для региона. Сокращения: VU – уязвимый вид, LC – вызывает наименьшие опасения, DD – недостаточно данных.

Note: Unequal year intervals are due to the features of regional data set. Abbreviations: VU – Vulnerable, LC – Least Concern, DD – Data Deficient.

Несмотря на то, что лишь озера Кандрыкуль, Сабакты и водоемы Каракуловского болота были обследованы неоднократно, а для всех остальных водных объектов доступны лишь однократные наблюдения, большинство видов известно в регионе на протяжении значительного периода (табл. 1).

Озера с жесткой водой и особенно водоемы низинных карбонатных минеротрофных болот являются наиболее ценными местообитаниями харовых водорослей региона, поскольку поддерживают популяции стенобионтных видов. Несмотря на значительную антропогенную трансформацию природной среды Башкортостана можно предполагать стабильность ряда популяций стенобионтных видов в этих местонахождениях. Минеротрофные болота региона – одни из наиболее значимых местообитаний редких стенобионтных видов растений (Baisheva et al., 2018), обладающие высокой природоохранной ценностью во многих регионах Евразии (Jiménez-Alfaro et al., 2014).

Все местонахождения харовых водорослей выявлены лишь на равнине и в предгорьях Южного Урала (рис. 2a). Почти все локалитеты находятся в двух экорегионах – восточно-европейской лесостепи и западно-сибирской-северо-казахстанской лесостепи (рис. 2b). Различия между ними обусловлены находками трех видов (рис. 2i), из-

вестными из единичных местонахождений в регионе в целом (*Chara subspinoso*, *Nitella mucronata*, *Nitellopsis obtusa*). В степном экорегионе выявлен только *C. tomentosa*, в западно-сибирской тайге – только *Nitella syncarpa*. Эти особенности могут быть случайными, связанными с неполнотой данных о распространении этих видов в Башкортостане.

Особенности распространения в изученном и сопредельных регионах, биотопическая приуроченность, особенности биологии видов позволяют предложить предварительный вариант Красного списка харовых водорослей (табл. 1). Семь видов можно отнести к категории “уязвимые”. Два вида – эврибионта, *Chara globularis*, *C. vulgaris*, соответствуют категории “вызывают наименьшие опасения”. Пока недостаточно данных для оценки категории статуса редкости в регионе для *C. aspera* и *C. contraria*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны кураторам гербариев за возможность изучения коллекций, А.В. Ивановой (Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии волжского бассейна РАН) за сборы харовых водорослей. Работа выполнена в рамках проектов № 121021600184-6 “Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, в рамках го-

Таблица 2. Виды харовых водорослей Республики Башкортостан и сопредельных регионов
Table 2. Species of charophytes from the Republic of Bashkortostan and adjacent regions

Вид/Species	РБ/RB	ПК/PT	СО/SR	ЧО/CR	ОО/OR	РТ/RT	УР/UR
<i>Chara altaica</i> A. Braun	—	—	—	+	—	—	—
<i>C. aspera</i> Willd.	+	—	—	+	—	—	—
<i>C. canescens</i> Desv. et Loisel.	—	—	—	+	—	—	—
<i>C. contraria</i> A. Braun ex Kütz.	+	+	—	+	+	+	+
<i>C. filiformis</i> A. Braun	(+)	—	—	—	—	—	(+)
<i>C. fragifera</i> Durieu	—	—	(+)	(+)	—	—	—
<i>C. globularis</i> Thuill.	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. kirghisorum</i> Less.	+	—	—	+	+	—	—
<i>C. papillosa</i> Kütz.	+	—	—	+	+	—	—
<i>C. strigosa</i> A. Braun	—	—	+	+	—	—	(+)
<i>C. subspinosa</i> Rupr.	+	—	—	+	—	—	—
<i>C. tenuispina</i> A. Braun	—	—	—	(+)	—	—	—
<i>C. tomentosa</i> L.	+	—	—	+	—	—	—
<i>C. virgata</i> Kütz.	—	+	—	+	—	—	—
<i>C. vulgaris</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nitella confervacea</i> (Bréb.) A. Braun ex Leonh.	—	—	+	+	—	—	—
<i>N. flexilis</i> (L.) C. Agardh	—	—	—	+	—	+	—
<i>N. gracilis</i> (Smith) C. Agardh	—	—	—	+	—	—	—
<i>N. hyalina</i> (DC.) C. Agardh	—	—	—	+	—	—	—
<i>N. mucronata</i> (A. Braun) Miq.	+	—	—	+	—	—	+
<i>N. opaca</i> (C. Agardh ex Bruzelius) C. Agardh	—	—	—	+	—	(+)	—
<i>N. syncarpa</i> (Thuill.) Chev.	+	—	—	+	—	—	+
<i>N. wahlbergiana</i> Wallm.	—	—	—	+	—	—	—
<i>Nitella</i> sp.	—	+	—	—	—	—	—
<i>Nitellopsis obtusa</i> (Desv.) J. Groves	+	—	—	+	—	—	—
<i>Tolypella prolifera</i> (Ziz ex A. Braun) Leonh.	—	—	—	+	+	—	—
Количество видов/Number of species	11(12)	5	4(5)	22(24)	6	4(5)	5(7)

Примечание: РБ — Республика Башкортостан (ориг.), ПК — Пермский край (Romanov, неопубл.; LE!, IBIW!; указание *Nitellopsis obtusa* (Romanov et al., 2015) ошибочно), СО — Свердловская область (Prisadskiy, 1914; Bogdanov et al., 2007; www.iNaturalist.org; Romanov, Shakhmatov, неопубл.; LE!), ЧО — Челябинская область (Kulikov et al., 1977; Vesnin, 1984; Veisberg, Isakova, 2010, 2018; Romanov, Abdullin, 2018; Romanov, неопубл.; LE!; указания *C. tenuispina*, по-видимому, основаны на образцах *C. strigosa* (LE!)), ОО — Оренбургская область (Yatsenko-Stepanova et al., 2005; Romanov, Abdullin, 2018; Romanov et al., 2018a; Kotkova et al., 2022; Romanov, неопубл.; LE!, MIRE!), РТ — Республика Татарстан (Romanov et al., 2018a; LE!), УР — Удмуртская Республика (Krasnaya..., 2012; Kapitonova, 2021; LE!; образцы *C. strigosa* утрачены (Н.П. Аксенова, личн. сообщ.)). Скобки означают необходимость подтверждения указаний видов, находки которых не соответствуют достоверно известному общему распространению и/или экологии видов, количество видов в скобках приведено с учетом таких указаний.

Note: RB — Republic of Bashkortostan (this study), PT — Perm Territory (Romanov, unpubl. data; LE!, IBIW!; the record of *Nitellopsis obtusa* (Romanov et al., 2015) is erroneous), SR — Sverdlovsk Region (Prisadskiy, 1914; Bogdanov et al., 2007; www.iNaturalist.org; Romanov, Shakhmatov, unpubl. data; LE!), CR — Chelyabinsk Region (Kulikov et al., 1977; Vesnin, 1984; Veisberg, Isakova, 2010, 2018; Romanov, Abdullin, 2018; Romanov, unpubl. data; LE!; the records of *C. tenuispina* are probably based on specimens of *C. strigosa* (LE!)), OR — Orenburg Region (Yatsenko-Stepanova et al., 2005; Romanov, Abdullin, 2018; Romanov et al., 2018a; Kotkova et al., 2022; Romanov, unpubl. data; LE!, MIRE!), RT — Republic of Tatarstan (Romanov et al., 2018a; LE!), UR — Udmurtian Republic (Krasnaya..., 2012; Kapitonova, 2021; LE!; the specimens of *C. strigosa* were lost (N.P. Aksenova, pers. comment)). The brackets indicate the records which need in confirmation because of their disagreement with reliable general area of species distribution and / or environmental preferences of species. The numbers of species in brackets include these records.

сударственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000117-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Abdullin, Bagmet] Абдуллин Ш.Р., Багмет В.Б. 2018. Цианобактерии и водоросли фототрофных планктона и бентоса озера Асликуль. — В кн.: Природные условия и биота Природного парка “Аслы-Куль”. Уфа. С. 28–37.
- [Baisheva et al.] Баишева Э.З., Бикбаев И.Г., Мартыненко В.Б. 2018. Бриофлора памятника природы “Урочище Наратсаз” (Республика Башкортостан, Башкирское Предуралье). — Известия Самарского научного центра Российской академии наук 20(5): 81–86.
- [Bogdanov et al.] Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А., Морозова Л.М., Некрасова Л.С., Степанов Л.Н., Ярушина М.И. 2007. Оценка экологического состояния и рекреационной емкости экосистемы озера Песчаное. Екатеринбург. 141 с.
- Characeae of Europe. 2023. Berlin-Heidelberg. In press.
- [Fedtschenko, Fedtschenko] Федченко О.А., Федченко Б.А. 1894. Материалы для флоры Уфимской губернии. — Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отдѣлъ ботанической. 2: 57–437.
- Gregor T. 2016. Nomenklatur. — In: Armleuchteralgen — Die Characeen Deutschlands. Arbeitsgruppe Characeen Deutschlands. Berlin, Heidelberg. P. 51–55. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-47797-7>
- [Gulamanova, Krivosheev] Гуламанова Г.А., Кривошеев М.М. 2020. *Chara kirghisorum* (Charales) в Республике Башкортостан: новая находка редкого вида. — В кн.: Актуальные вопросы охраны биоразнообразия на заповедных территориях: Матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Уфа. С. 105–106.
- [Hollerbach] Голлербах М.М. 1950. Систематический список харовых водорослей, обнаруженных в пределах СССР по 1935 г. включительно. — Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 2. Спорывые растения. 5: 20–94.
- [Hollerbach, Krassavina] Голлербах М.М., Красавина Л.К. 1983. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 14. Харовые водоросли — Charophyta. Л. 190 с.
- iNaturalist [2023]. URL: www.inaturalist.org (Accessed 07 April 2023).
- Jiménez-Alfaro B., Hájek M., Ejrnaes R., Rodwell J., Pawlikovski P., Weeda E.J., Laitinen J., Moen A., Bergamini A., Aunina L., Sekulová L., Tahvaninen T., Gillet F., Jandt U., Dítě D., Hájková P., Corriol G., Kondelin H., Díaz T.E. 2014. Biogeographic patterns of base-rich fen vegetation across Europe. — Applied Vegetation Science 17 (2): 367–380. <https://doi.org/10.1111/avsc.12065>
- [Kapitonova] Капитонова О.А. 2021. Флора макрофитов Вятско-Камского Предуралья. Ярославль. 568 с.
- Kolada A. 2021. Charophyte variation in sensitivity to eutrophication affects their potential for the trophic and ecological status indication. — Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 422 (30): 1–12. <https://doi.org/10.1051/kmae/2021030>
- [Kotkova et al.] Коткова В.М., Афонина О.М., Андросова В.И., Арсланов С.Н., Беляков Е.А., Чернова А.М., Чернядьева И.В., Давыдов Е.А., Дорошина Г.Я., Ерохина О.В., Гарин Э.В., Горбунова И.А., Гришуткин О.Г., Гузиев Х.Ю., Игнатенко М.Е., Игнатов М.С., Ивченко Т.Г., Капитонов В.И., Харпухаева Т.М., Комарова А.С., Кузьмина Е.Ю., Ликсакова Н.С., Макарова М.А., Мелехин А., Филиппов Д.А., Потемкин А.Д., Романов Р.Е., Рыжкова П.Ю., Ширяева О.С., Сокина А.В., Стороженко Ю.В., Тарасова В.Н., Тимдал Е., Вишняков В.С., Яковченко Л.С., Яценко-Степанова Т.Н. 2022. Новые находки водорослей, грибов, лишайников и мохообразных. 10. — Новости систематики низших растений 56 (2): 477–517. <https://doi.org/10.3111/nsnr/2022.56.2.000>
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Башкортостан. Т. II. Мохообразные, водоросли, лишайники и грибы. 2002. Уфа. 101 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Башкортостан. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений. Мохообразные, водоросли, лишайники и грибы. Редкие и исчезающие виды животных. 2007. Уфа. 528 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Башкортостан. Т. I. Растения и грибы. 2021. М. 392 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Коми. 2019. Сыктывкар. 768 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Удмуртской Республики. 2012. Чебоксары. 458 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Челябинской области. Животные. Растения. Грибы. 2017. М. 504 с.
- [Kulikov et al.] Куликов Н.В., Чеботина М.Я., Боченин В.Ф. 1977. Накопление ^{90}Sr и ^{137}Cs некоторыми компонентами биоценоза харовых водорослей. — Экология. 1: 46–54.
- [Kuz'yakhmetov et al.] Кузьяхметов Г.Г., Шкундина Ф.Б., Дубовик И.Е., Шарипова М.Ю., Сайфулина З.Н., Минибаев Р.Г. 1995. Краткий определитель водорослей Башкортостана: Учебное пособие. Уфа. 128 с.
- [Nurlygayanova, Abdullin] Нурлыгаянова Г.И., Абдуллин Ш.Р. 2016. Биоразнообразие и распространение харовых водорослей в водоемах Республики Башкортостан. — В кн.: Актуальные вопросы университетской науки: сборник научных трудов. Вып. 2. Уфа. С. 307–309.
- [Prisadskiy] Присадский. 1914. Предварительный отчетъ по изслѣдованію озеръ на Восточномъ склонѣ Урала. — Извѣстія Императорскаго русскаго географическаго общества. 50 (5, 6): 253–275.
- Romanov R.E. 2018. Charophytes (Charales, Charophyceae) from North-Eastern and Central Eurasia. — In: The international field workshop “Cryptogams of North Asia”. Book of proceedings. Russia, Irkutsk — Khamar-Daban Range, September 4–9. P. 26–27. <https://doi.org/10.31255/cna.irk-26-27>

- Romanov R.E. 2022. Typification and clarification of species concepts of *Chara fischeri* Migula and *C. gobiana* Vilhelm. — *Notulae Algarum*. 233: 1–4.
- Romanov R.E., Abdullin Sh.R. 2018. *Chara kirghisorum* (Charales): lectotypification, first reliable record in Europe and update of species distribution in Russia. — *Phytotaxa*. 362(2): 220–226.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.362.2.8>
- [Romanov et al.] Романов Р.Е., Чемерис Е.В., Вишняков В.С., Чепинога В.В., Азовский М.Г., Куклин А.П., Тимофеева В.В. 2014. *Chara strigosa* (Streptophyta: Charales) в России. — *Бот. журн.* 99 (10): 1148–1161.
<https://doi.org/10.1134/S1234567814100097>
- [Romanov et al.] Романов Р.Е., Чемерис Е.В., Жакова Л.В., Иванова А.В., Палагушкина О.В. 2018а. Харовые водоросли (Charales, Charophyceae) Среднего Поволжья (Россия): конспект видов и оценка необходимости охраны. — *Nature Conservation Research. Заповедная наука*. 3 (Suppl. 2): 1–20.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2018.044>
- [Romanov et al.] Романов Р.Е., Ефимов Д.Ю., Макаева Е.Г., Шауло Д.Н., Киприянова Л.М., Зотина Т.А., Поспелов И.Н., Эбель А.Л., Зарубина Е.Ю., Полянская Д.Ю. 2022. Харовые водоросли (Characeae, Charophyceae) Енисейской Сибири. — *Turczaninowia*. 25(2): 19–46.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.25.2.2>
- Romanov R.E., Kipriyanova L.M. 2010. Charophyte species diversity and distribution on the south of the West-Siberian Plain. — *Charophytes*. 2: 72–86.
- Romanov R.E., Patova E.N., Teteryuk B.Yu., Chemeris E.V. 2018b. Charophytes (Charales, Charophyceae) on the north-eastern edge of Europe: is it something different across Northern Europe in their diversity and biogeography? — *Nova Hedwigia, Beihefte*. 147: 161–181.
<https://doi.org/10.1127/nova-suppl/2018/016>
- [Romanov et al.] Романов Р.Е., Шилов М.П., Беляков Е.А., Лапиров А.Г., Бирюкова О.В. 2015. Флористические находки харовых водорослей (Streptophyta: Charales) в Средней России. — *Бюл. МОИП. Отдел биологический*. 120 (3): 78–79.
- [Shkundina et al.] Шкундина Ф.Б., Дубовик И.Е., Шарипова М.Ю., Габидуллина Г.Ф. 2013. Краткий определитель водорослей Башкортостана: Уч. пособие. Уфа. 196 с.
- Shorthouse D.P. 2010. SimpleMapp, an online tool to produce publication-quality point maps. <https://www.simplemapp.net>
- Sinkevičienė Z. 2019. Peculiarities of *Chara filiformis* (Charales, Charophyceae) distribution and oospore sizes in Lithuania. — *Webbia*. 74 (1): 133–138.
<https://doi.org/10.1080/00837792.2019.1607501>
- [Veisberg, Isakova] Вейсберг Е.И., Исакова Н.А. 2010. Видовой состав Charophyta водоемов Челябинской области. — *Бот. журн.* 95 (10): 1437–1443.
- [Veisberg, Isakova] Вейсберг Е.И., Исакова Н.А. 2018. Дополнение к флоре харовых и желто-зеленых водорослей (Charales, Vaucheriales) Челябинской области (Южный Урал, Россия). — *Turczaninowia*. 21 (2): 47–54.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.2.6>
- [Vesnin] Веснин Н.М. 1984. Растительные сообщества, устойчивые в условиях шахтных вод. — В кн.: Экологические аспекты оптимизации техногенных ландшафтов. Свердловск. С. 40–46.
- [Vilhelm] Вильгельм Я. 1930. Дополнение к изучению харовых водорослей СССР. — *Изв. Бот. сада АН СССР*. 29 (5–6): 582–596.
- [Yamalov et al.] Ямалов С.М., Голованов Я.М., Бактыбаева З.Б., Петров С.С. 2014. Водная растительность Южного Урала (Республика Башкортостан). I. Классы Lemnetae и Charatea. — *Растительность России*. 24: 124–141.
<https://doi.org/10.31111/vegrus/2014.24.124>
- [Yatsenko-Stepanova et al.] Яценко-Степанова Т.Н., Немцева Н.В., Шабанов С.В. 2005. Альгофлора Оренбуржья. Екатеринбург. 202 с.

CHAROPHYTES (CHARALES, CHARACEAE) OF THE REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN (SOUTH URAL)

R. E. Romanov^{a, #} and Sh. R. Abdullin^b

^aKomarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

^bFederal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of RAS
100-letiya Vladivostoka Ave., 159, Vladivostok, 690022, Russia

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

Eleven species of charophytes from three genera, *Chara*, *Nitella* and *Nitellopsis*, were found in the Republic of Bashkortostan according to herbarium collections and field studies covering the years 1915–2016, among them one newly recorded genus *Nitellopsis* and four new records of species, namely *Chara contraria*, *C. papillosa*, *C. subspinosa*, and *Nitella obtusa*. These data allowed re-assessment of few records known from published sources. Biotope and ecoregion preferences of the species were outlined. Most species have been known from the region of study for a long time. Hard water lakes and, especially, water bodies of rich minerotrophic fens are most important regional habitats of charophytes. Some populations of stenobiont species seem to be stable despite significant human transformation of Bashkortostan natural environment. A tentative Red List of charophytes of the Republic of Bashkortostan was suggested.

Keywords: *Chara*, *Nitella*, *Nitellopsis*, distribution, ecology, protection, Red List, Republic of Bashkortostan, South Ural

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are most grateful to the curators of herbaria for the possibility to study the collections listed, and to A.V. Ivanova (Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences) for sharing charophyte specimens. This work was supported by the project “Flora and taxonomy of algae, lichens and bryophytes in Russia and phytogeographically important regions of the world” (no. 121021600184-6) of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences and the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (theme no. 121031000117-9).

REFERENCES

- Abdullin Sh.R., Bagmet V.B. 2018. Cyanobacteria and algae of phototrophic plankton and benthos of Lake Aslikul. — In: Prirodnye usloviya i biota Prirodnogo parka Asly-Kul' [Natural environment and biota of the Natural Park Asly-Kul']. Ufa. P. 28–37 (In Russ.).
- Baisheva E.Z., Bikbaev I.G., Martynenko V.B. 2018. Bryophyte flora of “Naratsaz Tract” Natural Monument (Republic of Bashkortostan, the Bashkir Cis-Ural). — Proceedings of Samara Scientific Centre RAS. 20 (5): 81–86 (In Russ.).
- Bogdanov V.D., Bogdanova E.N., Gos'kova O.A., Morozova L.M., Nekrasova L.S., Stepanov L.N., Yarushina M.I. 2007. Otzenka ekologicheskogo sostoyaniya i rekreatzionnoy emkosti ekosistemy ozera Peschanoye [Assessment of ecological state and recreational capacity of ecosystem of Lake Peschanoye]. Yekaterinburg. 141 p. (In Russ.).
- Characeae of Europe. 2023. Berlin-Heidelberg. In press.
- Fedtschenko O.A., Fedtschenko B.A. 1894. Materialy dlya flory Ufimskey gubernii [Materials for flora of Ufa Guberniya]. — Materialy k poznaniyu fauny i flory Rossiyskoy imperii. Otdel botanicheskiy. 2: 57–437 (In Russ.).
- Gregor T. 2016. Nomenklatur. — In: Armleuchteralgen — Die Characeen Deutschlands. Arbeitsgruppe Characeen Deutschlands. Berlin, Heidelberg. P. 51–55. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-47797-7>
- Gulamanova G.A., Krivosheev M.M. 2020. *Chara kirghisorum* (Charales) v Respublike Bashkortostan: novaya nakhodka redkogo vida [*Chara kirghisorum* (Charales) in the Republic of Bashkortostan: new record of rare species]. — In: Aktual'nye voprosy okhrany bioraznoobraziya na zapovednykh territoriyakh: Mater. Vseros. nauchn.-prakt. konf. s mezhdunarod. uchastiem. Ufa. P. 105–106 (In Russ.).
- Hollerbach M.M. 1950. Sistematicheskii spisok kharovykh vodoroslei obnaruzhennykh v predelakh SSSR po 1935 g. vklyuchitelno [The systematic list of charophytes discovered inside of USSR until 1935 inclusive]. — Acta Instituti Botanici Academiae Scientiarum URSS. Fasc. 2. Plantae cryptogamae. 5: 20–94 (In Russ.).
- Hollerbach M.M., Krassavina L.K. 1983. Opredelitel presnovodnykh vodorosley SSSR. Vyp. 14. Kharovyye vodorosli — Charophyta [The identification manual of freshwater algae of the USSR. Iss. 14. The charophytes — Charophyta]. Leningrad. 190 p. (In Russ.).
- iNaturalist [2023]. URL: www.inaturalist.org (Accessed 07 April 2023).
- Jiménez-Alfaro B., Hájek M., Ejrnaes R., Rodwell J., Pawlikovski P., Weeda E.J., Laitinen J., Moen A., Bergamini A., Aunina L., Sekulová L., Tahvaninen T., Gillet F., Jandt U., Dítě D., Hájková P., Corriol G., Kondelin H., Díaz T.E. 2014. Biogeographic patterns of base-rich fen vegetation across Europe. — Applied Vegetation Science. 17 (2): 367–380. <https://doi.org/10.1111/avsc.12065>
- Kapitonova O.A. 2021. Flora makrofitov Vyatsko-Kamskogo Predural'ya [The flora of macrophytes of Vyatka-Kama piedmont of the Ural Mountains]. Yaroslavl'. 568 p. (In Russ.).
- Kolada A. 2021. Charophyte variation in sensitivity to eutrophication affects their potential for the trophic and ecological status indication. — Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 422 (30): 1–12. <https://doi.org/10.1051/kmae/2021030>
- Kotkova V.M., Afonina O.M., Androsova V.I., Arslanov S.N., Belyakov E.A., Chernova A.M., Czernyadjeva I.V., Davydov E.A., Doroshina G.Ya., Erokhina O.V., Garin E.V., Gorbunova I.A., Grishutkin O.G., Guziev Kh.Yu., Ignatenko M.E., Ignatov M.S., Ivchenko T.G., Kapitonov V.I., Kharpukhaeva T.M., Komarova A.S., Kuzmina E.Yu., Liksakova N.S., Markarova M.A., Melekhin A.V., Philippov D.A., Potemkin A.D., Romanov R.E., Ryzhkova P.Yu., Shiryayeva O.S., Sonina A.V., Storozhenko Yu.V., Tarasova V.N., Timdal E., Vishnyakov V.S., Yakovchenko L.S., Yatsenko-Stepanova T.N. 2022. New cryptogamic records. 10. — Novosti sistematiki nizshikh rasteniy. 56 (2): 477–517 (In Russ.). <https://doi.org/10.3111/nsnr/2022.56.2.000>
- Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan. Vol. II. Mo-khoobraznye, vodorosli, lishayniki i griby. [Red Data Book of the Republic of Bashkortostan] 2002. Ufa. 101 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan. Redkie i ischezayushie vidy vysshykh sosudistyykh rasteniy. Mo-khoobraznye, vodorosli, lishayniki i griby. Redkie i ischezayushie vidy zhivotnykh [Red Data Book of the

- Republic of Bashkortostan. Rare and endangered species of higher vascular plants. Bryophytes, algae, lichens and fungi. Rare and endangered species of animals]. 2007. Ufa. 528 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan. T. 1. Rasteniya i griby. [Red Data Book of the Republic of Bashkortostan. Vol. 1. Plants and fungi]. 2021. Moscow. 392 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Komi [Red Data Book of the Komi Republic]. 2019. Syktyvkar. 768 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Udmurtskoy Respubliki. Rasteniya [Red Data Book of the Udmurt Republic] 2012. Cheboksary. 458 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Chelyabinskoy oblasti. Zhivotnye. Rasteniya. Griby [Red Data Book of the Chelyabinsk Region. Animals. Plants. Fungi]. 2017. Moscow. 504 p. (In Russ.).
- Kulikov N.V., Chebotina M.Ya., Bochenin V.F. 1977. Nakoplenie ^{90}Sr i ^{137}Cs nekotorymi komponentami biotzenoza kharovykh vodorosley [Accumulation of ^{90}Sr and ^{137}Cs with several components of charophyte bio-coenose]. — *Ekologiya*. 1: 46–54 (In Russ.).
- Kuzyakhmetov G.G., Shkundina F.B., Dubovik I.E., Sharipova M.Yu., Sayfullina Z.N., Minibaev R.G. 1995. Kratkiy opredelitel' vodorosley Bashkortostana: Uchebnoye posobie [Concise guide for algae of Bashkortostan: Study aid]. Ufa. 128 p. (In Russ.).
- Nurlygayanova G.I., Abdullin Sh.R. 2016. Bioraznoobrazie i rasprostraneniye kharovykh vodorosley v vodoemakh Respubliki Bashkortostan [Biodiversity and distribution of charophytes in water bodies of the Republic of Bashkortostan]. — In: Aktual'nye voprosy universitetskoy nauki: sbornik nauchnykh trudov. Vyp. 2. Ufa. P. 307–309 (In Russ.).
- Prisadskiy. 1914. Predvaritel'nyy otchet po izsledovaniyu ozer na Vostochnom sklone Urala [The preliminary report for study of lakes at eastern slope of Ural]. — *Izvestiya Imperatorskago russkago geograficheskago obshchestva*. 50 (5, 6): 253–275 (In Russ.).
- Romanov R.E. 2018. Charophytes (Charales, Charophyceae) from North-Eastern and Central Eurasia. — In: The international field workshop “Cryptogams of North Asia”. Book of proceedings. Russia, Irkutsk, Khमार-Daban Range, September 4–9. P. 26–27. <https://doi.org/10.31255/cna.irk-26-27>
- Romanov R.E. 2022. Typification and clarification of species concepts of *Chara fischeri* Migula and *C. gobiana* Vilhelm. — *Notulae algarum*. 233: 1–4.
- Romanov R.E., Abdullin Sh.R. 2018. *Chara kirghisorum* (Charales): lectotypification, first reliable record in Europe and update of species distribution in Russia. — *Phytotaxa*. 362 (2): 220–226. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.362.2.8>
- Romanov R.E., Chemeris E.V., Vishnyakov V.S., Chepino-ga V.V., Azovskii M.G., Kuklin A.P., Timofeeva V.V. 2014. *Chara strigosa* (Streptophyta: Charales) in Russia. — *Bot. Zhurn.* 99(10): 1148–1161 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1234567814100097>
- Romanov R.E., Chemeris E.V., Zhakova L.V., Ivanova A.V., Palagushkina O.V. 2018a. The charophytes (Charales, Charophyceae) from the Middle Volga Region (Russia): synopsis of localities and species protection. — *Nature Conservation Research*. 3 (Suppl. 2): 1–20 (In Russ.). <https://doi.org/10.24189/ncr.2018.044>
- Romanov R.E., Efimov D.Yu., Makeeva E.G., Shaulo D.N., Kipriyanova L.M., Zotina T.A., Pospelov I.N., Ebel A.L., Zarubina E.Yu., Polyanskaya D.Yu., 2022. The charophytes (Characeae, Charophyceae) from the Yenisey Siberia (Russia). — *Turczaninowia*. 25(2): 19–46 (In Russ.). <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.25.2.2>
- Romanov R.E., Kipriyanova L.M. 2010. Charophyte species diversity and distribution on the south of the West-Siberian Plain. — *Charophytes*. 2: 72–86.
- Romanov R.E., Patova E.N., Teteryuk B.Yu., Chemeris E.V. 2018b. Charophytes (Charales, Charophyceae) on the north-eastern edge of Europe: is it something different across Northern Europe in their diversity and biogeography? — *Nova Hedwigia, Beihefte*. 147: 161–181. <https://doi.org/10.1127/nova-suppl/2018/016>
- Romanov R.E., Shilov M.P., Belyakov E.A., Lapirov A.G., Biryukova O.V. 2015. New species records of charophytes (Charales, Streptophyta) in Central Russia. — *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*. 120 (3): 78–79 (In Russ.).
- Shkundina F.B., Dubovik I.E., Sharipova M.Yu., Gabidullina G.F. 2013. Kratkiy opredelitel' vodorosley Bashkortostana: Uchebnoye posobie [Concise guide for algae of Bashkortostan: Study aid]. Ufa. 196 p. (In Russ.).
- Shorthouse D.P. 2010. SimpleMappr, an online tool to produce publication-quality point maps. <https://www.simplemappr.net>
- Sinkevičienė Z. 2019. Peculiarities of *Chara filiformis* (Charales, Charophyceae) distribution and oospore sizes in Lithuania. — *Webbia*. 74 (1): 133–138. <https://doi.org/10.1080/00837792.2019.1607501>
- Veisberg E.I., Isakova N.A. 2010. Species composition of Charophyta in the Chelyabinsk Region waterbodies. — *Bot. Zhurn.* 95 (10): 1437–1443 (In Russ.).

- Veisberg E.I., Isakova N.A. 2018. Addition to the flora of charophytes and xanthophytes (Charales, Vaucheriales) of the Chelyabinsk Region (South Ural, Russia). — *Turczaninowia*. 21(2): 47–54 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.2.6>
- Vesnin N.M. 1984. Rastitel'nye soobshchestva, ustoychivye v usloviyakh shakhtnykh vod [Plant communities resilient in mine drainage environment]. — In: Ecological aspects of optimization of technogenic landscapes. Sverdlovsk. P. 40–46 (In Russ.).
- Vilhelm J. 1930. Ad Characearum Europae orientalis et Asiae cognitionem additamentum. — *Izv. Bot. Sada Akad. Nauk S.S.S.R.* [Bulletin du Jardin Botanique Principal de l'URSS]. 29 (5–6): 582–596 (In Russ. and Latin).
- Yamalov S.M., Golovanov Ya.M., Baktybaeva Z.B., Petrov S.S. 2014. Aquatic vegetation of the South Urals (Bashkortostan Republic) I. Classes Lemnetaea and Charetea. — *Vegetation of Russia*. 24: 124–141 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/vegrus/2014.24.124>
- Yatsenko-Stepanova T.N., Nemtseva N.V., Shabanov S.V. 2005. Al'goflora Orenburzh'ya [Algal flora of the Orenburg Region]. Yekaterinburg. 202 p. (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

МХИ ЛЕСНЫХ БОЛОТ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2023 г. О. Ю. Писаренко^{1,2,*}

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

²Новосибирский государственный университет
ул. Пирогова, 2, Новосибирск, 630090, Россия

*e-mail: o_pisarenko@mail.ru

Поступила в редакцию 22.05.2023 г.

После доработки 25.06.2023 г.

Принята к публикации 05.07.2023 г.

В результате многолетних бриологических исследований лесных болот (согр) южной периферии Западной Сибири выявлено 133 вида мхов. Приводится сводный список с указанием встречаемости и распределения; обсуждаются особенности экологии некоторых видов. Выявлено, что березовые и еловые согры (фоновые и редкие для исследуемой территории типы сообществ) примерно равны по бриофлористическому богатству; более половины видов являются общими для обоих типов сообществ; с высоким постоянством встречаются не более 1/5 зарегистрированных видов, подавляющее большинство отмечены единично. Выраженный микрорельеф в сограх и, соответственно, разнообразие микроместообитаний, обеспечивает сосуществование в одном контуре видов различной экологии и происхождения. На широтном градиенте, в лесных болотах южной тайги и подтайги разнообразие мхов примерно одинаково, далее к югу оно уменьшается, а в степной зоне сокращается более чем наполовину, до набора из 43 наиболее распространенных и постоянных видов.

Ключевые слова: мхи, бриофлора, болота, заболоченные леса, согра, подтайга, лесостепь, степь, редкие виды, *Alnetea glutinosae*

DOI: 10.31857/S0006813623070049, **EDN:** YCJYOI

На Западно-Сибирской равнине болота в сумме занимают около 50% ее территории и играют средообразующую роль: влияют на общий водобаланс, радиационный баланс, на тепловой режим и т.д. (Bolota..., 1976). Общеизвестна углерод-депонирующая функция болот (Titlyanova, Vishnyakova, 2022). Планомерное изучение болот Западной Сибири продолжается уже более ста лет (Liss et al., 2001). Накоплен огромный массив данных о факторах и механизмах заболачивания, о закономерностях формирования болот в разных геоморфологических условиях, о сукцессиях болотных биогеоценозов, о происхождении, возрасте, строении и свойствах торфяных залежей и т.д. Однако, по мнению Е.Д. Лапшиной (Lapshina, 2003), флора и растительность болот Западной Сибири к началу XXI века оставались изучены крайне недостаточно, особенно в отношении мохообразных. Бриологические работы были немногочисленны, а опубликованные материалы часто скудны; так, статья с многообещающим названием “Материалы к изучению бриофлоры лугов и болот лесостепной и степной зон Западной Сибири” (Logutenko, 1963) содержала список всего из 26 видов с указанием для каждого 1–3 место-

нахождений (исключением является лишь *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst., для которого перечислено 12 точек). Лесные болота южной части территории долгое время вообще выпадали из внимания исследователей (Romanova, 1985). При этом лесные болота (согры) представляют особый интерес: среди всех известных типов болот согры выделяются наиболее высоким флористическим богатством, играют важную роль в поддержании биологического разнообразия регионов (Lapshina, 2003).

Первый сводный список, обобщающий все существующие указания разных авторов по составу растений, отмеченных на болотах в любой части Западной Сибири от тундровой до степной зоны, включал 497 видов высших растений – 321 вид сосудистых растений, 137 видов мхов и 39 видов печеночников (Liss et al., 2001); из них для тундровой зоны указывались 75 видов сосудистых и 109 видов мхов, для таежной – 287 и 81, и для лесостепной – 206 и 62 видов соответственно. Список преследовал общие инвентаризационные задачи, широтно-зональное и ценоотическое распределение видов в нем охарактеризованы схематично. Опубликованная через два года

“Флора болот юго-востока Западной Сибири” (Lapshina, 2003) существенно дополнила данные по экологии и распространению видов; в работе приведено 344 вида сосудистых растений и 242 вида мохообразных, из которых 181 — мхи. Однако для южной периферии Западной Сибири монографиями Лапшиной (Lapshina, 2003, 2010) проблема слабой изученности не была закрыта, поскольку положенные в основу этих работ материалы были собраны в основном в подзоне южной тайги, самые южные ключевые участки, озеро Таргач и поселок 86-й квартал, находятся на 56°22′ и 56°15′ с. ш.

В восполнение пробела мы сосредоточили усилия на изучении болот южнее расположенных районов — подтаежных и лесостепных. По результатам исследований была опубликована серия статей: выполнена характеристика фитоценотического разнообразия заболоченных еловых и березовых лесов, составлен продромус заболоченных лесов южной периферии Западной Сибири, включающий три порядка, три союза, девять ассоциаций и три субассоциации класса *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946 (Lashchinsky et al., 2014; Lashchinsky, Pisarenko, 2016; Pisarenko, Lashchinsky, 2020). Бриофлористические данные до настоящего времени остались в основном не обнародованными.

Цель этой работы — обобщить и проанализировать накопленную информацию по бриокомпоненту еловых и березовых согр южной периферии Западной Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Обследования болотных сообществ проводились с 1998 по 2016 г. в Омской, Новосибирской, Кемеровской и Томской областях и в северной равнинной части Алтайского края. Выбор участков осуществлялся на основе анализа крупномасштабных топографических карт (1 : 200000—1 : 25000) и космических снимков среднего (Landsat) и высокого (QuickBird) разрешения. При полевых работах выполнялось полное геоботаническое описание на пробных площадках 20 × 20 м, по стандартной методике (Polevaeva..., 1964); для всех описаний сделана геопривязка с использованием 12-канального GPS в системе координат WGS-84. Затем проводилось детальное бриоописание, сопровождаемое сборами мхов всех основных экотопов (подстилки, валежа, стволов деревьев). Всего обследовано 302 участка лесных болот, главным образом в подтаежной и лесостепной биоклиматических подзонах Западно-Сибирской равнины (рис. 1).

Геоботанические описания и бриоописания различных уровней хранятся в Интегрированной ботанической информационной системе IBIS

(Zverev, 2007). Все собранные образцы редких и спорадично встречающихся видов мхов оформлены в гербарий; для относительно частых видов хранятся как минимум по одному образцу для каждого района работ. Материалы находятся в гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NSK). Дубликаты наиболее интересных и объемных образцов переданы в МНА и LE. Этикетки гербаризированных образцов хранятся в виде электронной таблицы и регулярно конвертируются в состав объединенной онлайн-базы “Гербарные образцы Флоры мхов России” (Ivanov et al., 2017; Herbarium ..., 2023). Названия видов мхов в статье следуют принятым во “Флоре мхов России” (Ignatov et al., 2017, 2018, 2020, 2022; Taxonomic..., 2023). Названия сосудистых растений даны согласно “Конспекту флоры Азиатской России” (Malyshev et al., 2012).

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Абсолютные высоты на рассматриваемой территории варьируют от ~100 до ~350 м над уровнем моря; поверхность повсеместно сложена мощной, в десятки метров, толщей рыхлых четвертичных отложений. В геоморфологическом отношении территория включает несколько районов, различающихся, на фоне общей выровненности, особенностями рельефа (Gorodetskaya, Lazukov, 1975; Zanin, 1958; Nikolayev, 1988). Для северо-западной части (Ишимская и Барабинская равнины) специфичной чертой является выраженный мезорельеф, образованный чередованием невысоких пологих грив (размером до 2—4 км в длину и несколько сот метров в ширину) и межгривных понижений, с перепадами высот 10—20 м. Юго-западная часть, Кулунда — характеризуется многочисленными котловинами конечных и бессточных озер и развитием западного рельефа; это самый пониженный и плоский район изученной территории: средние высоты составляют 100—140 м, величина вертикального расчленения в пределах 5—10 м. К востоку территория повышается до 300—350 м, переходит в предгорные равнины у северного края Алтае-Саянской горной страны — Приобское плато, Присалаирскую равнину, Колывань-Томскую возвышенность; современный рельеф здесь имеет эрозионное происхождение, его главнейшей особенностью является сложная система овражно-балочной сети (Zanin, 1958; Nikolayev, 1988); глубина вреза речных долин может достигать 100 м. Далее на востоке примыкает полого-холмистая аллювиальная Приаргинская наклонная равнина, к северу она плавно понижается до минимальных отметок 105 м. Юго-восточная часть исследованной территории — Кузнецкая котловина — с геоморфологической точки зрения относится к Алтае-Саян-

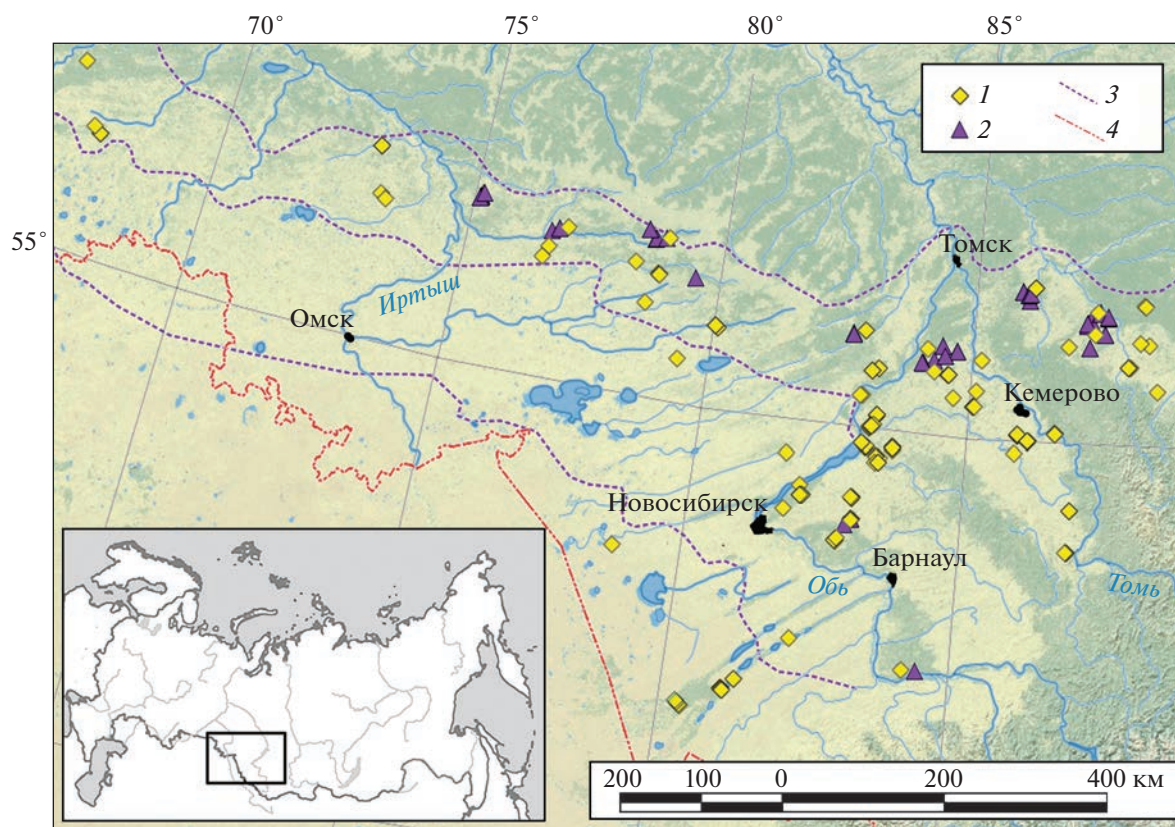


Рис. 1. Локализация обследованных массивов лесных болот.

1 – березовые согры; 2 – еловые согры; 3 – граница биоклиматических зон и подзон; с севера на юг – подзона южной тайги, подзона подтайги, зона лесостепи, зона степи (Ил'ина, 1985); 4 – граница России.

Fig. 1. Localities of studied swamp forests.

1 – birch (*Betula pubescens*) swamp forests; 2 – spruce (*Picea obovata*) swamp forests; 3 – border of bioclimatic zones and sub-zones; from north to south – south taiga, subtaiga, forest-steppe, steppe (Il'ina, 1985); 4 – border of Russia.

ской горной области (Olyunin, 1975; Vdovin, 1988). С трех сторон котловина ограничена горными сооружениями – Салаирским кряжем, Горной Шорией и Кузнецким Алатау, а на севере не имеет четкой границы и сливается с ландшафтами Колывань-Томской возвышенности; основная часть расположена в условиях лесостепной подзоны. Для котловины характерен хорошо разработанный эрозионный рельеф с густой сетью оврагов и балок.

Климат территории резко континентальный. Гидротермические показатели закономерно изменяются в широтном направлении: среднегодовая температура воздуха с севера на юг возрастает от -1°C до $+1.5^{\circ}\text{C}$; годовая сумма эффективных температур ($T > 10^{\circ}\text{C}$) возрастает от 1700°C до 2450°C (Novosibirskaya..., 1978). Безморозный период составляет 100–125 дней. Среднегодовое количество осадков варьирует от 450–500 мм на северной окраине территории до 250–300 мм в степной Кулунде. Продолжительность периода с устойчивым снежным покровом – 140–160 дней (Nauchno-prikladnoy..., 1993).

Широтную полосу в пределах примерно 55° – 57° с.ш. в Западной Сибири выделяют в качестве особой биоклиматической подзоны – подтайги; зональной растительностью выступают травяные осиновые и березовые леса (Gorodkov, 1916; Krylov, 1961; Ermakov et al., 1991). Южнее, в подзоне лесостепи, процент лесистости территории снижается; зональной растительностью становится мозаика березовых и осиновых травяных лесов с остепненными лугами или луговыми степями, в травостое снижается участие мезогигрофитов и мезофитов (Lavrenko, 1985; Makunina, 2016). Травяные мелколиственные леса и луговые и степные сообщества приурочены к дренированным участкам, в понижениях огромные пространства заняты разнообразными болотами. В схеме болотного районирования Западной Сибири, в северной части подтайги происходит смена болотных зон: верховые олиготрофные сфагновые болота, характерные для таежной зоны, замещаются к югу мезотрофными и евтрофными осоково-гипновыми и лесными болотами (Kats, 1971; Volota..., 1976; Liss, Berezina, 1981).

Лесные болота (согры) в Сибири выступают викариантами европейским черноольшаникам (Lapshina, 2010). Облик и состав лесных болот на широтном градиенте изменяется. В таежной зоне Западной Сибири эдификаторную роль в сограх играют хвойные породы: доминирует ель, иногда при значительном участии кедра, иногда с примесью лиственницы или (и) сосны; березовые согры в таежной зоне встречаются изредка и, по мнению Лапшиной, представляют собой пирогенные варианты (Lapshina, 2003, 2010). В подтайге Западной Сибири березовые леса являются коренными; заболоченные осоковые и кочкарно-осоковые березовые согры широко распространены. В Барабинской низменности они занимают слабо дренированные межгрядные пространства и пониженные временно избыточно переувлажненные участки в центральных частях лесных массивов; на приподнятых предгорных равнинах в условиях выработанной овражно-балочной сети, образуют по плоским днищам логов полосы в несколько десятков метров шириной и в несколько сотен метров длиной (Korolyuk, 1993; Lashchinsky et al., 2014). В левобережье в Приобской лесостепи и в степной зоне березовые согры встречаются в центральных пониженных частях ложбин древнего стока и крупных блюдцеобразных западин. В эколого-флористической классификации березовые согры относятся к классу *Alnetea glutinosae*, порядкам *Alnetalia glutinosae* Tx. 1937 и *Salicetalia auritae* Doing 1962 (Pisarenko, Lashchinsky, 2020).

Физиономически и флористически сообщества довольно однообразны. Разреженный древесный ярус сомкнутостью 0.3–0.4 (0.6) образован *Betula pubescens* Ehrh.; деревья низкорослые, в большинстве случаев не превышают 14–16 м при диаметре стволов около 20–24 см. Подлесок от полностью отсутствующего до довольно густого, с проективным покрытием до 40–60%; обычны *Salix cinerea* L., *Ribes nigrum* L., *Frangula alnus* Mill. Проективное покрытие травяного яруса варьирует от 20 до 60–80%; наиболее постоянны и обильны *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Equisetum fluviatile* L., *Thelypteris palustris* Schott и крупные кочкообразующие осоки *Carex appropinquata* Schum. и *C. cespitosa* L. Осоковые кочки могут иметь высоту до 50 см; занимаемая ими площадь варьирует в разных сообществах. Межкочья весной и во влажные годы летом залиты водой, в сухие периоды года полностью пересыхают. Доминантами и содоминантами травостоя могут также выступать *Carex rostrata* Stokes, *C. riparia* Curt., *C. acutiformis* Ehrh., *C. elata* subsp. *omskiana* (Meinsh.) Jalas, *C. juncella* (Fries) Th. Fries, *C. elongata* L., *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *C. canescens* (Web) Roth. Обычно присутствуют в небольшом обилии *Phragmites australis* (Gav.) Trin ex Steud., *Lysimachia vulgaris* L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb., *Rumex aquaticus* L., *Scutellaria galericulata* L., *Epilo-*

bium palustre L. и другие виды болотного разнотравья. Мощность торфяного горизонта составляет около 20–40 см. Комплексный микрорельеф и переменный режим увлажнения обеспечивают совместное произрастание видов с контрастными экологическими характеристиками. Напочвенный моховой покров фрагментарный. Мхи отсутствуют на участках с сомкнутым травостоем, а также в заливаемых водой межкочьях и в местах скопления березового опада и осоковой ветоши.

Еловые (*Picea obovata* Ledeb.) согры на рассматриваемой нами территории находятся на южном пределе распространения ели на равнине; они оторваны от южной границы сплошного распространения темнохвойных пород, редки и представлены небольшими изолированными массивами. Основным лимитирующим фактором является недостаток влаги в почве и приземном слое воздуха в середине вегетационного сезона; соответственно, еловые согры приурочены к местообитаниям с повышенным и стабильным увлажнением и повышенной влажностью воздуха — к речным долинам. В эколого-флористической классификации сообщество еловых согр в основном принадлежит порядку *Calamagrostio purpureae-Piceetalia obovatae* Lapshina 2010 класса *Alnetea glutinosae*; подробное описание сообществ дано нами ранее (Lashchinsky, Pisarenko, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в обследованных березовых и еловых сограх зарегистрировано 133 вида мхов (табл. 1). Значительная часть встречается в сограх редко: 55 видов отмечены менее чем в 10% обследованных контуров, из них 22 вида найдены лишь по одному разу. Регулярно, с III–V классами постоянства встречается лишь 1/6 от общего числа (21 вид).

Наиболее обычен и массов *Plagiomnium ellipticum*, образующий на отдельных участках моновидовые заросли площадью до нескольких квадратных метров. В постоянно влажных и обогащенных полуразложившейся органикой местах бывает обилен *Climacium dendroides*. В западинах с относительно долго стоящей водой разрастаются *Calliergon cordifolium* и *Calliergonella cuspidata*, часто встречается *Drepanocladus aduncus*. Мхи обильны на пониженных участках, но основное разнообразие связано с повышенными элементами микрорельефа. В экотопической структуре бриоценофлоры с западинами связано 22% видового состава, а 55% приурочены к приствольным повышениям и корневым лапам деревьев, валежу, верхушкам отмерших осоковых кочек и т.п. — обычны *Brachythecium mildeanum*, *Aulacomnium palustre*, *Dicranum bonjeanii*, *Timmia megapolitana*, *Campylium stellatum*; встречаются *Helodium blandowii*, *Tomentypnum nitens*,

Таблица 1. Встречаемость видов мхов на лесных болотах юга Западной Сибири
Table 1. Occurrence of moss species in swamp forests in the south of Westn Siberia

Виды/Species	Лесные болота/ Swamp forests			Экотоп/ Ecotope	Верность болотным местообит./ Swamp habitat adherence
	1	2	3		
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Schimp.	III	III	III	=	2
<i>Anomodon viticulosus</i> (Hedw.) Hook. et Taylor	u				2
<i>Anodontella longifolia</i> (Schleich. ex Brid.) Ignatov et Fedosov	u				2
<i>Atrichum flavisetum</i> Mitt.	u	+		=	2
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	III	IV	IV	~ =	4
<i>Barbula unguiculata</i> Hedw.		u		=	2
<i>Brachythecium campestre</i> (Müll. Hal.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel		u		=	2
<i>Brachythecium mildeanum</i> (Schimp.) Schimp.	III	IV	IV	=	3
<i>Brachythecium rivulare</i> Bruch, Schimp. et W. Gümbel		u		~	2
<i>Brachythecium rotaeianum</i> De Not.	II	II	II		2
<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel		u		=	2
<i>Brachythecium salebrosum</i> (Hoffm. ex F. Weber et D. Mohr) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	II	II	III	=	2
<i>Bryum bimum</i> (Schreb.) Turner	I	I	I	=	3
<i>Bryum creberrimum</i> Taylor	I	I	II	=	2
<i>Bryum lonchocaulon</i> Müll. Hal.		+		=	2
<i>Bryum moravicum</i> Podp.	u			=	2
<i>Bryum pallens</i> Sw.		u		=	1
<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb.	II	II	II	~	4
<i>Callicladium haldaneanum</i> (Grev.) H.A. Crum	III	III	III		2
<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	III	III	II	~	4
<i>Calliergon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	II	I		~	4
<i>Calliergon richardsonii</i> (Mitt.) Kindb.	I			~	5
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	III	III		~	4
<i>Calliergonella lindbergii</i> (Mitt.) Hedenäs	III	III		=	3
<i>Campylium chrysophyllum</i> (Brid.) J. Lange	I			=	2
<i>Campylium protensum</i> (Brid.) Kindb.	II	II		~	3
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) C.E.O. Jensen	I	II		~	4
<i>Campylophyllopsis sommerfeltii</i> (Myrin) Ochrya	II	I		=	2
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	I	II	II	=	2
<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	I	+		~	1
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	V	IV	II	~ =	4
<i>Conardia compacta</i> (Müll. Hal.) H. Rob.	u			=	5
<i>Cratoneuron filicinum</i> (Hedw.) Spruce		I		~	2
<i>Dicranum bonjeanii</i> De Not.	II	II	I	=	3
<i>Dicranum flagellare</i> Hedw.	II	I	II		2
<i>Dicranum fragilifolium</i> Lindb.	II				2
<i>Dicranum fuscescens</i> Turn.	II	II	I		2
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.	II	II	II		2
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.	II	II		=	2

Таблица 1. Продолжение

Виды/Species	Лесные болота/ Swamp forests			Экотоп/ Ecotope	Верность болотным местообит./ Swamp habitat adherence
	1	2	3		
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	I	+		=	2
<i>Dicranum undulatum</i> Schrad. ex Brid.	I	+		=	3
<i>Distichium capillaceum</i> (Hedw.) Bruch et Schimp.	I			=	5
<i>Ditrichum cylindricum</i> (Hedw.) Grout		u		=	2
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	III	IV	III	~	4
<i>Drepanocladus polygamus</i> (Schmp.) Hedenäs	I	I	I	~	3
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i> (Hedw.) Ignatov et Huttunen	II	+		=	2
<i>Fissidens adianthoides</i> Hedw.	I	I		=	2
<i>Fissidens bryoides</i> Hedw.	I			=	3
<i>Fissidens osmundoides</i> Hedw.	I			=	4
<i>Funaria hygrometrica</i> Hedw.	u	u		=	1
<i>Haplcladium microphyllum</i> (Sw. ex Hedw.) Broth.	I	I	II		2
<i>Helodium blandowii</i> (F. Weber et D. Mohr) Warnst.	III	II	II	~ =	4
<i>Herzogiella turfacea</i> (Lindb.) Z. Iwats.	II			=	2
<i>Homalia trichomanoides</i> (Hedw.) Brid.	II				4
<i>Hygroamblystegium humile</i> (P. Beauv.) Vanderp., Goffinet et Hedenäs	I	II	II	~	2
<i>Hygroamblystegium varium</i> (Hedw.) Mönk.	u	I	I		2
<i>Hylocomiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Ochyra et Stebel	III	I	I	=	2
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	IV	I		=	2
<i>Isopterygiella pulchella</i> (Hedw.) Ignatov et Ignatova	I			=	2
<i>Jochenia pallescens</i> (Hedw.) Hedenäs, Schlesak et D. Quandt	II	II	III		2
<i>Leptobryum pyriforme</i> (Hedw.) Wilson	II	II	I	=	2
<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	+	II	II	~	2
<i>Leskea polycarpa</i> Hedw.		I	I		2
<i>Lewinskya elegans</i> (Schwägr. ex Hook. et Grev.) F. Lara, Garilleti et Goffinet	II	II	II		2
<i>Mnium marginatum</i> (Dicks. ex With.) P. Beauv	u	+		=	5
<i>Mnium spinosum</i> (Voit) Schwägr.	I			=	4
<i>Mnium stellare</i> Hedw.	III	II		=	3
<i>Myrinia pulvinata</i> (Wahlenb.) Schimp.	u	u			2
<i>Myurella julacea</i> (Schwägr.) Schimp.	u			=	2
<i>Myuroclada longiramea</i> (Müll. Hal.) Min Li, Y.F. Wang, Ignatov et Huttunen	+			=	1
<i>Myuroclada maximowiczii</i> (G.G. Borshch.) Steere et W.B. Schofield		u		=	2
<i>Neckera pennata</i> Hedw.	I				2
<i>Nyholmiella obtusifolia</i> (Brid.) Holmen et E. Warncke	I	II	I		2
<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske		I		=	1
<i>Physcomitrium pyriforme</i> (Hedw.) Hampe		u		=	2
<i>Plagiomnium confertidens</i> (Lindb. et Arnell) T.J. Kop.	I			=	2
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.	III	III	III	=	2
<i>Plagiomnium drummondii</i> (Bruch et Schimp.) T.J. Kop.		+		=	2
<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J. Kop.	V	IV	II	~	4

Таблица 1. Продолжение

Виды/Species	Лесные болота/ Swamp forests			Экотоп/ Ecotope	Верность болотным местообит./ Swamp habitat adherence
	1	2	3		
<i>Plagiomnium medium</i> (Bruch et Schimp.) T.J. Kop.	I			~ =	1
<i>Plagiomnium rostratum</i> (Schrad.) T.J. Kop.	I	I	I	=	2
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Schimp.	II	II	II	=	3
<i>Plagiothecium latebricola</i> Bruch, Schimp. et W. Gümbel		+		=	3
<i>Plagiothecium svalbardense</i> Frisvoll	I	I		=	2
<i>Platydictya jungermannioides</i> (Brid.) H.A. Crum	u			=	5
<i>Platygyrium repens</i> (Brid.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	II	II	II		2
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	V	III	II	=	2
<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.		+		=	1
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	III	III	III	=	2
<i>Pohlia wahlenbergii</i> (F. Weber et D. Mohr) A.L. Andrews		I		~	1
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	I	+	I	~	2
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	I	II		=	2
<i>Polytrichum longisetum</i> Sw. ex Brid.		u		=	3
<i>Polytrichum strictum</i> Brid.		I		=	4
<i>Pseudoamblystegium subtile</i> (Hedw.) Vanderp. et Hedenäs		+			2
<i>Pseudobryum cinclidioides</i> (Huebener) T.J. Kop.	u			~	4
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	II	I		=	2
<i>Pylaisia condensata</i> (Mitt.) A. Jaeger	I	I			2
<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	II	II	III		2
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (Bruch et Schimp.) T.J. Kop.	II	I		~	4
<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.	II	+		~	4
<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	II	+		=	1
<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i> (Lindb.) T.J. Kop.	I			=	1
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	IV	III	II	=	2
<i>Sciuro-hypnum curtum</i> (Lindb.) Ignatov	I	I		=	2
<i>Sciuro-hypnum latifolium</i> (Kindb.) Ignatov et Huttunen		u		~	4
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i> (Starke) Ignatov et Huttunen	II	II	II	=	2
<i>Sciuro-hypnum starkei</i> (Brid.) Ignatov et Huttunen		I		=	2
<i>Sphagnum angustifolium</i> (Russow) C.E.O. Jensen	+	+		=	5
<i>Sphagnum balticum</i> (Russow) C.E.O. Jensen		+		~	5
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.		I		=	5
<i>Sphagnum centrale</i> C.E.O. Jensen	I	I		=	4
<i>Sphagnum divinum</i> Flatberg et Hassel	u	u		=	5
<i>Sphagnum fimbriatum</i> Wilson		I		=	3
<i>Sphagnum fuscum</i> (Schimp.) Klinggr.		I		=	5
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow	I	I		~	3
<i>Sphagnum jensenii</i> H. Lindb.		u		~	5
<i>Sphagnum platyphyllum</i> (Lindb. ex Braithw.) Warnst.		u		~	5
<i>Sphagnum russowii</i> Warnst.	II	I		=	4

Таблица 1. Окончание

Виды/Species	Лесные болота/ Swamp forests			Экотоп/ Ecotope	Верность болотным местообит./ Swamp habitat adherence
	1	2	3		
<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome	II	I	I	~	4
<i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Ångstr.	I	I	II	~	5
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow	III	I		=	4
<i>Stereodon pratensis</i> (W.D.J. Koch ex Spruce) Warnst.	II	II	III		4
<i>Straminergon stramineum</i> (Dicks. et Brid.) Hedenäs	u			~	5
<i>Symblepharis elongata</i> (I. Hagen) Fedosov, M. Stech et Ignatov	II	I		=	3
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.	II	I		=	2
<i>Thuidium assimile</i> (Mitt.) A. Jaeger	II	+		=	4
<i>Thuidium recognitum</i> (Hedw.) Lindb.	III	II		=	4
<i>Timmia megapolitana</i> Hedw.	IV	III		=	4
<i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	II	I		~ =	5
<i>Warnstorffia pseudostraminea</i> (Müll. Hal.) Tuom. et T.J. Kop.		+		~	2
<i>Weissia brachycarpa</i> (Nees et Hornsch.) Jur.		u		=	2
<i>Zygodon sibiricus</i> Ignatov, Ignatova, Z. Iwats. et B.C. Tan	u				2

Примечание.

Лесные болота: 1 — еловые согры, 2 — березовые согры подтайги и лесостепи, 3 — березовые согры степной зоны. *Встречаемость* видов дана в классах постоянства: V — 81–100%; IV — 61–80%; III — 41–60%; II — 21–40%; I — 11–20%; + < 10%; u — единственная находка.

Занимаемые экотопы:

~ пониженные и часто обводненные элементы микрорельефа, западины;

= повышенные элементы микрорельефа (приствольные повышения, осоковые кочки, корневые лапы деревьев, вывороты, валеж);

|| стволы деревьев.

Балл верности болотным местообитаниям приведен по Е.Д. Лапшиной (Lapshina, 2003): (5) виды облигатно связаны с торфяными и водно-болотными отложениями; (4) характерны для болот, имеют здесь высокую частоту встречаемости, но иногда растут и в других типах местообитаний; (3) на болотах широко распространены и обычны, но ценотический оптимум лежит за пределами болотных местообитаний; (2) неболотные (индифферентные) виды, заходят на болота по соответствующим нишам; (1) заходят на болота редко и случайно.

Note.

Swamp forests: 1 — spruce (*Picea obovata*) swamp forests, 2 — birch (*Betula pubescens*) swamp forests in subtaiga and forest-steppe zone, 3 — birch swamp forests in the steppe zone. The occurrence of species is ranked: V — 81–100%; IV — 61–80%; III, 41–60%; II, 21–40%; I, 11–20%; + < 10%; u — the only find.

Occupied ecotopes:

~ depressed and often flooded microrelief;

= elevated elements of the microrelief (trunk elevations, sedge tussocks, root paws of trees, eversion, fallen wood);

|| — tree trunks.

Swamp habitat adherence to mire habitats is ranked according to Lapshina (2003): (5) species are obligately associated with peat and bog habitats; (4) species are common in bogs, but sometimes grow in other types of habitats; (3) widespread and common in bogs, but the cenotic optimum is outside the mire habitats; (2) indifferent species, take place in mires in suitable habitats; (1) occur in mires rarely and accidentally.

Mnium stellare, *Thuidium recognitum* и др.; изредка на приствольных повышениях присутствуют небольшие куртинки сфагновых мхов, из которых более обычен *Sphagnum warnstorffii*. Доля видов эпифитно-эпиксильного комплекса в бриоценофлоре составляет 23%; спорадически встречаются *Amblystegium serpens*, *Callicladium haldaneanum*, *Jochenia pallescens*, *Lewinskya elegans*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Platygyrium repens*, *Pylaisia polyantha*, *Nyholmia obtusifolia* и др.

Хорошо выраженный микрорельеф и изменяющийся в течение вегетационного периода уровень грунтовых вод обеспечивают разнообразие и контрастность условий микроместообитаний. По отношению к фактору увлажнения среди выявленных видов преобладают гигромезофиты — 36%; 22% приходится на гигрофиты (приуроченные к обводненным западинам *Calliergon* spp., *Calliergonella cuspidata*, *Cratoneuron filicinum*, *Drepanocladus* spp., *Plagiomnium ellipticum*, *Pseudobryum*

cinclidioides и др.); 34% составляют мезофиты и 8% — ксеромезофиты, последние две группы образуют в основном виды эпифитно-эпиксильного комплекса. По отношению к фактору трофности абсолютно преобладают мезотрофные и мезоэвтрофные виды — 79%; 21% составляют олиго- и мезоолиготрофы (*Sphagnum* spp., *Dicranum bonjeanii*, *D. polysetum*, *D. undulatum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*, *Ptilium crista-castrensis* и др.).

Сравнение брионаселения еловых и березовых согр показало, что оба типа сообществ примерно равны по видовому разнообразию мхов — в них было отмечено 104 и 109 видов соответственно. Следует учесть, что характеристика еловых согр, редких на изученной территории сообществ, получена в результате обследования вдвое меньшего числа пробных площадей, нежели фоновых березовых — 93 против 209. В обоих типах присутствуют 80 из выявленных видов; в первую очередь это наиболее постоянные и массовые *Aulacomnium palustre*, *Brachythecium mildeanum*, *Climacium dendroides*, *Drepanocladus aduncus*, *Plagiomnium ellipticum*, *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*, *Timmia megapolitana*. Только в еловых сограх встречаются лесные мезофиты и мезогигрофиты *Dicranum fragilifolium*, *Fissidens bryoides*, *F. osmundoides*, *Herzogiella turfacea*, *Homalia trichomanoides*, *Isopterygiella pulchella*, *Mnium spinosum*, *Myuroclada longiramea*, *Neckera pennata*, *Plagiomnium confertidens*, *P. medium*, *Rhytidiadelphus subpinnatus* и др. Преимущественно с березовыми сограми связано разнообразие сфагнов (*Sphagnum balticum*, *S. capillifolium*, *S. fimbriatum*, *S. fuscum*, *S. jensenii*, *S. platyphyllum*), а также только здесь собраны *Polytrichum strictum*, *Warnstorfia pseudostraminea*. В значительной степени различия состава брионаселения еловых и березовых согр обеспечивают единично найденные виды: *Conardia compacta*, *Myurella julacea*, *Platydictya jungermannioides*, *Zygodon sibiricus* и др. (табл. 1) в случае первых, и *Brachythecium rutabulum*, *Barbula unguiculata*, *Ditrichum cylindricum*, *Myuroclada maximowiczii*, *Physcomitrium pyriforme*, *Polytrichum longisetum*, *Weissia brachycarpa* и др. в случае вторых.

Для лесных болот южнотаежной подзоны Западной Сибири известно 149 видов мхов (Lapshina, 2003), причем 36 из них отмечены лишь по одному разу; список получен обобщением данных 365-и геоботанических описаний. Т.е. общий уровень бриоразнообразия согр в широтном ряду южной части лесной зоны остается приблизительно равным.

Е.Д. Лапшина предлагает дифференцировать виды по степени верности болотным местообитаниям, ранжируя их в пять групп (от облигатно связанных с торфяными болотами до неболотных видов, заходящих на болота редко и случайно (табл. 1) и выделяя верные болотные виды в каче-

стве ядра болотной флоры (Lapshina, 2003). В этих терминах, к верным болотным видам среди зарегистрированных в южнотаежных сограх относится 68 видов (46%); а в сограх изученной нами территории — 55 видов (41%).

При сравнении видовых списков было выявлено, что 109 видов (или более 2/3) из отмеченных в южнотаежных сограх встречаются и в сограх изученной нами территории; причем 74 из них — те, что отмечены и в еловых и в березовых сограх; среди последних 54 относятся к верным болотным видам.

Из видов, отмеченных в южнотаежных сограх, 43 не найдены в сограх подтайги и лесостепи; практически все они и в южнотаежных сограх найдены единично. Половина из них являются неболотными видами (*Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch., *Atrichum tenellum* (Roehl.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel, *Brachytheciastrum velutinum* (Hedw.) Ignatov et Huttunen, *Brachythecium erythrorrhizon* Bruch, Schimp. et W. Gümbel, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* (Hedw.) P.C. Chen, *Bryum caespiticius* Hedw., *Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp., *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Plagiothecium cavifolium* (Brid.) Z. Iwats., *Mnium lycopodioides* Schwägr., *Schistostega pennata* (Hedw.) F. Weber et D. Mohr, *Tortella fragilis* (Hook. et Wilson) Limpr и др.). Один вид — *Elodium paludosum* Austin — является крайне редким, известен в Западной Сибири лишь из двух точек в Томской области (Lapshina, 2003; Ignatov et al., 2022).

Большой интерес представляют “верные” болотные виды, для которых исчезновение при продвижении на юг можно считать закономерным. Например, *Sphagnum aongstroemii* C. Hartm. — в Западной Сибири распространен преимущественно в тундровой зоне, в лесной зоне очень редок, самые южные единичные находки — в южнотаежной зоне, 56–57° с.ш. (Lapshina, 2003; Herbarium..., 2023); южнее встречается в высокогорьях Алтая.

У ряда видов ценотический оптимум лежит в других типах болотных сообществ, в южнотаежных сограх они были отмечены единично, а южнее, в сограх подтайги и лесостепи не были найдены вовсе. Так, у *Sphagnum obtusum* Warnst. ценотический оптимум — в осоково-сфагновых топях, преимущественно в таежной зоне; *Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr. предпочитает верховые и переходные болота; в южнотаежных сограх отмечен единично, в подтайге и лесостепи не найден; *Sphagnum wulfianum* Girg. в южнотаежной зоне обычен, проникает на юг до Алтайского края (53.9° с.ш.), но встречается здесь только в рослых ярямах; *Sarmentypnum exannulatum* (Schimp.) Hedenäs — на Западно-Сибирской равнине самые южные находки сделаны на южной периферии Большого Васюганского болота (56.3° с.ш.), ценотический оптимум вида — в мезотрофных осо-

ковых и осоково-моховых топях; *Warnstorfia fluitans* (Hedw.) Loeske в подтайге встречается, но не в сограх, ценотический оптимум вида в осоково-сфагновых топях (Lapshina, 2003; Herbarium..., 2023). *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid. — ценотический оптимум в осоково-гипновых топях, в лесной зоне редок, считается реликтом (Lapshina, 2003; Herbarium..., 2023). *Meesia triquetra* (L. ex Lolycl.) Ångstr. — аналогично. *Meesia uliginosa* Hedw. в лесной зоне крайне редок; на юге Западно-Сибирской равнины найден лишь дважды на широте 56–57° (Lapshina, 2003; Herbarium..., 2023), южнее известен по единичным сборам в болотах Салаира и Кузнецкого Алатау. У *Drepanocladus sendtneri* (Schimp. ex H. Müll) Warnst. ценотический оптимум в осоково-гипновых топях, в сограх в южной тайге отмечен единственный раз (Lapshina, 2003), в подтайге единичные находки только на открытых болотах.

С другой стороны, в южнотаежных сограх не были отмечены 23 вида из встреченных (в большинстве случаев единично) в сограх подтайги и лесостепи. Из них только три относятся к верным болотным видам — *Sphagnum balticum*, *S. jensenii*, *S. platyphyllum* — все они в лесной зоне Западной Сибири широко распространены, ценотический оптимум в топях открытых болот. Прочие относятся к неболотным видам; из них часть связана с переувлажненными местообитаниями (*Cratoneuron filicinum*, *Physcomitrium pyriforme*, *Sciuro-hypnum latifolium*, *Warnstorfia pseudostraminea*), другие приурочены к обнаженным субстратам (*Atrichum flavisetum*, *Barbula unguiculata*, *Ditrichum cylindricum*, *Funaria hygrometrica*, *Myuroclada maximowiczii*), третьи являются лесными эпифитами и эпиксилами (*Brachythecium rotaceum*, *Haplocladium microphyllum*, *Nyholmia obtusifolia*, *Pylaisia condensata* и др.).

При движении с севера на юг, из подтайги в степную зону, разнообразие обитающих в березовых сограх мхов падает более чем на половину, редуцируется до набора самых постоянных и массовых видов (табл. 1). В первую очередь практически полностью выпадают сфагны за исключением *Sphagnum teres* и *S. squarrosum*, самые южные находки этих двух видов — в березовых сограх близ оз. Вавилон Алтайского края (52.0635° с.ш., 81.0628° в.д.). Из единично найденных в сограх видов мхов ни один не связан с южными вариантами сообществ. В полном объеме сохраняется только набор эпифитов, все из которых являются лесными, а не болотными видами.

В бриофлористическом отношении среди наших находок наиболее интересны следующие.

Zygodon sibiricus. Довольно редкий эпифит, приуроченный к старовозрастным долинным лесам, преимущественно в горных районах. В Западной Сибири известны единичные местонахождения; две наши находки — единственные в

Новосибирской области: в еловых сограх на стволах крупномерных осин (Pisarenko, 2012; Herbarium..., 2023).

Anomodontella longifolia. Вид обычен в Европейской России, где растет на стволах старых широколиственных деревьев; не редок на Дальнем Востоке; на юге Сибири встречается в гумидных горных районах, преимущественно на затененных обнажениях известняков. На юге Западно-Сибирской равнины известен по нескольким находкам на небольших скальных обнажениях в долинах малых рек. Один раз обнаружен на стволах елей, в большом обилии, в еловой согре в центральной части крупного болотного массива (Pisarenko, 2016; Herbarium..., 2023).

Anomodon viticulosus. Обычен на Кавказе, в равнинных районах европейской части России встречается спорадически в зоне широколиственных лесов, к северу редет; растет на стволах старых широколиственных деревьев. В Сибири является эпилитом и встречается только в горах Алтая и Салаиро-Кузнецкого региона. На равнине единственная находка, в том же болотном массиве, что и предыдущий вид, вместе с ним, на стволах елей (Pisarenko, 2016; Herbarium..., 2023).

Brachythecium rutabulum. Неморальный вид; в европейской части России обычен, в Сибири редок и приурочен к гумидным горным районам Алтая и Западного Саяна. На равнине единственная находка, в березовой кочкарно-осоковой согре, на приствольных повышении (Новосибирская обл., Северный р-н, между поселками Чуваши и Ивановка, 56.3523° с.ш., 78.7968° в.д., 140 м над ур. м., 06.VII.2009).

Fissidens adianthoides. Вид с обширным ареалом, но везде довольно редок. Для Западно-Сибирской равнины имеются единичные находки, в лесной зоне практически все — из еловых и березовых согр (Pisarenko, Lapshina, 2021; Herbarium..., 2023).

Три следующих вида в рассматриваемой бриоценофлоре представляют интересную группу перигляциальных реликтов тундрово-степных ландшафтов позднего плейстоцена — начала голоцена (Lapshina, 2003); современное распространение этих видов связано преимущественно с арктическими и горными районами. Кроме нижеперечисленных, на торфяных болотах Западной Сибири эту группу составляют *Distichium capillaceum*, *D. inclinatum* (Hedw.) Bruch et Schimp., *Saelania glaucescens* (Hedw.) Broth., *Tortella fragilis* (Hook. et Wilson) Limpr (Lapshina, 2003).

Conardia compacta. В России встречается в районах распространения карбонатных пород, повсеместно редок; типичные местообитания вида — расщелины скал и богатая карбонатами сырая почва. На юге Сибири встречается в центральном и юго-восточном Алтае. В Западной Сибири, до нашего сбора в еловой согре Омской обл. (Mamon-

тов, Pisarenko, 2011), было известно два местонахождения: в елово-березовой согре на юго-востоке Томской обл. (Lapshina, 2003) и в равнинной части Алтайского края (Nozhnikov, 2006).

Platydictya jungermannioides. В России широко распространен в горных районах от Кавказа, Алтая и Саян до Кольского п-ова, Таймыра и Чукотки. На Западно-Сибирской равнине наша находка в еловой согре (Новосибирская обл., Кыштовский р-н, окр. пос. Худышка, 56.6387° с.ш., 78.7968° в.д., 140 м над ур. м., 11.VII.2009) дополняет предыдущие единичные указания (Lapshina, 2003).

Myurella julacea. Вид широко распространен в холодных районах обоих полушарий; в Сибири встречается на большей части территории от высокой Арктики до Даурии и высокогорий Алтая и Саян. В горных районах обычен; растет на скальных выходах (особенно известняковых), на почвенных обнажениях среди камней, по бортам ручьев; в высокогорных и арктических тундрах встречается на криотурбационных пятнах и в нивальных сообществах. На равнине в отсутствие щебнистых субстратов очень редок. Наше указание (Кемеровская обл., Мариинский р-н, окр. пос. Тенгулы, долина р. Кия, 56.397° с.ш., 87.5672° в.д., 120 м над ур. м., 13.VI.2008) является третьим для лесной зоны Западной Сибири; ранее был найден в сограх в Северном р-не Новосибирской обл. и в Шегарском р-не Томской обл. (Lapshina, 2003).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На лесных болотах (березовых и еловых сограх) подтайги и лесостепи Западной Сибири выявлено 133 вида мхов. Из них лишь 21 вид имеют высокие показатели встречаемости и отмечены более чем в 40% обследованных контуров. Березовые и еловые согры, соответственно, фоновые и редкие для обсуждаемой территории типы сообществ, примерно равны по видовому разнообразию мхов; 60% выявленных видов встречаются в обоих типах сообществ. На широтном градиенте с севера на юг, общий уровень разнообразия мхов в сограх южной тайги и подтайги примерно равен, далее резко падает более чем в половину, редуцируясь в степной зоне до набора из 43-х самых постоянных и массовых видов (табл. 1).

С учетом данных Лапшиной (Lapshina, 2003), суммарное число выявленных на лесных болотах юга Западной Сибири видов составляет 169. В терминах верности болотным местообитаниям (Lapshina, 2003), 41% из них относятся к верным болотным видам, а 59% — к индифферентным и случайным.

Свойственный сообществам согр выраженный микрорельеф обуславливает разнообразие микроместообитаний, что обеспечивает сосущество-

вание в одном контуре видов различной экологии и происхождения. В густонаселенных районах, лесные болота являются островками естественной растительности в окружении глубоко антропогенно трансформированных ландшафтов и обеспечивают выживание множества видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания и при финансовой поддержке проекта № FSUS-2023-0003 “Экосистемы травяных сосновых и мелколиственных лесов как регуляторы азотного и углеродного баланса в лесостепном ландшафте Западной Сибири”, соответствует теме Центрального сибирского ботанического сада СО РАН-АААА-А21-121011290026-9 “Растительность Северной Азии: разнообразие, экологические и географические закономерности формирования, функционирования популяций”; гербарные образцы хранятся в NSK (USU_440537).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bolota...] Болота Западной Сибири, их строение и гидрологический режим. 1976. Л. 447 с.
- [Ermakov et al.] Ермаков Н.Б., Королук А.Ю., Лашинский Н.Н. 1991. Флористическая классификация мезофильных травяных лесов Южной Сибири. Новосибирск. 96 с.
- [Gorodetskaya, Lazukov] Городецкая М.Е., Лазуков Г.И. 1975. Западная Сибирь. Геоморфологическое районирование. — В кн.: Равнины и горы Сибири. М. С. 118–121.
- [Gorodkov] Городков Б.Н. 1916. Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области. — В кн.: Ежегодник Тобольского Губернского музея. Вып. 27. Тобольск. С. 1–56.
- Herbarium specimens of Russian mosses. <http://arctoa.ru/Flora/basa.php> (accessed: 1 May 2023).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Hedenäs L., Cherdantseva V.Ya. 2022. Moss flora of Russia. Vol. 6: Hypnales (Calliergonaceae — Amblystegiaceae). Moscow. 472 p.
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Czernyadjeva I.V., Afonina O.M., Maksimov A.I., Kučera J., Akatova T.V., Doroshina G.Ya. 2020. Moss flora of Russia. Vol. 5: Hypopterygiales — Hypnales (Plagiotheciaceae — Brachytheciaceae). Moscow. 600 p.
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Ivanova E.I., Blom H.H., Muñoz J., Bedharek-Ochyra H., Afonina O.M., Kurbatova L.E., Czernyadjeva I.V., Cherdantseva V.Ya. 2017. Moss flora of Russia. Vol. 2: Oedipodiales — Grimmiales. Moscow. 560 p.
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Zolotov V.I., Koponen T., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Tubanova D.Ya., Bell N. T. 2018. Moss flora of Russia. Vol. 4: Bartramiales — Aulacomniales. Moscow. 543 p.
- [Il'ina] Ильина И.С. 1985. Основные географические закономерности растительного покрова Западно-Сибирской равнины. — В кн.: Растительный по-

- кров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск. С. 8–17.
- [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>
- [Kats] Кац Н.Я. 1971. Болота земного шара. М. 295 с.
- [Korolyuk] Королюк А.Ю. 1993. Структурная организация растительного покрова и методы ее изучения (на примере Барабинской равнины): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 16 с.
- [Krylov] Крылов Г.В. 1961. Леса Западной Сибири. М. 255 с.
- [Lapshina] Лапшина Е.Д. 2003. Флора болот юго-востока Западной Сибири. Томск. 296 с.
- [Lapshina] Лапшина Е.Д. 2010. Растительность болот юго-востока Западной Сибири. Новосибирск. 186 с.
- [Lashchinsky et al.] Лашинский Н.Н., Тищенко М.П., Писаренко О.Ю., Лашинская Н.В. 2014. Растительный покров подтаежных ландшафтов предгорной равнины правобережья Оби. — *Растительность России*. 24: 63–85. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2014.24.63>
- [Lashchinsky, Pisarenko] Лашинский Н.Н., Писаренко О.Ю. 2016. Темнохвойные леса Западно-Сибирской равнины на южном пределе распространения. — *Растительность России*. 28: 89–107. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2016.28.89>
- [Lavrenko] Лавренко Н.Н. 1985. Березовые и осиновые леса. — В кн.: *Растительный покров Западно-Сибирской равнины*. Новосибирск. С. 125–137.
- [Liss et al.] Лисс О.Л., Абрамова Л.И., Аветов Н.А., Березина Н.А., Инишева Л.И., Курнишкова Т.В., Слукa З.А., Толпышева Т.Ю., Шведчикова Н.К. 2001. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. Тула. 584 с.
- [Liss, Berezina] Лисс О.Л., Березина Н.А. 1981. Болота Западно-Сибирской равнины. М. 204 с.
- [Logutenko] Логутенко Н.В. 1963. Материалы к изучению бриофлоры лугов и болот лесостепной и степной зон Западной Сибири. — В кн.: *Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири*. Труды ЦСБС. Вып. 6. Новосибирск. С. 334–337.
- [Makunina] Макунина Н.И. 2016. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области. Новосибирск. 183 с.
- [Malyshev et al.] Малышев Л.И., Доронькин В.М., Зуев В.В., Власова Н.В., Никифорова О.Д., Овчинникова С.В., Ковтонюк Н.К., Шеховцова И.Н., Гребенюк А.В., Олонова М.В., Ломоносова М.Н., Курбатский В.И., Пименов М.Г., Красников А.А., Липин А.С., Петрук А.А., Хан И.В., Гончарова С.Б., Якубов В.В., Дурникин Д.А., Пешкова Г.А., Фризен Н.В., Баркалов В.Ю., Шауло Д.Н., Байкова Е.В., Балде Е.А., Соловьев С.В. 2012. Конспект флоры Азиатской России: сосудистые растения. Новосибирск. 640 с.
- [Mamontov, Pisarenko] Мамонтов Ю.С., Писаренко О.Ю. 2011. Флора мохообразных Омской области (Западная Сибирь). — *Turczaninowia*. 14 (1): 90–103.
- [Nauchno-prikladnoy...] Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Части 1–6. Выпуск 20. Томская, Новосибирская, Кемеровская области, Алтайский край. 1993. СПб. 717 с.
- [Nikolayev] Николаев В.А. 1988. Геоморфологическое районирование сельскохозяйственной зоны Западно-Сибирской равнины. — В кн.: *Рельеф Западно-Сибирской равнины*. Новосибирск. С. 139–145.
- [Nozhinkov] Ножинков А.Е. 2006. Список листостебельных мхов Алтайского края. — В сб.: *Ботанические исследования Сибири и Казахстана*. Барнаул-Кемерово. 12: 56–67.
- [Novosibirskaya...] Новосибирская область, природа и ресурсы. 1978. Новосибирск. 152 с.
- [Olyunin] Олюнин В.Н. 1975. Горы Южной Сибири. Геоморфологическое районирование. — В кн.: *Равнины и горы Сибири*. М. С. 245–328.
- Pisarenko O.Yu. 2012. New moss records from Novosibirsk Province. 2. New bryophyte records. 1. — *Arctoa*. 21: 289.
- [Pisarenko] Писаренко О.Ю. 2016. Листостебельные мхи Салаиро-Кузнецкого региона и прилегающих равнин Западной Сибири: разнообразие и закономерности распределения: Дис. докт. биол. наук. Новосибирск. 385 с.
- Pisarenko O., Lapshina E. Moss occurrences of the Great Vasyugan Bog system. Central Siberian Botanical Garden SB RAS. Occurrence dataset accessed via GBIF.org (accessed 20 December 2021). <https://doi.org/10.15468/z8s6qu>
- [Pisarenko, Lashchinsky] Писаренко О.Ю., Лашинский Н.Н. 2020. Заболоченные леса подтайги и лесостепи Западной Сибири. — *Вестн. Том. гос. ун-та. Биология*. 50: 52–78. <https://doi.org/10.17223/19988591/50/3>
- [Polevaya...] Полевая геоботаника. 1964. Т. 3. Л. 530 с.
- [Romanova] Романова Е.А. 1985. Растительность болот. — В кн.: *Растительный покров Западно-Сибирской равнины*. Новосибирск. С. 138–160.
- Taxonomic treatments of Moss Flora of Russia. <http://arctoa.ru/Flora/taxonomy-ru/taxonomy-ru.php> (accessed: 16 May 2023).
- [Titlyanova, Vishnyakova] Титлянова А.А., Вишнякова Е.К. 2022. Изменение продуктивности болотных и травяных экосистем по широтному градиенту. — *Почвы и окружающая среда*. 5 (2): 1–19. <https://doi.org/10.31251/pos.v5i2.176>
- [Vdovin] Вдовин В.В. 1988. Кузнецко-Салаирская провинция. — В кн.: *Рельеф Алтае-Саянской горной области*. Новосибирск. С. 40–71.
- [Zanin] Занин Г.В. 1958. Геоморфология Алтайского края. — В кн.: *Природное районирование Алтайского края*. Т. 1. М. С. 62–98.
- [Zverev] Зверев А.А. 2007. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск. 304 с.

MOSSES OF FOREST SWAMPS IN THE SOUTHERN WEST SIBERIA

O. Yu. Pisarenko^{a,b,#}

^aCentral Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

^bNovosibirsk State University
Pirogova Str., 2, Novosibirsk, 630090, Russia

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

Long-term bryological research in birch and spruce forest swamps in the southern periphery of West Siberia are resulted in summary list of 133 moss species. Constancy and ecological features are given for all the species; some examples are discussed. It is shown that birch and spruce forest swamps (background and rare types of communities for the study area), are approximately equal in the diversity of moss species, and 60% of the recorded species were found in both types of communities. On the latitudinal gradient from north to south, the number of moss species in the forest swamps of the southern taiga and subtaiga is approximately equal, further south it decreases and in the steppe zone it is reduced by more than half, to the set of 43 most widespread and constant species. It was revealed that in forest swamp communities only a few moss species have high occurrence rates (*Plagiomnium ellipticum*, *Climacium dendroides*, *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella cuspidata*, *Drepanocladus aduncus* in depressions and *Brachythecium mildeanum*, *Aulacomnium palustre*, *Dicranum bonjeanii*, *Timmia megapolitana*, *Campylium stellatum* and some others on elevated microsites); the vast majority of species are rare. A well-developed microrelief determines the diversity of microhabitats, to ensure the coexistence of species of different ecology and origin. More than half of the recorded species are indifferent to mires and random. The most interesting findings (*Anomodon viticulosus*, *Anomodontella longifolia*, *Brachythecium rutabulum*, *Conardia compacta*, *Fissidens adianthoides*, *Myurella julacea*, *Platydictya jungermannioides*, *Zygodon sibiricus*) are discussed. In densely populated areas, forest swamps are islands of natural vegetation and ensure the survival of many species.

Keywords: mosses, bryoflora, wetlands, mire, swampy forests, subtaiga, forest-steppe, steppe, rare species, *Alnetea glutinosae*

ACKNOWLEDGMENTS

The study corresponds to the state task of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS No AAAA-A21-121011290026-9 “Vegetation of North Asia: diversity, ecological and geographical patterns of formation, functioning of populations”; it was financially supported by the project No FSUS-2023-0003 “Ecosystems of herbaceous pine and small-leaved forests as regulators of nitrogen and carbon balance in the forest-steppe landscape of Western Siberia”; herbarium specimens are stored at NSK (USU_440537).

REFERENCES

- Bolota Zapadnoy Sibiri, ikh stroenie i gidrologicheskiy rezhim. 1976. [Wetlands of West Siberia, their structure and hydrological regime]. Leningrad. 447 p. (In Russ.).
- Ermakov N.B., Korolyuk A.Yu., Lashchinskiy N.N. 1991. Floristicheskaya klassifikatsiya mezofil'nykh travyanykh lesov Yuzhnoi Sibiri [Floristic classification of mesophilic grass forests in Southern Siberia]. Novosibirsk. 96 p. (In Russ.).
- Gorodetskaya M.Ye., Lazukov G.I. 1975. Zapadnaya Sibir'. Geomorfologicheskoye raionirovaniye [West Siberia. Geomorphological zoning]. — In: Ravniny i gory Sibiri. Moscow. P. 118–121 (In Russ.).
- Gorodkov B.N. 1916. Opyt deleniya Zapadno-Sibirskoy nizmennosti na botaniko-geograficheskiye oblasti [The experience of dividing the West Siberian lowland into botanical-geographical areas]. — In: Ezhegodnik Tobol'skogo Gubernskogo muzeya. Vol. 27. Tobol'sk. P. 1–56 (In Russ.).
- Herbarium specimens of Russian mosses. <http://arctoa.ru/Flora/basa.php> (accessed: 1 May 2023).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Hedenäs L., Cherdantseva V.Ya. 2022. Moss flora of Russia. Vol. 6: Hypnales (Calliergonaceae – Amblystegiaceae). Moscow. 472 p. (In Russ. and Engl.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Czernyadjeva I.V., Afonina O.M., Maksimov A.I., Kučera J., Akatova T.V., Doroshina G.Ya. 2020. Moss flora of Russia. Vol. 5: Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). Moscow. 600 p. (In Russ. and Engl.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Ivanova E.I., Blom H.H., Muñoz J., Bedharek-Ochyra H., Afonina O.M., Kurbatova L.E., Czernyadjeva I.V., Cherdantseva V.Ya. 2017. Moss flora of Russia. Vol. 2: Oedipodiales – Grimmiales. Moscow. 560 p. (In Russ. and Engl.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Zolotov V.I., Koponen T., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Tubanova D.Ya., Bell N.T. 2018. Moss flora of Russia. Vol. 4: Bartramiales – Aulacomniales. Moscow. 543 p. (In Russ. and Engl.).
- Il'ina I. S. 1985. Osnovnye geograficheskiye zakonomernosti rastitel'nogo pokrova Zapadno-Sibirskoi ravniny

- [The main geographical patterns of the vegetation cover of the West Siberian]. — In.: *Rastitel'nyi pokrov Zapadno-Sibirskoi ravniny*. Novosibirsk. P. 8–17 (In Russ.).
- 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>
- Kats N.Ya. 1971. *Bolota zemnogo shara* [Wetlands of the Earth]. Moscow. 295 p. (In Russ.).
- Korolyuk A.Yu. 1993. *Strukturnaya organizatsiya rastitel'nogo pokrova i metody ee izucheniya (na primere Barabinskoi ravniny)* [Structural organization of the vegetation cover and its study methods (on the Baraba Plain example)]: Abstr. Diss. ... Kand. Sci. Novosibirsk. 16 p. (In Russ.).
- Krylov G.V. 1961. *Lesa Zapadnoi Sibiri* [Forests of West Siberia]. Moscow. 255 p. (In Russ.).
- Lapshina E.D. 2003. *Flora bolot yugo-vostoka Zapadnoi Sibiri* [Flora of wetlands in the southeast of West Siberia]. Tomsk. 296 p. (In Russ.).
- Lapshina E.D. 2010. *Rastitel'nost' bolot yugo-vostoka Zapadnoi Sibiri* [Mire vegetation of West Siberian southeast]. Novosibirsk. 186 p. (In Russ.).
- Lashchinskiy N.N., Tishchenko M.P., Pisarenko O.Yu., Lashchinskaya N.V. 2014. Vegetation cover of subtaiga landscapes in peneplain on a right bank of Ob River. — *Vegetation of Russia*. 24: 63–85 (In Russ.).
<https://doi.org/10.3111/vegrus/2014.24.63>
- Lashchinsky N.N., Pisarenko O.Yu. 2016. Dark coniferous forests of West Siberian Plain on their Southern limit. — *Vegetation of Russia*. 28: 89–107 (In Russ.).
<https://doi.org/10.3111/vegrus/2016.28.89>
- Lashchinsky N.N., Tishchenko M.P., Pisarenko O.Yu., Lashchinskaya N.V. 2014. Vegetation cover of subtaiga landscapes in peneplain on a right bank of Ob River. — *Vegetation of Russia*. 24: 63–85 (In Russ.).
<https://doi.org/10.3111/vegrus/2014.24.63>
- Lavrenko N.N. 1985. *Berezovye i osinovyie lesa* [Vegetation cover of the West Siberian Plain]. — In: *Rastitel'nyi pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny*. Novosibirsk. P. 125–137 (In Russ.).
- Liss O.L., Abramova L.I., Avetov N.A., Berezina N.A., Inisheva L.I., Kurnishkova T.V., Sluka Z.A., Tolpysheva T.Yu., Shvedchikova N.K. 2001. *Bolotnye sistemy Zapadnoy Sibiri i ikh prirodookhrannoe znachenie* [Mire systems of Western Siberia and their conservation value]. Tula. 584 p. (In Russ.).
- Liss O.L., Berezina N.A. 1981. *Bolota Zapadno-Sibirskoy ravniny* [Wetlands of the West Siberian Plain]. Moscow. 204 p. (In Russ.).
- Logutenko N.V. 1963. *Materialy k izucheniyu brioflory lugov i bolot lesostepnoy i stepnoy zon Zapadnoy Sibiri* [Materials for the study of the bryoflora of meadows and wetlands of the forest-steppe and steppe zones of West Siberia]. — In: *Rastitel'nost' stepnoy i lesostepnoy zon Zapadnoy Sibiri*. Trudy tsentral'nogo sibirskogo botanicheskogo sada. Vol. 6. Novosibirsk. P. 334–337 (In Russ.).
- Makunina N.I. 2016. The forest-steppe vegetation of the West Siberian Plain and the Altai-Sayan mountain region. Novosibirsk. 183 p. (In Russ.).
- Malyshev L.I., Doron'kin V.M., Zuyev V.V., Vlasova N.V., Nikiforova O.D., Ovchinnikova S.V., Kovtonyuk N.K., Shekhovtsova I.N., Grebenyuk A.V., Olonova M.V., Lomonosova M.N., Kurbatskii V.I., Pimenov M.G., Krasnikov A.A., Lipin A.S., Petruk A.A., Khan I.V., Goncharova S.B., Yakubov V.V., Durnikin D.A., Peshkova G.A., Frizen N.V., Barkalov V.Yu., Shauro D.N., Baikova E.V., Balde E.A., Solov'yev S.V. 2012. *Konspekt flory Aziatskoy Rossii: sosudistye rasteniya* [Synopsis of the flora of Asiatic Russia: vascular plants]. Novosibirsk. 640 p. (In Russ.).
- Mamontov Yu.S., Pisarenko O.Yu. 2011. Bryophyte flora of Omsk province (West Siberia). — *Turczaninowia*. 14 (1): 90–103 (In Russ.).
- Nauchno-prikladnoy spravochnik po klimatu SSSR. Seriya 3. *Mnogoletniye dannye* [Scientific and applied reference book on the climate of the USSR. Series 3. Long-term data]. 1993. Chasti 1–6. Vypusk 20. Tomskaya, Novosibirskaya, Kemerovskaya oblasti, Altaiskiy kray. St. Petersburg. 717 p. (In Russ.).
- Nikolayev V.A. 1988. *Geomorfologicheskoye raionirovaniye sel'sko-khozyaistvennoy zony Zapadno-Sibirskoi ravniny* [Geomorphological zoning of the agricultural zone of the West Siberian Plain]. — In: *Rel'yef Zapadno-Sibirskoi ravniny*. Novosibirsk. P. 139–145 (In Russ.).
- Nozhnikov A.E. 2006. List of mosses of Altai region. — In: *Botanicheskiye issledovaniya Sibiri i Kazakhstana*. Barnaul-Kemerovo. 12: 56–67 (In Russ.).
- Novosibirskaya oblast', priroda i resursy [Novosibirsk region, nature and resources]. 1978. Novosibirsk. 152 p. (In Russ.).
- Olyunin V.N. 1975. *Gory Yuzhnoi Sibiri. Geomorfologicheskoye raionirovaniye* [Mountains of Southern Siberia. Geomorphological zoning]. — In: *Ravniny i gory Sibiri*. Moscow. P. 245–328 (In Russ.).
- Pisarenko O.Yu. 2012. New moss records from Novosibirsk Province. 2. New bryophyte records. 1. — *Arctoa*. 21: 289.
- Pisarenko O.Yu. 2016. *Listostebel'nye mkhi Salairo-Kuznetskogo regiona i privileyushchikh ravnin Zapadnoy Sibiri: raznoobraziye i zakonomernosti raspredeleniya* [Mosses of the Salair-Kuznetsk region and adjacent plains of West Siberia, diversity and distribution patterns]: Diss. ... Doct. Sci. Novosibirsk. 385 p. (In Russ.).
- Pisarenko O.Yu., Lashchinsky N.N. 2020. Swamp forests of the West-Siberian subtaiga and forest-steppe. — *Tomsk State University Journal of Biology*. 50: 52–78 (In Russ.).
<https://doi.org/10.17223/19988591/50/3>
- Pisarenko O., Lapshina E. Moss occurrences of the Great Vasyugan Bog system. Central Siberian Botanical Garden SB RAS. Occurrence dataset accessed via GBIF.org. <https://doi.org/10.15468/z8s6qu> (accessed 20 December 2021).

- Polevaya geobotanika 1964. [Field geobotany]. Vol. 3. Leningrad. 530 p. (In Russ.).
- Romanova E.A. 1985. Rastitel'nost' bolot [Vegetation of mires]. — In: Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny. Novosibirsk. P. 138–160 (In Russ.).
- Taxonomic treatments of Moss Flora of Russia. <http://arctoa.ru/Flora/taxonomy-ru/taxonomy-ru.php> (accessed: 16 May 2023).
- Titlyanova A.A., Vishnyakova E.K. 2022. Productivity changes of wetland and grassland ecosystems along a latitudinal gradient. — *Pochvy i okruzhayushchaya sreda*. 5(2): 1–19 (In Russ.). <https://doi.org/10.31251/pos.v5i2.176>
- Vdovin V.V. 1988. Kuznetsko-Salairskaya provintsiya [Kuznetsk-Salair province]. — In.: Rel'yef Altaye-Sayanskoi gornoj oblasti. Novosibirsk. P. 40–71 (In Russ.).
- Zanin G.V. 1958. Geomorfologiya Altaiskogo kraja [Geomorphology of the Altai Territory]. — In: Prirodnoe rayonirovanie Altayskogo kraja. Vol. 1. Moscow. P. 62–98 (In Russ.).
- Zverev A.A. 2007. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova [Information technologies in vegetation research]. Tomsk. 304 p. (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

РАЗВИТИЕ СПЛАВИННЫХ КАРСТОВЫХ БОЛОТ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ И АККУМУЛЯЦИЯ УГЛЕРОДА В ТОРФЯНЫХ ЗАЛЕЖАХ

© 2023 г. Е. М. Волкова^{1,*}, О. А. Леонова^{1,**}, Д. В. Зацаринная^{1,2,***}

¹Тульский государственный университет
пр. Ленина, 92, Тула, 300012, Россия

²Тульский областной краеведческий музей
ул. Советская, 68, Тула, 300000, Россия

*e-mail: convallaria@mail.ru

**e-mail: ya.oly2012@yandex.ru

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

Поступила в редакцию 12.05.2023 г.

После доработки 22.06.2023 г.

Принята к публикации 05.07.2023 г.

Сплавинные карстовые болота — уникальные природные экосистемы Среднерусской возвышенности. Они являются местообитаниями редких видов и сообществ в регионе с низкой заболоченностью (0.5%), а также участвуют в депонировании атмосферного углерода. Изучение развития сплавинных карстовых болот позволит разработать подходы к их сохранению.

В статье представлены результаты изучения особенностей развития сплавинных болот Среднерусской возвышенности, образованных в депрессиях карстового происхождения, и оценка интенсивности аккумуляции углерода в их торфяных отложениях. Объектами исследования являлись болота “Главное” и “Кочаки-1”, которые расположены в северо-восточной части Среднерусской возвышенности. Для выявления генезиса болот проведено бурение торфяных отложений и изучение ботанического состава торфов. В образцах торфа определено содержание углерода (%) и рассчитана скорость аккумуляции углерода палеоценотами болот.

На примере исследованных болотных экосистем выявлены особенности заболачивания карстовых депрессий, сопровождающиеся формированием сплавин. Показано, что наиболее активный вертикальный прирост торфяных отложений происходит в условиях высокого увлажнения болотных биотопов. Это способствует максимальной аккумуляции атмосферного углерода палеосообществами болот (в среднем по залежам до 79.3–125 гС/м²/год). Наиболее высокие показатели депонирования углерода свойственны сфагновым и травяно-сфагновым палеоценотам (до 151–305 гС/м²/год), сформировавшимся на сплавинах во второй половине—конце субатлантического периода голоцена. Полученные результаты свидетельствуют о разнообразии генезиса сплавинных болот и характеризуют эти экосистемы как “депо” атмосферного углерода.

Ключевые слова: карстовые болота, сплавина, генезис, палеосообщества, депонирование углерода, Среднерусская возвышенность

DOI: 10.31857/S0006813623070074, **EDN:** EPPUVW

Болотные экосистемы развиваются при определенном сочетании геоморфологических, гидрологических, геологических и климатических факторов, что обеспечивает формирование специфической растительности и торфа. В процессе развития болот происходит накопление торфяных отложений, которые являются субстратом для новых растительных сообществ. По мере вертикального прироста торфа происходит постепенное изменение условий произрастания видов растений, что обеспечивает сукцессионную динамику растительности. Генезис болотных экоси-

стем характеризуется сочетанием как экзоэкогенетических (аллогенных), так и эндоэкогенетических (автогенных) процессов (Sukachev, 1926).

Прирост торфяных отложений сопровождается депонированием углерода, что свидетельствует о важной роли болотных экосистем в углеродном балансе биосферы (Turunen, 2003; IPCC, 2013; Ratcliffe, Payne, 2016; Zhang et al., 2018; Novenko et al., 2021; Zalesov, 2021). Интенсивность этого процесса определяет запасы углерода в торфе и, соответственно, специфику функционирования экосистем (Hugelius et al., 2020). Скорость аккумуляции

углерода зависит от гидролого-гидрохимического режима болот, влияющего на характер растительности и его продуктивность (McGuire et al., 2018; Andreeva, 2022).

Среднерусская возвышенность характеризуется низкой заболоченностью — 0.5% (Volkova, 2018, 2019), при этом болота на данной территории формируются в разных геоморфологических условиях. От характера подстилающих пород и гидрологического режима болот зависит направление их сукцессионной динамики, скорость прироста торфяных отложений и интенсивность депонирования углерода.

На Среднерусской возвышенности преобладают пойменные болота, занимающие около 85% от общей площади всех болотных экосистем. Торфяные отложения большинства таких болот разработаны. Водораздельные болота характеризуются более высокой сохранностью. Как правило, они образуются в депрессиях карстового или карстово-суффозионного происхождения. Небольшие размеры (не более 1 га) и приуроченность болот к облесенным ландшафтам уберегли их от промышленных разработок. Это обеспечило сохранение биологического разнообразия уникальных экосистем на южной границе зоны широколиственных лесов.

Водораздельные болота Среднерусской возвышенности формируются в разных геолого-гидрологических условиях. На песчаных зандровых и моренных отложениях, которыми перекрыты западные и северо-западные склоны возвышенности, развитие болот началось в бореальном периоде голоцена. Для этих болот характерна олиготрофная растительность и целостная (без разрывов) структура торфяных отложений. Мощность залежей не превышает 3 метров, а в их составе присутствуют переходные и верховые торфа.

Вне моренных и зандровых отложений болота приурочены к карстовым депрессиям глубиной до 10–20 м, подстилаемым делювиальными суглинками или озерными глинами. Воды, питающие такие болота, могут иметь, помимо атмосферного, поверхностное (делювиальное) или грунтовое происхождение. Количество накопившейся влаги зависит от соотношения источников питания, а также связано с глубиной и возрастом карстового провала, его геоморфологическим положением (вершина водораздела или его склон) и наличием дренирующей системы. Комбинация указанных факторов влияет на степень обводненности понижения и регулирует особенности заболачивания, что определяет различия в структуре торфяных залежей (сплошной, разорванной, сплавинной) (Volkova, 2010, 2011). При этом, по времени возникновения болотные экосистемы отличаются. Так, развитие болот с целостной залежью происходило в разные периоды голоцена, а болота с разорванной или сплавинной залежами

формировались, преимущественно, в субатлантический период (Volkova et al., 2020).

По составу растительных остатков торфяные залежи водораздельных болот чаще образованы низинными торфами, реже в составе залежей присутствуют переходные или верховые торфа. Это свидетельствует о преимущественно минерализованном питании на протяжении всего генезиса болота или продолжительной его части. Следствием выявленной специфики водно-минерального питания болот является доминирование эвтрофных сообществ в структуре растительности. Однако на сплавиных карстовых болот в питании участвуют как грунтовые и поверхностные воды, так и атмосферные осадки, что обеспечивает формирование мезо- и олиготрофных растительных сообществ, являющихся редкими в регионе. Выяснение особенностей возникновения таких ценозов и поиск оптимальных режимов для их сохранения являются актуальной научной проблемой.

Известно, что олиготрофные ценозы на сплавинных болотах характеризуются максимальными показателями интенсивности связывания атмосферного углерода (Olchev et al., 2012, 2013a, b, 2014; Karataeva et al., 2015; Leonova et al., 2021). При такой специфике функционирования сплавинные болота должны являться “депо” углерода, накапливая его в торфяных залежах. Отсутствие до настоящего времени сведения о динамике аккумуляции углерода в торфяных отложениях сплавинных болот не позволяют оценить их истинное значение в углеродном обмене.

Цель данной статьи — показать особенности развития водораздельных сплавинных болот северо-востока Среднерусской возвышенности и интенсивность аккумуляции углерода в их торфяных залежах на примере модельных объектов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования являлись сплавинные водораздельные болота “Главное” и “Кочки-1”, расположенные в северо-восточной части Среднерусской возвышенности (15–17 км на ЗЮЗ и ЮЗ от г. Тулы). Болота сформированы в карстовых провалах глубиной 4–6 и более метров. Торфяные залежи сплавинной и разорванной структуры, по крайкам болот торфяные отложения, помимо указанных, могут быть и целостными. Растительный покров болот характеризуется комплексностью — в нем представлены эвтрофные, мезотрофные и олиготрофные сообщества (Zatsarinna et al., 2012; Zatsarinna, 2015; Volkova et al., 2017a).

В комплексе болот у пос. Озерный болото “Главное” (54.05667° с.ш., 37.58927° в.д.) занимает площадь 1 га. Оно образовалось в результате объединения нескольких карстовых провалов об-

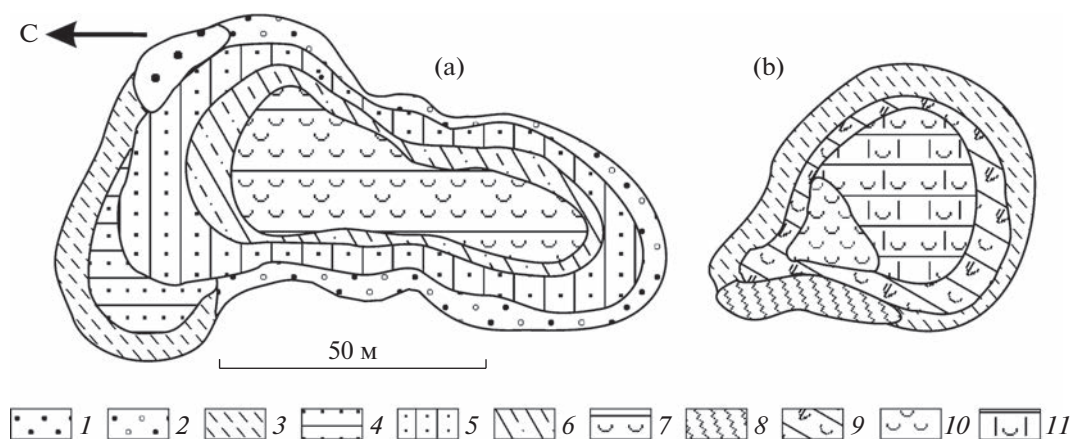


Рис. 1. Картограммы растительности модельных болот (обозначения сообществ — см. в тексте). а — “Главное”, б — “Кочки-1”.

Fig. 1. Map of vegetation of model mires (see the text for designations of communities). а — mire Glavnoe, б — mire Kochaki-1.

шей торфяной залежью в процессе их заболачивания. При этом, центр и периферическая части болота отличаются по структуре растительного покрова (рис. 1, а). Окраинная часть характеризуется эвтрофной растительностью, которая представлена сообществами ассоциаций *Filipendula ulmaria* (1), *Calla palustris* (2), *Salix cinerea* — *Calla palustris* (3), *Betula pubescens* — *Calla palustris* (суб-асс. *Betula pubescens* — *Thelypteris palustris*) (4), *Betula pubescens* — *Menyanthes trifoliata* — *Sphagnum riparium* (5) (Volkova, 2018). Все они формируются на целостной или разорванной по структуре залежи. Минерализация болотных вод (корнеобитаемый горизонт) в указанных сообществах окраинной части болота составляет, в среднем, 60–70 мг/л, однако в весенний период поверхностный сток с прилегающих минеральных почв увеличивает показания до 120–130 мг/л; pH = 4.5–5.5.

Центральная часть болота образована мезо- и олиготрофной растительностью — асс. *Betula pubescens* — *Menyanthes trifoliata* + *Calla palustris* — *Sphagnum angustifolium* + *S. fallax* (6) и комплексом сообществ (7), включающих асс. *Rhynchospora alba* — *Sphagnum angustifolium* + *S. fallax*, фитоценозы которой распространены на ковровых участках сплавины, и асс. *Chamaedaphne calyculata* + *Oxycoccus palustris* — *Sphagnum angustifolium*, сообщества которой приурочены к микроповышениям на сплаvine (рис. 1, а). Такие ценозы формируются в условиях бедного водно-минерального питания (минерализация 30–42 мг/л, pH = 3.8–4.6).

Болото “Кочки-1” (54.05739° с.ш., 37.53072° в.д.) имеет площадь около 0.5 га. Торфяные отложения представлены сплавиной. На окрайке сплавины сформированы эвтрофные ивово-травяные (асс. *Salix cinerea* — *Calla palustris*, 3) и камышовые (асс. *Scirpus sylvaticus*, 8) сообщества (рис. 1, б).

При движении к центру болота они сменяются мезотрофными сообществами асс. *Betula pubescens* — *Carex lasiocarpa* — *Sphagnum fallax* (9). Центральная часть болота представлена олиготрофными ценозами, которые занимают основную часть сплавины. Таковыми являются сообщества асс. *Rhynchospora alba* — *Sphagnum angustifolium* + *S. fallax* (10), формирующие ковровую часть сплавины, а также сообщества асс. *Chamaedaphne calyculata* + *Oxycoccus palustris* — *Sphagnum angustifolium* (11) (рис. 1, б), характеризующиеся выраженным микрорельефом с крупными кочками (высота до 40–50 см, диаметр 1–2 м) и узкими (10–20 см) мочажинами между ними.

Для изучения генезиса модельных болот бурение торфяных залежей проводили с помощью торфяного бура конструкции Инсторфа. На основании зондирования торфяной залежи (шаг — 10 м) выявляли максимальную мощность отложений, где проводили послойный отбор образцов торфа (каждые 10 см либо по мере изменения морфологических показателей торфа) в пластиковые пакеты. На сплавах болот “Главное” и “Кочки-1” бурение проводили в сообществах асс. *Rhynchospora alba* — *Sphagnum angustifolium* + *S. fallax* или асс. *Chamaedaphne calyculata* + *Oxycoccus palustris* — *Sphagnum angustifolium*. На болоте “Главное” окраинная часть имеет как целостную, так и разорванную структуру торфяной залежи. Для выявления генезиса этой части болота бурение проводили в сообществе асс. *Betula pubescens* — *Menyanthes trifoliata* — *Sphagnum riparium*.

Во всех отобранных образцах торфа определяли степень разложения (%) и состав растительных остатков (Dombrowskaya et al., 1959) микроскопическим методом. На основании результатов анализа растительных остатков были построены стратиграфические диаграммы торфяных отложений в

Таблица 1. Результаты радиоуглеродного анализа образцов торфа сплавинных карстовых болот
Table 1. The results of radiocarbon analysis of peat samples of float karst mires

Глубина, см Depth, cm	Радиоуглеродный возраст, ^{14}C л.н. ^{14}C age (BP)	Интервал калиброванного возраста (1σ), кал.л.н. Calibrated age range (1σ -range), cal. yr BP	Вероятность Probability
Болото “Главное”/Mire Glavnoe			
190–200*	945 ± 65	789–918	1.00
460–470	2375 ± 110	2320–2539	0.71
Болото “Кочаки-1”/Mire Kochaki-1			
90–100	210 ± 60	139–222	0.52
190–200	430 ± 90	428–536	0.72
240–250	510 ± 80	495–563	0.65
290–300*	610 ± 70	579–651	0.77
540–550	950 ± 90	765–935	1.0
590–600	1080 ± 90	918–1087	0.90
640–650	1300 ± 80	1173–1302	0.92

Примечание: *нижняя часть сплавины.
 Note: * lower part of the float.

программе “Korpi” (Kutenkov, 2013), что позволило реконструировать стадии развития болот.

Для выявления времени начала болотообразовательного процесса и возраста конкретных палеосообществ (установлены по результатам ботанического анализа торфа, названия даны по доминирующим видам растительных остатков), а также скорости вертикального прироста торфа проведено определение абсолютного возраста 9-ти торфяных образцов в Радиоуглеродной лаборатории Института географии РАН (Москва). Полученные результаты были откалиброваны с использованием программы Calib 9.0 и калибровочного набора данных Intcal09 (Reimer et al., 2013). При расчетах вертикального прироста торфяных отложений использовали калиброванный возраст образцов (Volkova et al., 2020). Прирост торфа рассчитывали, исходя из мощности торфяных отложений, образовавшихся за определенный временной период (определен по разнице между имеющимися датировками).

Оценку содержания органического углерода (%) в образцах торфа по профилям залежей проводили, зная долю органического вещества в единице объема торфа (%) и массовую долю углерода (%), полученную с использованием CHNSO-анализатора LECO TruSpec Micro в Институте органической химии им. Н.Д. Зелинского РАН. Долю органического вещества определяли на основании показателей зольности образца торфа (%) и содержания в нем карбонатов (%).

Для оценки скорости накопления углерода ($\text{гC}/\text{м}^2/\text{год}$) палеосообществами болот содержа-

ние углерода (%) умножали на мощность торфяного горизонта, на его объемный вес ($\text{г}/\text{см}^3$) и на соответствующую вертикальную скорость прироста торфа ($\text{мм}/\text{год}$) (Turunen et al., 2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты анализа ботанического состава торфа из разных частей болота “Главное” показали, что современная растительность сформирована на торфяных отложениях не только разной структуры, но и разного состава. Так, на окрайке болота отложения являются целостными или разорванными, но образованы только низинными торфами. При этом, датировки нижних горизонтов залежи (табл. 1) показывают, что заболачивание окраек карстового понижения началось в начале субатлантического периода.

В этот период увлажнение было умеренным за счет притока поверхностных вод на болото, что обеспечило произрастание древесных пород (*Betula* sp., *Salix* sp.), влаголюбивых трав (*Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Calla palustris*, *Calamagrostis canescens*) и мхов (*Sphagnum teres*, *S. obtusum*, *S. riparium*, редко – *Calliergon cordifolium*, *Drepanocladus aduncus*). Это диагностируют древесный и древесно-травяной (древесно-вахтовый) торфа, залегающие в нижних горизонтах торфяной залежи (рис. 2) (в дальнейшем, на основании состава растительных остатков торфов будут выделены палеосообщества). Постепенное накопление торфяных отложений способствовало увеличению влажности болотного биотопа, что привело к

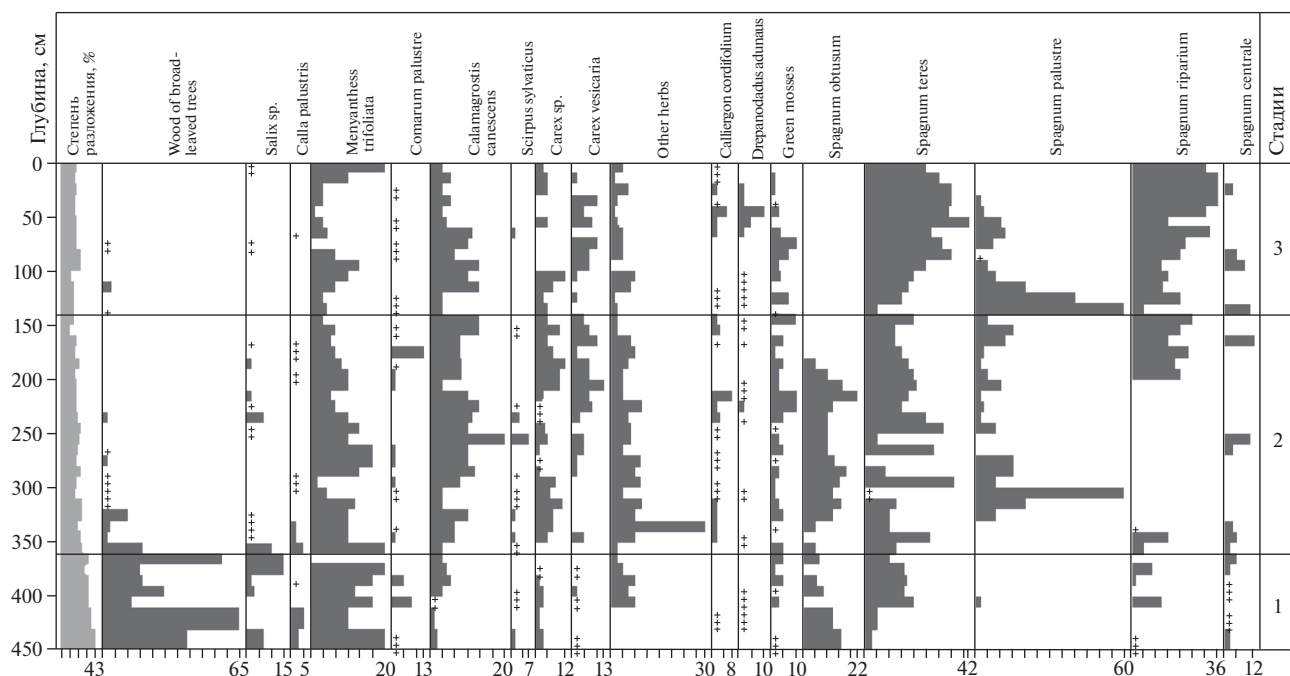


Рис. 2. Стратиграфическая диаграмма строения торфяных отложений окраинной части болота Главное и стадии развития: 1 — древесно-травяная, 2 — травяно-сфаговая, 3 — сфаговая (эвтрофный этап).

Fig. 2. Stratigraphic diagram of the structure of peat deposits on the marginal part of the mire Glavnoe and the stages of development: 1 — woody-herb, 2 — herb-sphagnum, 3 — sphagnum (eutrophic stages).

снижению участия древесных пород, увеличению доли трав (*Menyanthes trifoliata* — 25%) и сфаговых мхов (*Sphagnum teres* — 20%, *S. riparium* — 12%). Такие изменения свойственны травяным и травяно-сфаговым торфам, залегающим с глубины 3.5 м, формирование которых началось примерно 1800 лет назад.

В дальнейшем в структуре залежи наблюдается чередование травяно-сфаговых и травяных торфов (с участием *Menyanthes trifoliata*, *Calamagrostis* sp., *Comarum palustre*, *Carex vesicaria*, *Equisetum* sp., *Scirpus sylvaticus*, *Typha* sp., *Sphagnum teres*, *S. palustre*, *S. riparium*, *S. obtusum*), что характеризует локальные изменения режима водно-минерального питания болотного биотопа, обусловленные интенсивностью поверхностного стока. С глубины 165 см в залежи появляется сфаговый низинный торф (его формирование началось примерно 740 лет назад), что свидетельствует о снижении минерализации питающих вод. В любом случае, доминирующим видом торфа в залежи окраинной части болота является травяно-сфаговый низинный. Это означает, что в течение почти 2500 лет гидрологический режим этой части болота оставался достаточно стабильным.

Оценка скорости торфонакопления на окрайке составила, в среднем, 1.8 мм/год (Volkova, 2011). Столь высокие показатели обусловлены стабильным увлажнением этой части болота. В таких условиях отмершие растительные остат-

ки разлагаются медленно и потому степень разложения образцов торфа по профилю составляет, в среднем, 20–30%, увеличиваясь до 45% только в придонных образцах.

Таким образом, развитие окраинной части болота “Главное” происходило при достаточно богатом водно-минеральном питании, о чем свидетельствует формирование эвтрофных палеосообществ и, соответственно, накопление низинных видов торфа в залежи. В процессе формирования этой части болота менялась лишь интенсивность увлажнения. На первой стадии (примерно 1800–2500 лет назад) увлажнение было умеренным и потому в составе палеорастительности произрастали древесные породы (рис. 2, 1-я стадия). В дальнейшем, увлажнение стало обильным, что способствовало переходу к гидрофильно-моховой растительности (рис. 2, 2-я стадия). При этом, постепенно происходило снижение минерализации питающих вод, что обеспечило увеличение обилия сфаговых мхов и формирование сфагового палеосообщества (рис. 2, 3-я стадия).

Олиготрофная растительность центральной части болота сформирована на сплаvine мощностью 2 метра, которая образована сфаговым и травяно-сфаговым переходными торфами (рис. 3) с низкой (5–15%) степенью разложения и высокой влажностью (в среднем, по профилю залежи — 1531%). В составе торфов обнаружены остатки

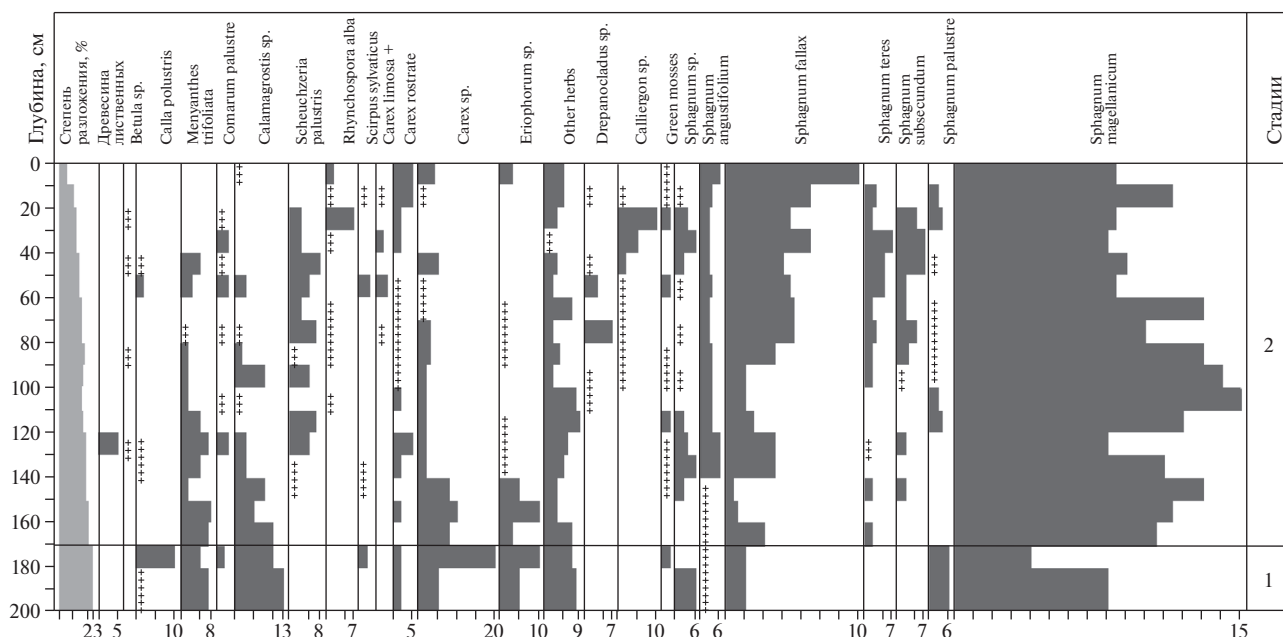


Рис. 3. Стратиграфическая диаграмма строения торфяных отложений сплавины в центральной части болота Главное и стадии развития: 1 — травяно-сфаговая, 2 — сфаговая (мезотрофный этап)

Fig. 3. Stratigraphic diagram of the structure of float peat deposits in the central part of the mire Glavnoe and the stages of development: 1 — herb-sphagnum, 2 — sphagnum (mesotrophic stages)

Sphagnum magellanicum, *S. fallax*, *S. angustifolium*, *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *Rhynchospora alba*, *Scheuchzeria palustris*, *Oxycoccus palustris*, *Eriophorum* sp. В нижней части сплавины (170–200 см) сохранились также остатки *Calamagrostis* sp., *Menyanthes trifoliata* и др. Такое строение торфяной залежи свидетельствует о том, что сплавина в последние 800–900 лет формировалась в условиях высокого обводнения и бедного атмосферного питания. Обильное увлажнение явилось причиной низкой степени разложения торфов, благодаря чему вертикальный прирост торфяных отложений составлял, в среднем, 2,3 мм/год (Volkova, 2011).

По мере увеличения мощности сплавины ее корнеобитаемый горизонт постепенно переходил на использование атмосферного питания, что способствовало появлению и разрастанию олиготрофных видов трав и мхов, а также формированию травяно (осоково)-сфаговых (рис. 3, 1-я стадия), а затем сфаговых мезотрофных палеоценозов (рис. 3, 2-я стадия). При этом, от “основного тела” сплавины постепенно отделялись ее нижние части, которые зависали в толще воды или опускались на дно понижения. В результате, толщина сплавины составляет 2 метра (Volkova, 2010). Такое происхождение сплавины объясняет отсутствие горизонтов, соответствующих начальным этапам ее развития.

Как видно, центральная и окраинная части болота имеют разную специфику генезиса, что обусловлено отличиями в их гидролого-гидрохими-

ческом режиме. При этом, изначально образовавшаяся карстовая депрессия характеризовалась высоким обводнением и представляла собой небольшое озеро. Об этом свидетельствуют слои озерных глин, выстилающих дно понижения. В дальнейшем гидрологический режим территории изменился, уровень воды в озере понизился. В это время (субатлантический период голоцена) началось заболачивание, как окраинной части понижения, так и формирование сплавины в центре. Постепенное стекание поверхностных вод в понижение, наряду с выклиниванием грунтовых вод, обеспечили увеличение объема воды и изменили положение сплавины. Вертикальный прирост торфяных отложений сплавины и ее разрастание в горизонтальном направлении, наряду с повышением уровня воды в депрессии, способствовали перекрытию торфяных отложений на окрайке. В результате, в центральной части болота торфяная залежь осталась в виде сплавины, а на окрайке залежь может быть как целостной/сплошной, так и разорванной (Volkova, 2010).

При формировании разных частей болота по-разному происходило накопление углерода в торфяных отложениях (рис. 4). В окраинной части болота в торфах, образовавшихся на начальных этапах болотообразовательного процесса, содержание углерода составляет, в среднем, 17,7%, увеличиваясь до 34,3%. Расчет скорости аккумуляции углерода показал, что в начале субатлантического периода, на 1-й стадии развития, представленной

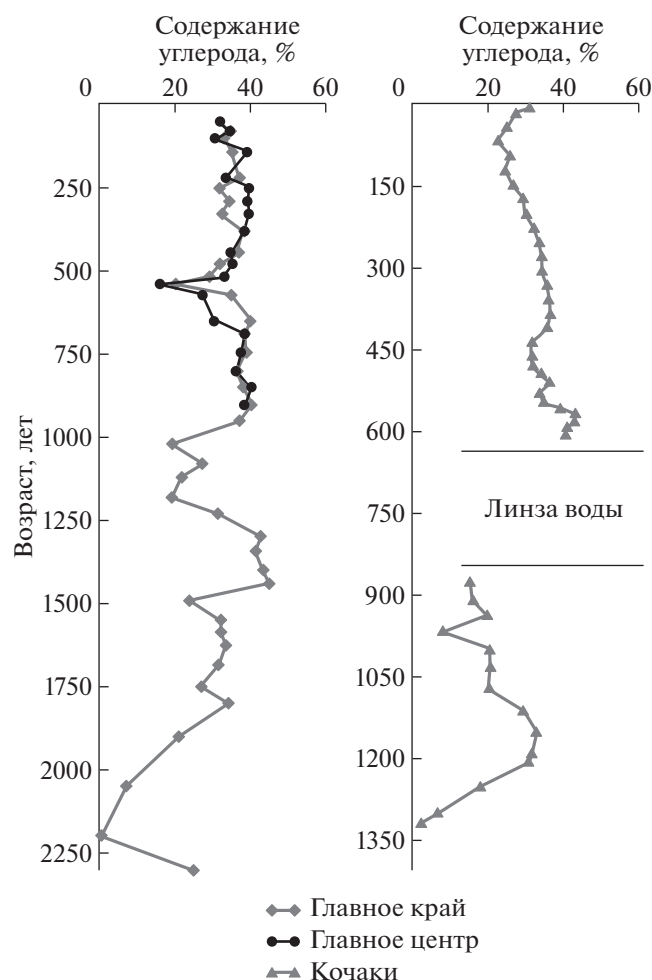


Рис. 4. Содержание углерода (%) по профилям торфяных отложений болот Главное и Кочаки-1.

Fig. 4. Carbon content (%) on the profiles of peat deposits of the mires Glavnoe and Kochaki-1 (abscissa axis – carbon content, %; ordinate axis – age, years).

древесными и древесно-травяными палеоценозами, аккумуляция углерода проходила со средней скоростью 17.5 гС/м²/год, варьируя от 1.5 до 29.6 гС/м²/год (рис. 5).

В травяных и травяно-сфагновых торфах, формирование которых началось около 1800 кал.л.н., содержание углерода увеличивается до 33.3% в среднем (19.2–45%) (рис. 4). Это означает, что на 2-й стадии генезиса окраинной части болота “Главное” аккумуляция углерода палеосообществами составила, в среднем, 6.9 гС/м²/год (показатель меняется от 1 до 14.1 гС/м²/год) (рис. 5). Этой стадии соответствуют торфа, залегающие на глубине 165–365 см.

Примерно 750 кал.л.н. в генезисе болота отмечается переход к сфагновой стадии, характеризующейся возрастанием доли сфагновых мхов в торфах до 65–70%. Содержание углерода в сфаг-

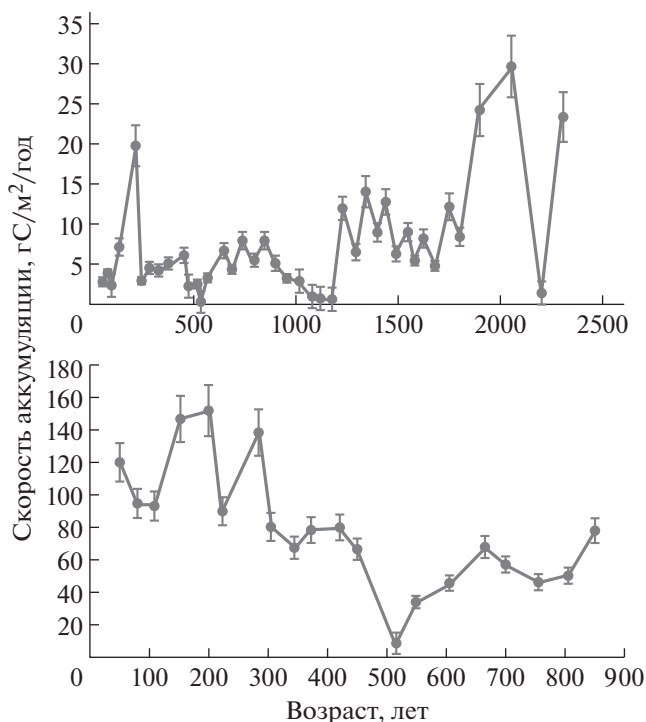


Рис. 5. Скорость аккумуляции углерода (гС/м²/год) в генезисе окраинной (вверху) и центральной (внизу) частей болота Главное.

Fig. 5. Rate of carbon accumulation (gC/m²/year) in the genesis of the marginal (top) and central (bottom) parts of the mire Glavnoe (abscissa axis – age, years; ordinate axis – rate of carbon accumulation, gC/m²/year).

новых низинных торфах, залегающих в верхнем 165-сантиметровом слое торфяной залежи, составляет, в среднем, 34.1% (20–40.1%) (рис. 4). Это означает, что эвтрофные сфагновые палеоценозы аккумулировали углерод со средней скоростью 5.2 гС/м²/год (показатель меняется от 0.4 до 19.7 гС/м²/год) в указанный период (рис. 5).

Таким образом, в развитии окраинной части болота “Главное” наиболее активная аккумуляция углерода происходила в начале субатлантического периода, на 1-й стадии, когда в условиях умеренного увлажнения и достаточно богатого водно-минерального питания были сформированы палеосообщества с высокой долей древесных пород (*Betula* sp., *Salix* sp.). Постепенное накопление торфяных отложений способствовало увеличению влажности биотопа и снижению доли древесных пород, а изменение гидрохимических показателей обеспечило увеличение обилия сфагновых мхов (*Sphagnum riparium*, *S. teres*). В целом, палеосообщества окраинной части болота депонировали углерод со средней скоростью 7.4 гС/м²/год в течение субатлантического периода.

Сплавина центральной части болота формировалась в условиях стабильно высокого увлаж-

нения и бедного атмосферного питания в течение последних 800–900 лет. В таких условиях содержание углерода в травяно-сфагновых и сфагновых переходных торфах (с участием *Sphagnum magellanicum*, *S. fallax*, *S. angustifolium*) варьирует от 16 до 39.8% (в среднем, 34.7%) (рис. 4). При этом, скорость аккумуляции углерода на разных стадиях развития сплавины меняется, что обусловлено интенсивностью вертикального прироста торфа. На травяно-сфагновой стадии показатель составил 57.6 гС/м²/год (от 45.7 до 77.3 гС/м²/год). На сфагновой стадии генезиса сплавины скорость депонирования углерода палеоценозами увеличилась, в среднем, до 67.4 гС/м²/год, а в верхнем 50-сантиметровом слое – до 146–151.8 гС/м²/год (рис. 5). В целом, в развитии сплавины во второй половине субатлантического периода аккумуляция углерода протекала со скоростью 79.3 гС/м²/год (от 8 до 151.8 гС/м²/год).

Сравнение содержания углерода по профилям торфяных отложений разных частей болота “Главное” и скоростей аккумуляции углерода палеоценозами свидетельствует о том, что именно сплавинные мезо- и олиготрофные сообщества являются основными резервуарами углерода. Натурные измерения потоков углерода также показали преобладание процессов связывания углекислоты над ее эмиссией в атмосферу для растительных сообществ центральной части сплавины в течение всего вегетационного сезона. В сообществах окрайки болота интенсивность депонирования углерода снижалась и показатель соответствовал интенсивности эмиссии или становился существенно ниже (Olchev et al., 2012, 2013, 2014; Volkova et al., 2017b; Leonova et al., 2021). Это свидетельствует о том, что окрайка болота может являться как резервуаром, так и источником углекислого газа. При этом сплавина центральной части, благодаря интенсивному увлажнению, низкой степени разложения растительных остатков, бедному водно-минеральному питанию и доминированию сфагновых мхов, характеризуется активным вертикальным приростом торфа и высокой скоростью аккумуляции углерода.

Растительный покров болота “Кочки-1” сформирован на сплавине. Однако по дну понижения также обнаружены торфяные отложения, что позволяет рассматривать залежь как разорванную и состоящую из сплавинной и придонной частей, разделенных “линзой” воды. Глубина провала, в котором сформировано болото, достигает 7.5 м (Volkova et al., 2017a). Торфяные отложения подстилаются озерными глинами. Бурение залежи проведено в 2016 и 2020 гг. Результаты бурения показали, что колонки отличаются по мощности (7.5 и 5.7 м), что обусловлено формой дна карстового понижения. Тем не менее, структура и ботанический состав торфяных колонок весьма сходен, что позволяет экстраполировать

радиоуглеродные датировки 2016 г. на соответствующие по структуре горизонты торфяной колонки, отобранной в 2020 г.

Придонная часть залежи имеет мощность около 70 см по дну понижения и залегает на глубине от 500–570 см до 680–750 см. Формирование этих отложений началось в середине субатлантического периода (приблизительно 1200 калиброванных лет назад). Как показали результаты изучения ботанического состава торфяной колонки 2020 года, на глубине 520–570 см залегает гипновый торф, в котором участие *Drepanocladus* sp. достигает 60–90% (рис. 6). На глубине 500–520 см в составе торфа увеличивается доля остатков трав – *Calamagrostis* sp., *Menyanthes trifoliata*, *Scirpus sylvaticus*, *Carex* sp. (суммарно – до 55%), а также сфагновых мхов (*Sphagnum palustre*, *S. teres*, др.). Это, наряду с сохранением остатков *Drepanocladus* sp. и *Calliergon* sp., обеспечило формирование травяно-мохового низинного торфа примерно 800–1000 лет назад. В условиях высокого увлажнения степень разложения торфов придонной части залежи не превышает 20–25%.

Далее в структуре залежи имеется разрыв (с 450 см до 300 см), представляющий собой “линзу” воды, выше которой сформирована сплавина. Нижняя часть сплавины (200–300 см) образована травяным и травяно-сфагновым низинными торфами (степень разложения – 15–20%) с участием *Menyanthes trifoliata*, *Scirpus sylvaticus*, *Comarum palustre*, *Carex* sp., *Calamagrostis* sp., *Equisetum* sp., а также *Sphagnum palustre*, *S. teres*, *S. fallax* и др. Такой состав торфов сходен с торфом придонной части залежи и свидетельствует о возможном “отрыве” сплавины в результате резкого обводнения понижения.

Дальнейшее развитие сплавины сопровождалось постепенным увеличением доли атмосферных осадков в питании болота и обилия сфагновых мхов в составе палеосообществ, что диагностирует сфагновый низинный торф на глубине 80–190 см, образовавшийся в период 130–530 кал. лет назад. В верхних горизонтах торфяной залежи такой торф чередуется с травяно-сфагновым либо моховым (с *Calliergon* sp. на глубине 30–40 см) торфами. Скорость прироста торфа на начальных этапах формирования сплавины составляла 8.3 мм/год, затем интенсивность торфообразования снизилась до 3–5 мм/год. Современная растительность болота сформирована на травяно-сфагновом торфе, что характеризует быстрый переход сплавины на атмосферное питание и “молодость” сформированных мезо- и олиготрофных сообществ.

Таким образом, заболачивание понижения началось с зарастания на дне небольшой “лужи”, которую заселили гипновые мхи в середине субатлантического периода (рис. 6, 1-я стадия). В дальнейшем, на торфяной субстрат вселились травы (*Menyanthes trifoliata*, *Calamagrostis* sp., *Carex* sp.)

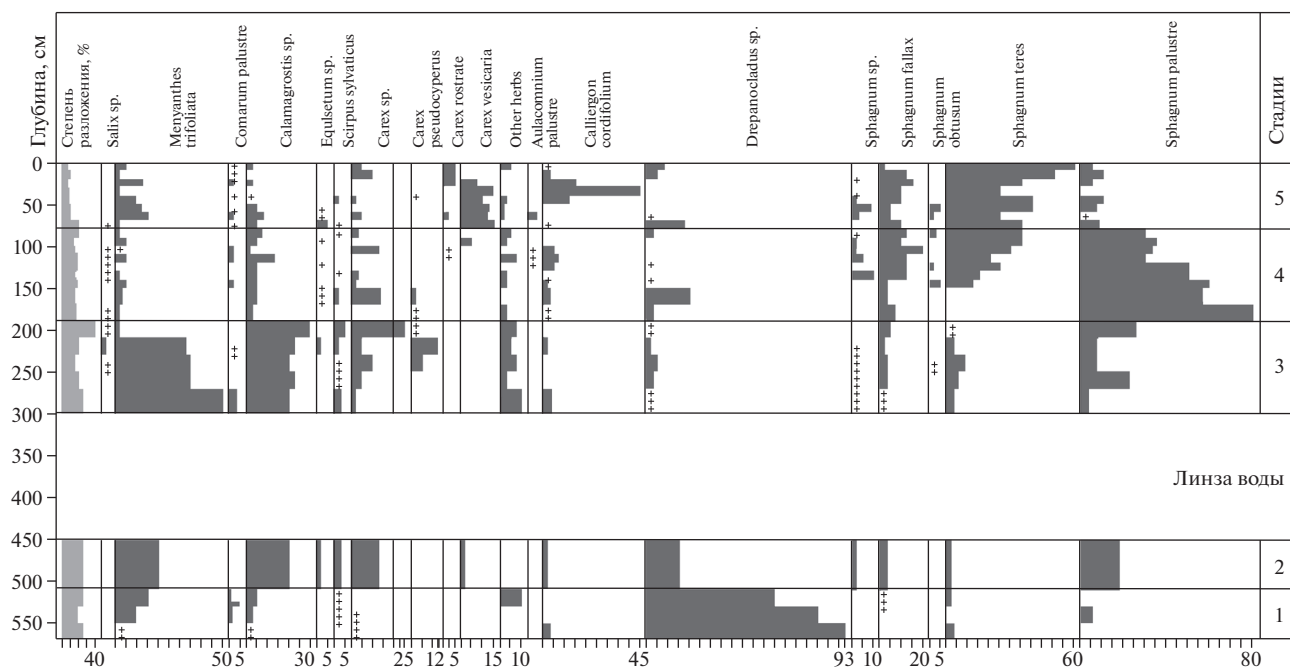


Рис. 6. Стратиграфическая диаграмма строения торфяных отложений болота Кочаки-1 и стадии развития: 1 — гипновая, 2 — травяно-моховая, 3 — травяная; 4 — сфагновая, 5 — травяно-сфагновая (эвтрофный этап).

Fig. 6. Stratigraphic diagram of the structure of peat deposits of the mire Kochaki-1 and the stages of development: 1 — hypnum, 2 — herb-moss, 3 — herb, 4 — sphagnum, 5 — herb-sphagnum (eutrophic stages).

и сфагновые мхи. Комбинация в моховом покрове сфагновых и гипновых мхов способствовала переходу к травяно-моховой стадии развития болота (рис. 6, 2-я стадия). Высокая влажность биотопов обеспечила слабое разложение растительных остатков и, как следствие, высокую скорость прироста торфа.

Имеющийся в структуре залежи разрыв следует объяснять резким и сильным обводнением этого понижения в период 650–750 кал. лет назад, что вызвало отрыв верхней слабо разложившейся части торфяной залежи и ее всплывание. В дальнейшем, из этой отделившейся части сформировалась сплавина. На начальных этапах развития сплавины были образованы травяные палеоценозы (рис. 6, 3-я стадия).

Постепенно в питании болота увеличивалась доля атмосферных осадков, что обеспечило доминирование сфагновых мхов и формирование эвтрофных сфагновых палеоценозов (рис. 6, 4-я стадия) в течение последующих 300 лет. Высокая влажность сплавины (в среднем, 1380%) способствовала слабому разложению отмерших частей растений и активному вертикальному приросту торфа.

Разрастание по сфагновой сплавине трав обеспечило переход к травяно-сфагнутой стадии развития болота (рис. 6, 5-я стадия), что произошло примерно 200 кал. лет назад. Следует отметить наличие в сплавине прослойки мохового торфа, которая свидетельствует об увеличении увлажнения и трофности питающих вод, что является, по-

видимому, следствием усиления эрозионного смыва с прилегающих территорий (Volkova et al., 2017a). Впоследствии произошло восстановление, как окружающих ландшафтов, так и травяно-сфагновых палеоценозов на сплавине. Активный вертикальный рост сплавины и переход на атмосферное питание способствовали формированию мезо- и олиготрофных ценозов в современном растительном покрове.

По мере развития болота происходила аккумуляция углерода в его торфяных отложениях. Содержание углерода по профилю торфяной залежи болота “Кочаки-1” варьирует весьма существенно: от 1 до 43.3% (рис. 4). При этом, минимальное значение свойственно гипновому торфу, сформированному по дну понижения. Столь низкие показатели обусловлены высокой долей глинистых частиц (зольность придонных образцов 70–78.8%). Дальнейшее накопление гипнового торфа способствовало увеличению доли углерода до 23–24%. В среднем, содержание углерода в придонных горизонтах залежи составляет 14.5%. При этом, скорость аккумуляции углерода палеоценозами в середине субатлантического периода возрастала от 3.5 до 62.7 (в среднем, 40.3) гС/м²/год (рис. 7).

В травяных и травяно-сфагновых торфах, формирующих нижнюю часть сплавины (глубина 190–300 см), содержание углерода увеличивается до 43.3%. Интенсивность депонирования углерода такими палеоценозами возрастает, в сред-

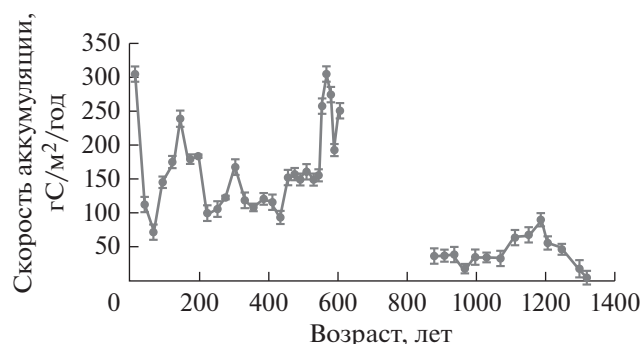


Рис. 7. Скорость аккумуляции углерода (гС/м²/год) в генезисе болота Кочаки-1.

Fig. 7. Rate of carbon accumulation (gC/m²/year) in the genesis of the mire Kochaki-1 (abscissa axis – age, years; ordinate axis – rate of carbon accumulation, gC/m²/year).

нем, до 200.3 гС/м²/год, изменяясь от 148.5 до 303.9 гС/м²/год).

Переход к сфагновой стадии развития сплавины произошел примерно 500 кал. лет назад, что диагностируют сфагновые торфа, залегающие в основной части сплавины (0–190 см). Содержание углерода в таких торфах составляет, в среднем, 29.7% (рис. 4). В указанный период скорость аккумуляции углерода составляла примерно 148.7 гС/м²/год (рис. 7), увеличиваясь до 305 гС/м²/год в травяно-сфагновых палеоценозах (соответствуют торфу на глубине 20–30 см), сформировавшихся в последние 30–40 лет.

Таким образом, по мере развития болота “Кочаки-1” происходило формирование сфагновой сплавины, что сопровождалось увеличением интенсивности депонирования углерода палеосообществами и способствовало увеличению содержания углерода в торфах. Наиболее активно этот процесс протекал на сфагновой стадии развития болота.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное сравнение динамики развития водораздельных карстовых болот “Главное” и “Кочаки-1” показало, что их формирование началось в субатлантический период голоцена в условиях высокого увлажнения. Специфика гидрологического режима болот или их отдельных частей способствовала формированию разных по структуре торфяных залежей. Формирование целостных или разорванных отложений начиналось на дне понижения. При умеренном увлажнении происходило формирование палеоценозов с участием древесных пород, при высоком (небольшой объем “лужи” на дне) – с участием зеленых мхов. В дальнейшем, на прирост торфяных отложений существенное влияние оказывал гидроло-

гический режим. При стабильном увлажнении вертикальный прирост был достаточно равномерным, что способствовало формированию целостной структуры залежи. При резком обводнении происходил отрыв слоя торфяных отложений и начиналось развитие сплавины, т.е. залежь становилась разорванной.

Сплавинная залежь формировалась при обильном увлажнении (на поверхности воды в понижении). Начальные этапы ее генезиса могли быть различными (Volkova, 2010; Volkova, 2018), но использование в питании корнеобитаемого горизонта преимущественно атмосферных осадков способствовало переходу к мезо- и олиготрофному этапам развития. Следовательно, если разные части болота отличаются по характеру увлажнения, то заболачивание происходит разными путями, что в дальнейшем способствует формированию комплексного растительного покрова.

Таким образом, формирование сплавинных болот Среднерусской возвышенности, образовавшихся в депрессиях карстово-суффозионного происхождения, протекает по-разному, что позволяет выделить типы заболачивания. Вертикальное нарастание торфа происходит при слабом или умеренном увлажнении депрессии, что обычно свойственно начальным стадиям формирования болота или сохраняется по окрайкам. Сплавинное зарастание характерно для глубоких и сильнообводненных биотопов, расположенных обычно в центральной части депрессии. При изменившемся режиме увлажнения происходит последовательное чередование вертикального нарастания торфа (по дну понижения) и сплавинного зарастания (после отрыва отложений и их всплывания). Также возможно одновременное вертикальное нарастание торфа по окрайкам и сплавинное зарастание центральной части депрессии, что в дальнейшем может способствовать перекрытию сплавиной торфяных отложений на окрайке болота (Volkova, 2018). Как видно, несмотря на наличие сплавины, генезис таких болот весьма разнообразен.

Оценка роли сплавинных болот в депонировании атмосферного углерода показала, что наиболее высокое содержание углерода характерно для торфов с высокой долей сфагновых мхов (как низинных, так и переходных). При этом, максимальные скорости аккумуляции углерода (с учетом скорости вертикального прироста торфа) свойственны палеосообществам, которые сформировались в условиях высокого увлажнения, что отмечено как в придонной, так и в сплавинной частях торфяной залежи болота “Кочаки-1”. При этом, именно в сфагновой сплавине показатели достигают наиболее высоких значений (до 237–305.7 гС/м²/год). В сплавине болота “Глав-

ное” также отмечена высокая скорость аккумуляции углерода (до 146–151.7 гС/м²/год) по сравнению с окраинной частью (максимальные значения – 29.6 гС/м²/год).

Проведенные исследования позволяют охарактеризовать сплавинные болота как “депо” атмосферного углерода. Наряду с уникальным растительным покровом, сочетающим произрастание редких видов и сообществ, такие болота должны являться объектом охраны и заслуживают статус ООПТ. Важно отметить, что поддержание их функционирования возможно при сохранении гидрологического режима окружающих ландшафтов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 23-24-10054 “Оценка роли разных типов болот Среднерусской возвышенности в углеродном обмене с атмосферой как основа для создания карбонового полигона (на примере Тульской области)” и соглашения с комитетом Тульской области по науке и инноватике № 10 от 11.04.2023 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Andreeva et. al.] Андреева А.С., Колокольников А.М., Трухляев Э.А. 2022. Влияние изменения климата на поглощающую способность болот на примере Ямало-Ненецкого автономного округа. – Проблемы анализа риска. 19 (4): 46–60.
<https://doi.org/10.32686/1812-5220-2022-19-4-46-60>
- [Dombrovskaya et al.] Домбровская А.В., Коренева М.М., Тюремнов С.Н. 1959. Атлас растительных остатков в торфе. Москва. 228 с.
- Hugelius G., Loisel J., Chadburn S., Jackson R.B., Jones M., MacDonald G., Marushchak M., Olefeldt D., Packalen M., Siewert M.B., Treat C., Turetsky M., Voigt C., Yu Z. 2020. Large stocks of peatland carbon and nitrogen are vulnerable to permafrost thaw. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 117 (34): 20438–20446.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1916387117>
- IPCC. 2013. Summary for policymakers Climate Change: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. – Cambridge. 33 p.
- [Karataeva et al.] Каратаева Т.А., Волкова Е.М., Ольчев А.В., Головацкая Е.А. 2015. Особенности углеродного обмена растительных сообществ болот Тульской области. – В сб.: Материалы Третьей междунар. научно-практ. конф. “Проблемы изучения и использования торфяных ресурсов Сибири”. Томск. С. 89–92.
- [Kutenkov] Кутенков С.А. 2013. Компьютерная программа для построения стратиграфических диаграмм состава торфа “Korpi”. – Труды КарНЦ РАН. Серия Экологические исследования. Петрозаводск, КарНЦ РАН. № 6. С. 171–176.
- [Leonova et al.] Леонова О.А., Волкова Е.М., Зацаринная Д.В., Ольчев А.В. 2021. Карстово-суффозионные болота Среднерусской возвышенности и интенсивность депонирования углерода. – В сб.: Материалы IV Междунар. науч. семинара “Растительность болот: современные проблемы классификации, картографирования, использования и охраны”. Минск–Витебск, Беларусь. С. 66–70.
- McGuire A.D., Lawrence D.M., Koven C., Clein J.S., Burke E., Chen G., Jafarov E., MacDougall A.H., Marchenko S., Nicolsky D., Peng S., Rinke A., Ciais P., Gouttevin I., Hayes D.J., Ji D., Krinner G., Moore J.C., Romanovsky V., Schädel C., Schaefer K., Schuur E.A.G., Zhuang Q. 2018. Dependence of the evolution of carbon dynamics in the northern permafrost region on the trajectory of climate change. – Proc. Natl. Acad. Sci. 15: 3882–3887.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1719903115>
- Novenko E., Mazei N., Kupryanov D., Kusilman M., Olchev A. 2021. Peatland initiation in Central European Russia during the Holocene: Effect of climate conditions and fires – Holocen. 31 (4): 545–555.
- [Olchev et al.] Ольчев А.В., Волкова Е.М., Каратаева Т.А., Новенко Е.Ю. 2012. Нетто СО₂-обмен и испарение сфагнового болота в зоне широколиственных лесов Европейской России. – Известия ТулГУ. Естественные науки. 3: 207–220.
- [Olchev et al.] Ольчев А.В., Волкова Е.М., Каратаева Т.А., Новенко Е.Ю. 2013 а. Роль карстово-суффозионных сфагновых болот лесостепной зоны Европейской России в углеродном и водном обмене. – В сб.: Материалы Междунар. науч. конф., посвященной 140-летию со дня рождения И.И. Спрыгина. Пенза. С. 376–379.
- Olchev A., Volkova E., Karataeva T., Novenko E. 2013 b. Growing season variability of net ecosystem CO₂ exchange and evapotranspiration of a sphagnum mire in the broad-leaved forest zone of European Russia. – Environmental Research Letters. 8(3): 035051.
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/3/035051>
- [Olchev et al.] Ольчев А.В., Волкова Е.М., Каратаева Т.А., Новенко Е.Ю. 2014. Оценка нетто-СО₂-обмена и испарения мезоолиготрофного сфагнового болота по результатам экспериментальных наблюдений и модельных расчетов. – В сб.: Материалы Всеросс. науч. конф. с междунар. участием “Прошлое, современное состояние и прогноз развития географических систем”. Киров. С. 140–145.
- Ratcliffe J., Payne R.J. 2016. Palaeoecological studies as a source of peat depth data: A discussion and data compilation for Scotland. – Mires and Peat. 18(13): 1–7.
- Reimer P.J., Bard E., Bayliss A., Beck J.W., Blackwell P.G., Bronk Ramsey C., Buck C.E., Cheng H., Edwards R.L., Friedrich M., Grootes P.M., Guilderson T.P., Hafflidason H., Hajdas I., Hatte C., Heaton T.J., Hoffmann D.L., Hogg A.G., Hughen K.A., Kaiser K.F., Kromer B., Manning S.W., Niu M., Reimer W., Richards D.A., Scott E.M., Southon J.R., Staff R.A., Turney C.S.M., van der Plicht J. 2013. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves, 0–50000 Years cal BP. – Radiocarbon. Vol. 55. P. 1869–1887.

- [Sukachev] Сукачев В.Н. 1926. Болота, их образование, развитие и свойства. Л. 162 с.
- Turunen J. 2003. Past and present carbon accumulation in undisturbed boreal and subarctic mires: A review. — *Suo*. 54(1): 15–28.
- [Volkova] Волкова Е.М. 2010. Заболачивание карстовых и карстово-суффозионных депрессий на территории Тульской области. — В кн.: Направления исследований в современном болотоведении России. СПб. — Тула. С. 146–163.
- [Volkova] Волкова Е.М. 2011. Редкие болота северо-востока Среднерусской возвышенности: растительность и генезис. — *Бот. журн.* 96 (12): 1575–1590.
- [Volkova] Волкова Е.М. 2018. Болота Среднерусской возвышенности: генезис, структурно-функциональные особенности и природоохранное значение: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб. 46 с.
- [Volkova] Волкова Е.М. 2019. Флора сосудистых растений болот Среднерусской возвышенности // *Бот. журн.*, том 104, № 10, с. 17–30.
- [Volkova et al.] Волкова Е.М., Новенко Е.Ю., Носова М.Б., Зацаринная Д.В. 2017а. Динамика развития водораздельных болот на южной границе леса в Европейской России. — *Бюл. МОИП. Отд. Биол.* 122 (1): 47–59.
- [Volkova et al.] Волкова Е.М., Новенко Е.Ю., Ольчев А.В. 2017b. Оценка нетто CO₂ обмена лесного сфагнового болота по результатам экспериментальных наблюдений и модельных расчетов. — В сб.: Матер. Междунар. конф. “Углеродный баланс болот Западной Сибири в контексте изменения климата”. Ханты-Мансийск. С. 48–50.
- [Volkova et al.] Волкова Е.М., Новенко Е.Ю., Юрковская Т.К. 2020. Возраст болот Среднерусской возвышенности. — *Изв. РАН. Серия географическая*. 84 (4): 551–561.
- [Volkova et al.] Волкова Е.М., Зацаринная Д.В., Собинова А.А. 2020. Особенности генезиса водораздельных сплавинных болот Тульской области. — *Изв. Тульского гос. ун-та. Естественные науки*. 4: 65–71.
- [Zalesov] Залесов С.В. 2021. Роль болот в депонировании углерода. — *Международный научно-исследовательский журнал*. 7: 6–9.
<https://doi.org/10.23670/IRJ.2021.109.7.033>
- [Zatsarinnaya] Зацаринная Д.В. 2015. Экологические особенности и растительность карстовых болот зоны широколиственных лесов (на примере Тульской области): Дис. ... канд. биол. наук. М. 173 с.
- Zhang H., Gallego-Sala A.V., Amesbury M.J., Charman D.J., Piilo S.R., Välranta M.M. 2018. Inconsistent Response of Arctic Permafrost Peatland Carbon Accumulation to Warm Climate Phases. — *Global Biogeochemical Cycles*. 32: 1605–1620.

DEVELOPMENT OF FLOATING KARST MIRES IN THE NORTH-EASTERN PART OF THE MIDDLE RUSSIAN UPLAND, AND CARBON ACCUMULATION IN PEAT DEPOSITS

E. M. Volkova^{a,#}, O. A. Leonova^{a,##}, and D. V. Zatsarinnaya^{a,b,###}

^aTula State University
Lenina Ave., 92, Tula, 300012, Russia

^bTula Regional Museum of Local Lore
Sovetskaya Str., 68, Tula, 300000, Russia

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

^{##}e-mail: ya.oly2012@yandex.ru

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

The floating karst mires are unique natural ecosystems of the Middle Russian Upland, since they are habitats of rare species and communities in the region with low paludification (0.5%), and also participate in the deposition of atmospheric carbon. The study of the genesis of the floating karst mires will allow to develop approaches to their conservation.

The purpose of this work is to identify the features of development and to estimate the intensity of carbon accumulation in the peat deposits of the floating mires of the Middle Russian Upland. The objects of the study were the mires Glavnoe and Kochaki-1, located in the north-eastern part of the Middle Russian Upland. To identify the genesis of the mires, the peat deposits were drilled and the botanical composition of peat was studied. The carbon content (%) was determined in peat samples and the rate of carbon accumulation by mire paleocenoses was calculated.

The conducted studies have revealed different types of paludification in karst depressions, accompanied by the formation of a float, depending on a hydrological regime. It is shown that the most active vertical growth of peat deposits occurs in conditions of high moisture content of mire biotopes. This contributes to the maximum accumulation of atmospheric carbon by mire paleocommunities (up to 79.3–125 gC/m²/year). The highest carbon deposition rates are characteristic of the sphagnum and herb-sphagnum paleocenoses (up to 151–305 gC/m²/year) formed on the floats in the second half of the Subatlantic Holocene period. The results obtained indicate the diversity of the genesis of the floating mires and characterize these ecosystems as a “depot” of atmospheric carbon.

Keywords: karst mires, float, genesis, paleocommunities, carbon accumulation, Middle Russian Upland

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was supported by the grant of Russian Scientific Foundation № 23-24-10054 “The mires of the north-eastern part of the Central Russian Upland: diversity and role in the deposition of greenhouse gases (on the example of the Tula Region)” and the agreement with the Government of the Tula Region.

REFERENCES

- Andreeva A.S., Kolokoltsev A.M., Trukhlyaev E.A. 2022. Problemy izmeneniya klimata na pogloshchayushchuy-usposobnost' bolot na primere Yamalo-Nenetskogo avtonomnogo okruga [The impact of climate change on the absorption capacity of mires on the example of the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug]. — *Problemy analiza riska*. 19 (4): 46–60 (In Russ.).
<https://doi.org/10.32686/1812-5220-2022-19-4-46-60>
- Dombrovskaya A.V., Koreneva M.M., Turemnov S.N. 1959. Atlas rastitel'nykh ostatkov v torfe. — Moskva, 228 p. (In Russ.).
- Hugelius G., Loisel J., Chadburn S., Jackson R.B., Jones M., MacDonald G., Marushchak M., Olefeldt D., Packalen M., Siewert M.B., Treat C., Turetsky M., Voigt C., Yu Z. 2020. Large stocks of peatland carbon and nitrogen are vulnerable to permafrost thaw. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 117 (34): 20438–20446.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1916387117>
- IPCC. 2013. Summary for policymakers Climate Change: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. — Cambridge. 33 p.
- Karataeva T.A., Volkova E.M., Olchev A.V., Golovatskaya E.A. 2015. Osobennosti uglerodnogo obmena rastitel'nykh soobshchstv bolot Tul'skoy oblasti [Features of carbohydrate metabolism of plant communities of the mires of the Tula region]. — In: *Materialy Tret'ey mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii “Problemy izucheniya i ispol'zovaniya torfyanykh resursov Sibiri”*. Tomsk. P. 89–92 (In Russ.).
- Kutenkov S.A. 2013. Comp'yaternaya programma dlya postroeniya stratigraficheskikh diagram sostava torfa “Kppri” — Tr. KarNTs RAN Ser. Ekologicheskie issledovaniya 6. P. 171–176 (In Russ.).
- Leonova O.A., Volkova E.M., Zatsarinna D.V., Olchev A.V. 2021. Karstovo-suffuzionnye bolota Srednerusskoy vozvyshennosti intensivnost' deponirovaniya ugleroda [Karst-suffusion mires of the Middle-Russian Upland and the intensity of carbon deposition] — In: *Materialy IV mezhdunarodnogo nauchnogo seminarra “Rastitel'nost' bolot: sovremennye problemy klassifikatsii, kartografirovaniya, ispol'zovaniya i okhrany”*. Minsk–Vitebsk, Belarus'. P. 66–70 (In Russ.).
- McGuire A.D., Lawrence D.M., Koven C., Clein J.S., Burke E., Chen G., Jafarov E., MacDougall A.H., Marchenko S., Nicolsky D., Peng S., Rinke A., Ciais P., Gouttevin I., Hayes D.J., Ji D., Krinner G., Moore J.C., Romanovsky V., Schädel C., Schaefer K., Schuur E.A.G., Zhuang Q. 2018. Dependence of the evolution of carbon dynamics in the northern permafrost region on the trajectory of climate change. — *Proc. Natl. Acad. Sci.* 15: 3882–3887.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1719903115>
- Novenko E., Mazei N., Kupryanov D., Kusilman M., Olchev A. 2021. Peatland initiation in Central European Russia during the Holocene: Effect of climate conditions and fires. — *Holocen*. 31 (4): 545–555.
- Olchev A.V., Volkova E.M., Karataeva T.A., Novenko E.Yu. 2012. Netto CO₂-obmen i isparenije sfagnovogo bolota v zone shirokolistvennykh lesov Evropeyskoy Rossii [Net CO₂ exchange and evaporation of sphagnum mires in the zone of broad-leaved forests of European Russia]. — *Izvestia TulGU. Estestvennye nauki*. 3: 207–220 (In Russ.).
- Olchev A.V., Volkova E.M., Karataeva T.A., Novenko E.Yu. 2013. Rol' karstovo-suffuzionnykh sfagnovukh bolot le-sostepnoy zony Evropeyskoy Rossii v uglerodnom i vodnom obmene [The role of karst-suffusion sphagnum mires of the forest-steppe zone of European Russia in carbon and water exchange]. — In: *Materialy mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii, posvyashchennoy 140-letiyu so dnya rozhdeniya I.I. Sprygina*. Penza. P. 376–379 (In Russ.).
- Olchev A., Volkova E., Karataeva T., Novenko E. 2013. Growing season variability of net ecosystem CO₂ exchange and evapotranspiration of a sphagnum mire in the broad-leaved forest zone of European Russia. — *Environmental Research Letters*. 8(3): 035051.
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/3/035051>
- Olchev A.V., Volkova E.M., Karataeva T.A., Novenko E.Yu. 2014. Otsenka netto-CO₂-obmena i ispareniiya mezoooligotrofnogo sfagnovogo bolota po rezul'tatam eksperimental'nykh nablyudeniya i model'nykh raschyotov [Estimation of net CO₂ exchange and evaporation of mesooligotrophic sphagnum mires based on the results of experimental observations and model calculations]. — In: *Materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem “Proshloe, sovremennoe sostoyanie i prognoz razvitiya geograficheskikh sistem”*. Kirov. P. 140–145 (In Russ.).
- Ratcliffe J., Payne R.J. 2016. Palaeoecological studies as a source of peat depth data: A discussion and data compilation for Scotland. — *Mires and Peat*. 18 (13): 1–7.
- Reimer P. J., Bard E., Bayliss A., Beck J.W., Blackwell P.G., Bronk Ramsey C., Buck C.E., Cheng H., Edwards R.L., Friedrich M., Grootes P.M., Guilderson T.P., Haflidason H., Hajdas I., Hatte C., Heaton T.J., Hoffmann D.L., Hogg A.G., Hughen K.A., Kaiser K.F., Kromer B., Manning S.W., Niu M., Reimer W., Richards D.A., Scott E.M., Southon J.R., Staff R.A., Turney C.S.M. and van der Plicht J. 2013. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves, 0–50000 Years cal BP. — *Radiocarbon*. Vol. 55. P. 1869–1887.
- Sukachev V.N. 1926. Bolota, ikh obrazovanie, razvitie i svoystva [Mires, their formation, development and properties]. Leningrad. 162 p. (In Russ.).
- Turunen J. 2003. Past and present carbon accumulation in undisturbed boreal and subarctic mires: A review. — *Suo*. 54 (1): 15–28.
- Volkova E.M. 2010. Zabolachivanie karstovykh i karstovo-suffuzionnykh depressiy na territorii Tul'skoy oblasti [Waterlogging of karst and karst-suffusion depressions in the Tula region]. — In: *Napravleniya issledovaniy v*

- sovremennom bolotovedenii Rossii. St. Petersburg — Tula. P. 146–163 (In Russ.).
- Volkova E.M. 2011. Rare mires of the North-east of the Middle-Russian Upland: vegetation and genesis. — Bot. Zhurn. 96 (12): 1575–1590 (In Russ.).
- Volkova E.M., Novenko E.Yu., Nosova M.B., Zatsarin-naya D.V. 2017a. Dinamika razvitiya vodorazdel'nykh bolot na yuzhnoy granitse lesa v Evropeiskoy Rossii [Dynamics of the development of watershed mires on the southern border of the forest in European Russia] — Byullyuten' MOIP. Otdel biologii. 122 (1): 47–59 (In Russ.).
- Volkova E.M., Novenko E.Yu., Olchev A.V. 2017b. Otsenka netto-CO₂-obmena lesnogo sfagnovogo bolota po resul'tatam eksperimental'nykh nablyudeniy i model'nykh raschetov [Estimation of net CO₂ exchange of forest sphagnum peat bog using results of field measurements and model calculations]. — In: Materialy mezhdunarodnoy konferentsii "Uglerodnyy balans bolot Zapadnoy Sibiri v kontekste izmeneniya klimata". Khanty-Nansiisk. P. 48–50 (In Russ.).
- Volkova E.M. 2018. Bolota Srednerusskoy vozvyshennosti: genesis, strukturno-funktsional'nye osobennosti i prirodoohrannoe znachenie: [Mires of Middle-Russian Upland: genesis, structural and functional features, environmental significance] Abstr. ... Diss. Doct. Biol. Sci. St. Peterburg. 46 p. (In Russ.).
- Volkova E.M. 2019. Flora sosudystykh rasteniy bolot Srednerusskoy vozvyshennosti — Bot. Zhurn. 104 (10): 17–30 (In Russ.).
- Volkova E.M., Novenko E.Yu., Yurkovskaya T.K. 2020. Vozrast bolot Srednerusskoy vozvyshennosti [The age of the mires of the Middle-Russian Upland]. — Izvestiya RAS. Seria geograficheskaya. 84 (4): 551–561 (In Russ.).
- Volkova E.M., Zatsarin-naya D.V., Sobina A.A. 2020. Osobennosti genesis vodorazdel'nykh splavinnnykh bolot Tul'skoy oblasti [Features of the genesis of the watershed floating mires of the Tula region]. — Izvestia TulGU. Estestvennye nauki. 4: 65–71 (In Russ.).
- Zalesov S.V. 2021. Rol' bolot v deponirovanii ugleroda [The role of mires in carbon deposition]. — Mezhdunarodnyy nauchno-issledovatel'skiy zhurnal. 7: 6–9 (In Russ.). <https://doi.org/10.23670/IRJ.2021.109.7.033>
- Zatsarin-naya D.V. 2015. Ekologicheskie osobennosti i rastitel'nost' karstovykh bolot zony shirokolistvennykh lesov (na primere Tul'skoy oblasti): [Ecological features and vegetation of karst mires of deciduous forest zone (on the example of Tula region)] Diss. ... Kand. Biol. Sci. Moscow. 173 p. (In Russ.).
- Zhang H., Gallego-Sala A.V., Amesbury M.J., Charman D.J., Piilo S.R., Väiranta M.M. 2018. Inconsistent Response of Arctic Permafrost Peatland Carbon Accumulation to Warm Climate Phases. — Global Biogeochemical Cycles. 32: 1605–1620.

УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 г. Л. А. Николаева (Пушкарёва)^{1,*}, Т. М. Королева¹, Г. Е. Титова¹

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: pushkareva-lubov@mail.ru

Поступила в редакцию 05.06.2023 г.

После доработки 04.07.2023 г.

Принята к публикации 05.07.2023 г.

Подробно изучены условия произрастания *Pinguicula vulgaris* в окрестностях поселков Пудость (пойменный луг) и Глядино (суходольный луг, низинное ключевое болото) Ленинградской области и впервые произведена оценка семенной продуктивности ее особей в данных условиях. Несмотря на близкое географическое расположение и общую приуроченность обеих популяций к Ижорской возвышенности (к выходам карбонатных пород), они различаются по занимаемой площади, микрорельефу, степени освещенности особей в ходе светового дня и увлажнению почв (хотя и близкой кислотности), а также по видовому составу растительных сообществ (более богатому в Пудости). В то же время, независимо от различий в условиях произрастания, уровень завязываемости семян у особей *P. vulgaris* в обеих популяциях во все годы исследований был достаточно высоким (64–80% в Пудости, 70–72% в Глядино), что указывает на высокий потенциал возобновления вида в популяциях посредством семенного размножения. Отмечено, что основные факторы, лимитирующие численность популяций жирянок в Ленинградской области, те же, что и в других популяциях Северной Европы: интенсивное заселение территорий видами, формирующими ярус с высокой сомкнутостью и значительной высотой, вытаптывание, неблагоприятные погодные условия в период цветения и плодоношения особей, существенно снижающие их семенную продуктивность. Однако, в отличие от ряда субарктических популяций *P. vulgaris*, где снижение уровня семенной продуктивности происходит из-за низких температур в конце короткого сезона вегетации и нерегулярности репродукции (особенно при продвижении в горные условия), в Ленинградской области (с более длительным сезоном вегетации и регулярностью репродукции) уровень снижается, главным образом, вследствие длительных засушливых условий во время цветения и плодоношения особей и усиления затенения растений.

Ключевые слова: *Pinguicula vulgaris*, Lentibulariaceae, Ленинградская область, Северо-Западный регион России, семенная продуктивность, экологические условия произрастания, растительные сообщества

DOI: 10.31857/S0006813623070037, EDN: ESJTDK

Pinguicula vulgaris L. (жирянка обыкновенная) — многолетнее травянистое растение, являющееся, как и все остальные виды сем. Lentibulariaceae Rich., плотоядными организмами (Lloyd, 1942; Casper, 1966; Zemskova, 1981, и др.). Согласно признанной системе S. Casper (1966), во многом подтвержденной данными молекулярно-филогенетического анализа (Cieslak et al., 2005; Degtjareva et al., 2006; Shimai et al., 2021), вид относится к подроду *Pinguicula* Casper рода *Pinguicula* L. (секция *Pinguicula* Casper).

Произрастание *P. vulgaris* приурочено главным образом к северным районам Европы, Западной Сибири и Америки (с умеренным и субарктиче-

ским климатом), но в горных районах с холодным климатом она нередко встречается и на юге Европы и Сибири (Casper, 1966; Arkticheskaya..., 1983; Legendre, 2000, и др.). Во многих регионах, в том числе на территории России, это редкий вид с очень малочисленными местными популяциями. В Ленинградской области известно 13–15 местонахождений *P. vulgaris*, в том числе в окрестностях пос. Пудость и Глядино (Гатчинский и Ломоносовский р-ны соответственно). Обе территории были предложены для введения охранного статуса (Boch, 1985, 1992; Vasilevich, 1992; Budantsev, 2006), а вид отнесен к категории 1 — “виды, находящиеся под угрозой исчезновения”, к подкате-

гории — “уязвимые виды с небольшим количеством локалитетов и половозрелых особей” (Krasnaya..., 2018).

Разработка стратегии сохранения *P. vulgaris* в различных регионах нуждается в детальном изучении экологических условий ее произрастания, а также в оценке ее репродуктивного успеха в этих условиях, и, в частности, такого показателя как семенная продуктивность особей. Как известно, именно этот показатель (наряду со всхожестью семян) позволяет оценить успешность возобновления вида посредством семенного размножения в популяциях, а его сравнение в различных условиях произрастания способствует выявлению факторов, ограничивающих расселение особей вида на изучаемых территориях (Zlobin, 2009a, b). Однако сведения такого рода для *P. vulgaris*, произрастающей в Гатчинском, Ломоносовском и других районах Ленинградской области, ранее в литературе не приводились. В этом отношении гораздо полнее изучены шведские, гренландские и британские популяции данного вида, причем преимущественно в субарктических условиях (Molau, 1993; Heslop-Harrison, 2004, и др.).

Цель настоящей работы состояла в сравнительной оценке экологических условий произрастания *Pinguicula vulgaris* в двух пунктах Ленинградской области, а также различных показателей семенной продуктивности ее особей в данных местообитаниях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Условия произрастания *P. vulgaris* исследовали в ходе полевых работ в июне и июле 2021 г. в окрестностях поселков Пудость (Гатчинский район) и Глядино (Ломоносовский район) Ленинградской обл. Под популяцией в данной работе понимается локальная совокупность всех особей жирянки в исследуемых пунктах. Площадь, занимаемую популяцией, ее численность, количество половозрелых особей оценивали визуально.

Названия растений в статье приводятся в соответствии с Иллюстрированным определителем (Illyustrirovannyi..., 2006) и дополнением по (Tzvelev, 2000).

Для каждого сообщества с участием жирянки выявляли полный видовой состав сосудистых растений, указывали общее проективное покрытие (ОПП, %), проективное покрытие (ПП, %) кустарникового, травяного и мохового ярусов, оголенного грунта. Для каждого вида сосудистых растений указывалось обилие по шкале Друде, для наиболее обильных видов — проективное покрытие в %. Моховой ярус оценивался только в целом, т.к. жирянки почти не встречались в моховой дернине. В более однородных условиях в окр. пос. Пудость (злаково-разнотравный пойменный

луг) площадки для описания выделялись произвольно и обозначены как P1, P2 и P3; в ходе камеральной обработки три описания этих сообществ сведены в одно, с обозначением P1–P3. В Глядино жирянки заселяют 3 близкорасположенных местообитания с разными сообществами: 1 — разнотравный разреженный луг на склоне над болотом, 2 — злаково-хвощово-пушицево-зеленомошное ключевое болото, 3 — открытые группировки на обочинах глинистой лесной дороги по краю невысокого леса. Эти сообщества описывались с обозначением пробной площадки в каждом как G1, G2 и G3 соответственно. Описание G3 в статье не приводится из-за очень небольшой территории, заселенной жирянками, и их малочисленности.

В обоих пунктах жирянки поселяются в местах выхода на поверхность сильно карбонатизированных подземных вод, формирующих своеобразную карбонатную горную породу — гажу (Geologicheskii ..., 1973), представляющую собой рассыпчатую порошкообразную массу углекислого кальция, смешивающуюся с глинами и образующую пласты так называемой глиноизвести; почвы относятся к типу дерново-карбонатных (Natsionalnyi Atlas pochv ..., 2022). Определение их кислотности (рН, водная вытяжка) производили в лабораторных условиях по методикам Е.В. Аринушкиной (Ari-nushkina, 1970) и Л.А. Воробьевой (Vorob'eva, 1998). С этой целью отобрали пробы верхнего почвенного слоя на всех пробных площадках (всего 6 проб). По каждой пробе проводили 3 измерения, вычисляли средние значения без расчета ошибки. Влажность почвы оценивали полевым методом (тактильно) с градациями: сухая, свежая, влажная, сырая, мокрая (Ipatov, Mirin, 2008).

Наблюдения за состоянием особей жирянки проводили в течение 6 лет (с 2016 по 2021 г.); исследования их семенной продуктивности — с 2019 по 2021 г. включительно, в соответствии с методическими рекомендациями Т.А. Работнова (Rabotnov, 1960) и И.В. Вайнагия (Vaynagi, 1974). В обоих пунктах, на каждой из пробных площадок, закладывали постоянную учетную площадку размером 2 × 2 м, аналогично обозначенные P1–P3 и G1–G3. На каждой учетной площадке отбирали от 10 до 30 плодов-коробочек (в зависимости от количества плодоносящих особей на площадке) и оценивали показатели потенциальной, реальной семенной продуктивности и коэффициента продуктивности. Под потенциальной семенной продуктивностью (ПСП) понимали число заложенных семязачатков в завязях растений, под реальной семенной продуктивностью (РСП) — количество полноценных семян, производимых растением, под коэффициентом продуктивности ($K_{пр}$) — соотношение потенциальной и реальной семенной продуктивности в процентах, то есть, процент завязываемости семян у растения (Levi-

на, 1981; Zlobin, 2009a, b). Поскольку в зрелых плодах жирянок неоплодотворенные семязачатки сохраняются, отличаясь от выполненных (полноценных) семян крайне мелкими размерами, потенциальную семенную продуктивность определяли путем подсчета их количества. Не полностью выполненные семена выделяли в отдельную фракцию, но относили к категории невыполненных семян. В связи с их очень незначительной долей (менее 5%), а также отсутствием повреждения насекомыми показатель условно-реальной семенной продуктивности не вводили. Все показатели семенной продуктивности рассчитывали на особь. Соцветие у *P. vulgaris* верхушечное, представлено сидячим зонтиком из нескольких цветков, который, однако, часто редуцирован до одноцветкового зонтика (Degtjareva, Sokoloff, 2012), вследствие чего во многих популяциях, в том числе в Ленинградской области, преобладают особи с единственным цветком, и соответственно, с единственным плодом (обычно одна особь — одна коробочка). После анализа показателей в лабораторных условиях семена рассеивали в пределах популяций (во избежание снижения численности их особей).

Для оценки характера аномалий в строении не полностью выполненных семян использовали их экспресс-диагностику с помощью предварительного просветления в смеси хлоралгидрат : глицерин : дист. вода = 8 : 1 : 2 (Barykina et al., 2004) и последующего просмотра временных препаратов на микроскопе Axioplan 2 с ПО AxioVision (Carl Zeiss, Germany) с использованием дифференциально-интерференционного контраста (ДИК, или техника Номарского). Микрофотографии получали с помощью цифровой камеры AxioCam MRC3 (Carl Zeiss, Germany).

Статистическую обработку данных проводили в программе STATISTICA 12 с применением описательной статистики и дисперсионного анализа. В связи с тем, что распределения большинства показателей семенной продуктивности отличались от нормального, оценку достоверности различий проводили как с параметрическим критерием Фишера (F), так и с непараметрическими критериями Манна—Уитни (z) и Краскела—Уоллиса (H).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика условий произрастания Pinguicula vulgaris и некоторые особенности развития ее особей

Обе исследуемые популяции *Pinguicula vulgaris* расположены на Ижорской возвышенности, с удалением друг от друга примерно на 20 км. Несмотря на относительную территориальную близость и приуроченность к карбонатным породам,

условия произрастания жирянок в этих местообитаниях резко различаются (табл. 1).

Популяция в Пудости расположена в центре долины в верховьях р. Ижора (шириной 100–150 м), на обширной надпойменной террасе, занятой безлесными, преимущественно разнотравными луговыми сообществами с небольшим участием невысоких кустарников (*Salix* spp., *Frangula alnus*) и подроста *Betula pendula* и *Populus tremula*, а в понижениях и старых руслах проток — осоково-моховыми и травяно-осоково-моховыми болотцами (ближе к бортам долины — с крупными кустарниками ивы и ольхи). Собственно популяция *P. vulgaris* расположена в пределах низкотравного (высотой 15–25 см) злаково-разнотравного луга с обилием трясунки *Briza media* — “трясунковый луг” (Boch, 1985), с небольшим участием низкорослых (40–50 см) кустарников *Frangula alnus* и подроста березы *Betula pendula* (рис. 1, 1a).

В Глядино жирянки заселяют местообитания на склоне (15–20°) холма, покрытого елово-ольхово-березовым лесом, в котором проходит лесная глинистая дорога; ниже дороги уже безлесный открытый склон с разнотравным разреженным луговым сообществом переходит в мелководную окраину склонового травяно-мохового ключевого болота, в котором жирянки поселяются только на открытых торфянисто-глинистых выходах гажы, избегая моховой покров и густо задернованные места (рис. 1, 2a, b).

Как видно из табл. 1, обе популяции заметно различаются по занимаемой площади и ее микро-рельефу, по продолжительности освещенности особей в ходе светового дня, степени увлажнения почвы, хотя и близкого уровня кислотности (слабощелочной). Различна и численность популяций: в Пудости она составляет около 500 особей, в Глядино — около 700.

Определенные различия проявляются и в видовом составе луговых сообществ, в которых поселяются жирянки. Помимо трясунки, характерными представителями пойменного луга в Пудости являются некоторые виды злаков (*Molinia coerulea*, *Poa angustifolia*), осок (*Carex panicea*, *C. buxbaumii*, *C. ornithopoda*), орхидных (*Epipactis palustris*, *Dactylorhiza incarnata*, *Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata*, *Orchis militaris*), а также *Inula salicina*, *Potentilla erecta*, *Primula farinosa* и др. (табл. 2, P1–P3). Распределение особей жирянок в пределах луга неравномерное — группами из более или менее многочисленных розеток или единичными растениями, и сконцентрированы, главным образом, на плоской поверхности террасы и пологих (около 2–5°) склонах небольших повышений. При этом в средней и нижней части повышений (с умеренно-влажными и влажными условиями) растения отличаются более крупными листьями и более высокими цветоносами, но их расселение ограничено

Таблица 1. Основные характеристики местообитаний *Pinguicula vulgaris* в двух пунктах Ленинградской области
Table 1. Main characteristics of the *Pinguicula vulgaris* habitats in two localities of the Leningrad region

Основные характеристики местообитаний <i>P. vulgaris</i> Main characteristics of the <i>P. vulgaris</i> habitats	Изученные пункты Studied localities		
	Пос. Пудость Гатчинский р-н Pudost' settl. Gatchina district	Пос. Глядино Ломоносовский р-н Glyadino settl. Lomonosovsky district	
Координаты места исследований Research site coordinates	59.620368° N, 30.030025° E	59.729814° N, 29.774868° E	
Площадь, занимаемая популяцией жирянки The area occupied by the population of <i>Pinguicula</i>	200–300 м ²	50–100 м ²	
Положение в рельефе Topography	Днище речной долины The bottom of the river valley	Пологий (10–15°) склон возвышенности Gentle (10–15°) hill slope	
Микрорельеф Microtopography	Относительно ровный Relatively smooth	Неровный, с уклоном от опушки леса к болоту Uneven, sloping from the edge of the forest to the fen	
Наличие/отсутствие затенения The presence/absence of shading	Отсутствует Absent	Присутствует (частичное) Present (partial)	
Увлажненность почвы Soil moisture	Умеренно-влажная (свежая) Moderately wet	Влажная, по краю болота — сырая Moist, along the edge of the fen — wet	
Кислотность почвы, pH Acidity of the soil layer, pH	7.20–7.40	7.58–7.74	
Растительные сообщества, в которых произрастает жирянка Plant communities with occurrence of <i>Pinguicula vulgaris</i>	Злаково-разнотравный луг с крушиной и ивой Grass-forb meadow with buckthorn and willow	Разнотравный разреженный луг Sparse forb meadow	Злаково-хвощово- пушицево-зелено- мошное (гипновое) ключевое болото Grass-horsetail-cot- ton-grass-green moss spring fen
Общее проективное покрытие сообщества (ОПП) (%): Total Community Projective Cover (CPC) (%):	70–80	50–60	90
Проективное покрытие (ПП) кустарникового яруса (%) Projective cover (PC) of the shrub layer (%)	5–10	5	<1
ПП травяного яруса (%) PC grass layer (%)	60–70	40–50	60
ПП мохового яруса (%) PC moss layer (%)	20–30	20–40	80
ПП оголенного грунта (гажи) (%) PC bare ground (carbonate rock) (%)	10–20	20–30	10

Таблица 2. Состав сосудистых растений сообществ с участием жирянки обыкновенной в двух пунктах Ленинградской области**Table 2.** Vascular plant composition of the communities with occurrence of *Pinguicula vulgaris* in two localities in the Leningrad region

Названия видов Species names	Пункты исследований Study sites		
	Пос. Пудость Pudost' settl. (P1–P3)	Пос. Глядино Glyadino settl. (G1)	Пос. Глядино Glyadino settl. (G2)
Кустарники и подрост: Shrubs and undergrowth:	%, шкала Друде	%, шкала Друде	%, шкала Друде
<i>Frangula alnus</i> Mill.	2–5	1	—
<i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.	2	1	—
<i>Salix rosmarinifolia</i> L.	2	1	Sol
<i>Betula pendula</i> Roth.	2	5	Sp
<i>Populus tremula</i> L.	Sp	—	—
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	Sol	3	Sol
Травы: Herbs:			
<i>Molinia coerulea</i> (L.) Moench	5	—	2
<i>Centaurea jacea</i> L.	2	2	Sol
<i>Carex panicea</i> L.	2	2	1
<i>Briza media</i> L.	2	Sp–Cop ¹ gr	Sp
<i>Inula salicina</i> L.	2	Sp	Sol
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	2	Sp	Sol
<i>Carex buxbaumii</i> Wahlenb.	2	—	—
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soo	2	—	—
<i>Vicia cracca</i> L.	2	—	—
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	1	1	Sp
<i>Poa angustifolia</i> L.	1	—	—
<i>Geum rivale</i> L.	1	—	—
<i>Carex ornithopoda</i> Willd.	1	—	—
<i>Ranunculus acris</i> L.	1	—	—
<i>Potentilla anserina</i> L.	1	—	—
<i>Achillea millefolium</i> L.	1	—	—
<i>Primula farinosa</i> L.	Cop ¹ –Cop ² gr	Cop ¹ –Cop ² gr	—
<i>Pinguicula vulgaris</i> L.	Cop ¹ –Cop ² gr	Cop ¹ –Cop ² gr	Sp–Cop ¹ gr
<i>Bistorta vivipara</i> (L.) S. F. Gray	Sp–Cop ¹	Sp–Cop ¹	Sp
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	Sp–Cop ¹ gr	—	—
<i>Equisetum palustre</i> L.	Sp	1–3	20–30
<i>Equisetum variegatum</i> Schleich. ex Web. et Mohr.	Sp	1	1–2
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	Sp	1	—
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	Sp	Sp	—
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	Sp	Sp	—
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	Sp	Sp	—
<i>Tussilago farfara</i> L.	Sp	Sp	—
<i>Campanula glomerata</i> L.	Sp	Sol	—
<i>Carlina fennica</i> (Meusel et Kästner.) Tzvel.	Sp	Sol	—
<i>Succisa pratensis</i> Moench	Sp	—	—

Таблица 2. Окончание

Названия видов Species names	Пункты исследований Study sites		
	Пос. Пудость Pudost' settl. (P1–P3)	Пос. Глядино Glyadino settl. (G1)	Пос. Глядино Glyadino settl. (G2)
<i>Leucanthemum vulgare</i> (Vaill.) Lam.	Sp	—	Sp
<i>Orchis militaris</i> L.	Sp	—	—
<i>Galium album</i> Mill.	Sp	—	—
<i>Galium palustre</i> L.	Sp	—	—
<i>Carex serotina</i> Merat.	Sp	—	—
<i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg.	Sp	—	—
<i>Valeriana officinalis</i> L.	Sp	—	—
<i>Listera ovata</i> (L.) R.Br.	Sol	Sp	Sp
<i>Pyrola minor</i> L.	Sol	Sp	—
<i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz	Sol	—	Sp
<i>Alchemilla glaucescens</i> Wallr.	Sol	—	—
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	Sol	—	—
<i>Trifolium pratense</i> L.	Sol	—	—
<i>Geranium palustre</i> L.	Sol	—	—
<i>Polygala amarella</i> Crantz	Sol	—	—
<i>Galium uliginosum</i> L.	Sol	—	—
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	Sol	—	—
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	—	Sp	—
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	—	Sp	—
<i>Herminium monorchis</i> (L.) R. Br.	—	Sp	—
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	—	Sp	—
<i>Origanum vulgare</i> L.	—	Sol	—
<i>Juncus articulatus</i> L.	—	Sol	Sp
<i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe	—	—	30
<i>Carex rostrata</i> Stokes	—	—	1
<i>Parnassia palustris</i> L.	—	—	Sp

Примечания: Цифрами обозначено проективное покрытие вида в %, буквами — обилие по шкале Друде для видов, у которых определение покрытия затруднительно: Sol (solitariae) — единично, Sp (sparsae) — рассеянно, Cop¹ (copiosae) — довольно обильно, но с незначительным покрытием, Cop² — обильно, но с незначительным покрытием, gr (gregaria) — группами.

Общее проективное покрытие сообщества и ярусов приведено в табл. 1.

Notes: Numbers indicate species projective coverage (%), letters indicate abundance on the Drude scale for the species for which it is difficult to determine coverage: Sol (solitariae) — solitary, Sp (sparsae) — scattered, Cop¹ (copiosae) — rather abundant, but with insignificant coverage, Cop² — abundant, but with a slight coverage, gr (gregaria) — in groups.

The total projective cover of the community and cover of different vertical layers are given in Table 1.

сомкнутостью (ОПП 70–80%) травяного яруса, а по мере подрастания — и его высотой (40–50 см). Наиболее часто жирянки встречаются на открытых участках, вблизи растений высотой 10–20 см (*Primula farinosa*, *Potentilla erecta*, *Pyrola rotundifolia*, *Orchidaceae*; рис. 1, 1b) и практически отсутствуют в зарослях девясила (*Inula salicina*) и молинии (*Molinia coerulea*).

В Глядино наибольшая концентрация особей *P. vulgaris* отмечена на коротком склоне, примыкающем к болоту — в разреженном разнотравном

луговом сообществе. В этом сообществе значительно меньше видов осок (лишь *Carex panicea*) и орхидных (*Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata* и *Herminium monorchis*), а также девясила и трясунки, при отсутствии молинии и ряда других видов, характерных для лугового сообщества в Пудости (табл. 2, G1). Как и в Пудости, предпочтительным местом поселения жирянок в Глядино также являются открытые участки с низким и разреженным травянистым ярусом, нередко вблизи растений примулы и орхидных (рис. 1, 2b). Намного

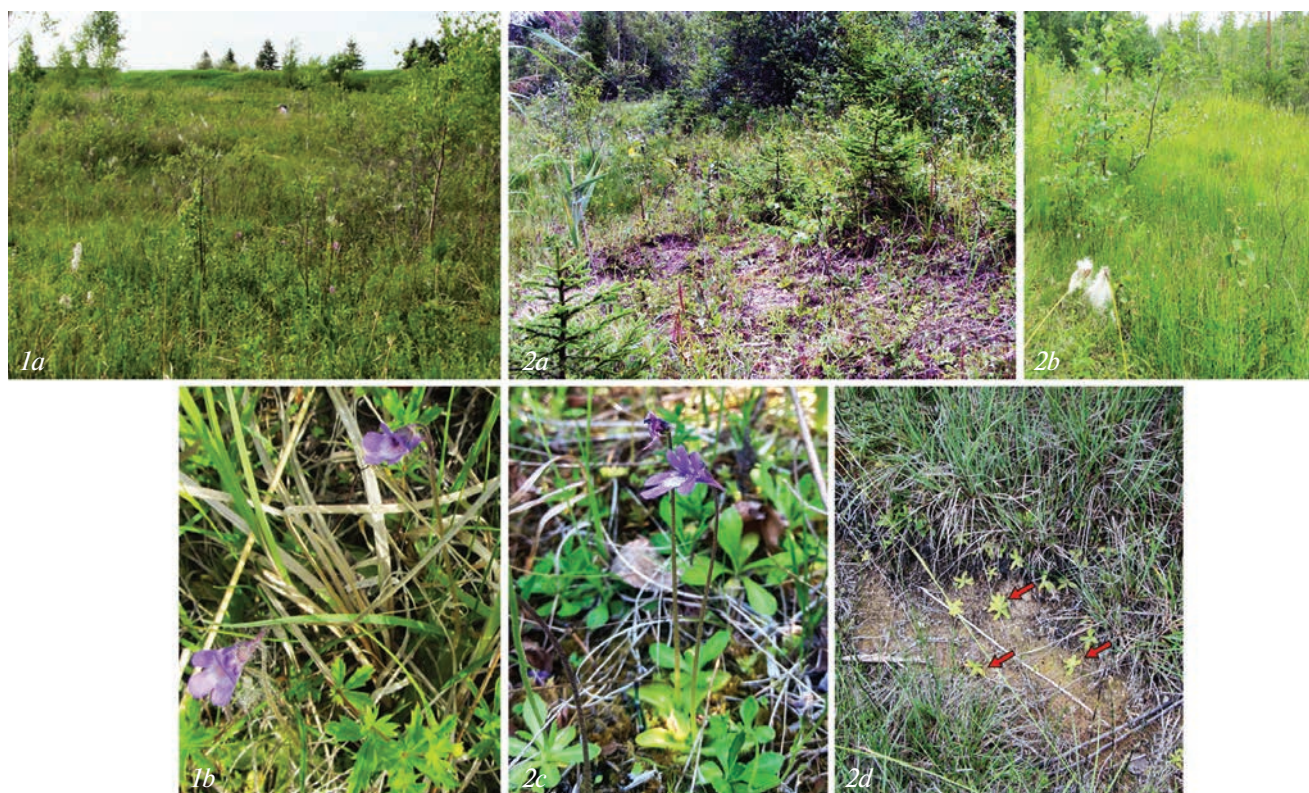


Рис. 1. Местообитания *Pinguicula vulgaris* в окрестностях поселков Пудость и Глядино.

1a, 2a, b — общий вид местообитаний (1a — Пудость, пойменный луг, 2a, b — Глядино: 2a — луг на склоне к болоту, 2b — пушицево-хвощово-зеленомошное болото), 1b, 2c — особи *P. vulgaris* рядом с невысокими растениями других видов (1b — Пудость, 2c — Глядино), 2d — особи *P. vulgaris* (красные стрелки) на оголенных выходах гачи в ключевом болоте Глядино.

Fig. 1. Habitats of *Pinguicula vulgaris* in the vicinities of Pudost' and Glyadino villages.

1a, 2a, b — general view of habitats (1a — Pudost', floodplain meadow, 2a, b — Glyadino: 2a — meadow on the slope to a spring fen, 2b — grass-horsetail-cottongrass-green moss spring fen), 1b, 2c — *P. vulgaris* plants near low plants of other species (1b — Pudost', 2c — Glyadino), 2d — *P. vulgaris* plants (red arrows) on carbonate ground outcrops in a spring fen at Glyadino.

меньше жирянки встречаются в сыром травяно-моховом болоте (табл. 2, G2), где они поселяются главным образом по краям небольших углублений на обсыхающем днище болота — на оторфованных оголенных выходах гачи, но и здесь местами бывают очень обильны — до 60–75 розеток в некоторых скоплениях особей (рис. 1, 2c). На обочинах дороги, затененной невысоким лесом (участок G3), особи жирянок немногочисленны.

Регулярные (в течение 6 лет) наблюдения за развитием растений жирянок в обеих популяциях показали, что, несмотря на определенное антропогенное воздействие (нахождение вблизи населенных пунктов), они имеют хорошее жизненное состояние, при этом для Глядино характерно большое количество растений с очень мелкими (менее 7–10 мм длиной) листьями. Обе популяции имеют достаточно высокую долю цветущих и плодоносящих особей — 40–50% (с преобладанием одноцветковых особей), причем продукция семян в них наблюдалась ежегодно (не только в 2019–2021 гг., но и в предыдущие годы наблюде-

ний). Однако, растения несколько различаются по срокам прохождения фенофаз, хотя продолжительность вегетационного периода в целом была примерно одинаковой (5–6 мес, с мая по начало октября).

Так, начало бутонизации в пудожской популяции *Pinguicula vulgaris* обычно отмечается в начале июня, а массовое цветение особей во второй половине июня (примерно с 15 по 30 июня) — в начале развития травяного яруса, при достижении им высоты 5–15 см (у кустов — до 25 см); созревание плодов и диссеминация отмечаются с третьей декады июля по первую декаду августа (включительно). Для популяции в Глядино характерны несколько более поздние фазы цветения и плодоношения (вследствие ее частичного затенения лесом): начало бутонизации — во второй декаде июня, с массовым цветением особей в третьей декаде июня — начале июля (примерно с 20 июня по 10 июля), созревание плодов (диссеминация) — с конца июля до середины августа. По мере созревания плодов и увеличения высоты и сомкнуто-

сти травяного яруса, растения жирянки, особенно в Пудости, часто становятся малозаметными. Завершение вегетации (с образованием зимующих почек — гибернакул) происходит в конце сентября — в октябре.

Следует, однако, отметить, что в 2020–2021 гг. из-за ранней и продолжительной июньской жары и засухи (рис. 2А, В) в Пудости начало цветения особей *P. vulgaris* было сдвинуто на более ранние сроки (первую декаду июня), с их массовым цветением в середине июня и созреванием плодов в первой-второй декаде июля. В отличие от этого, в Глядино этот сдвиг был незначителен и проявлялся, главным образом, в несколько более ускоренном созревании плодов, которое завершалось в конце июля — начале августа.

Семенная продуктивность *Pinguicula vulgaris*

Оценка показателей потенциальной, реальной семенной продуктивности и коэффициента продуктивности *Pinguicula vulgaris*, произрастающей в Пудости и Глядино, в 2019–2021 гг. показала, что в этих условиях для ее особей в целом характерны их высокие значения, хотя и различающиеся в разные годы исследования (табл. 3).

В обоих пунктах наблюдений за весь период исследований интервалы варьирования средних показателей семенной продуктивности (при объединении данных по всем трем учетным площадкам в одну выборку за каждый год исследований) были близки и составили соответственно для потенциальной семенной продуктивности — 139–198 и 121–214 шт., для реальной семенной продуктивности — 97–136 и 86–159 шт. При этом в 2021 г. значения этих показателей в обеих популяциях были минимальными, что особенно наглядно проявлялось в окр. пос. Глядино (рис. 3А, В, D, E). Средние значения коэффициента продуктивности в Пудости варьировали от 64 до 80%, и также были наиболее низкими в 2021 г., причем различия были достоверны по отношению к другим годам исследования ($H = 13.2$, $p = 0.0013$). В отличие от этого, в Глядино значения коэффициента продуктивности во все годы были сходными и достаточно высокими (70–72%), и достоверно не различались за весь период исследования (рис. 3С, F).

Характерно также, что значения коэффициента продуктивности у особей *P. vulgaris*, произрастающих в разных сообществах в окр. пос. Глядино, значительно отличались. В частности, наибольшие значения (от 61 до 81%, в зависимости от года исследований) наблюдались у особей, произрастающих на склоне над болотом (частично затененном невысокими деревьями и с подтоком известковых вод) и по краю болота, на обнаженных участках гжи (с постоянным освещением солнеч-

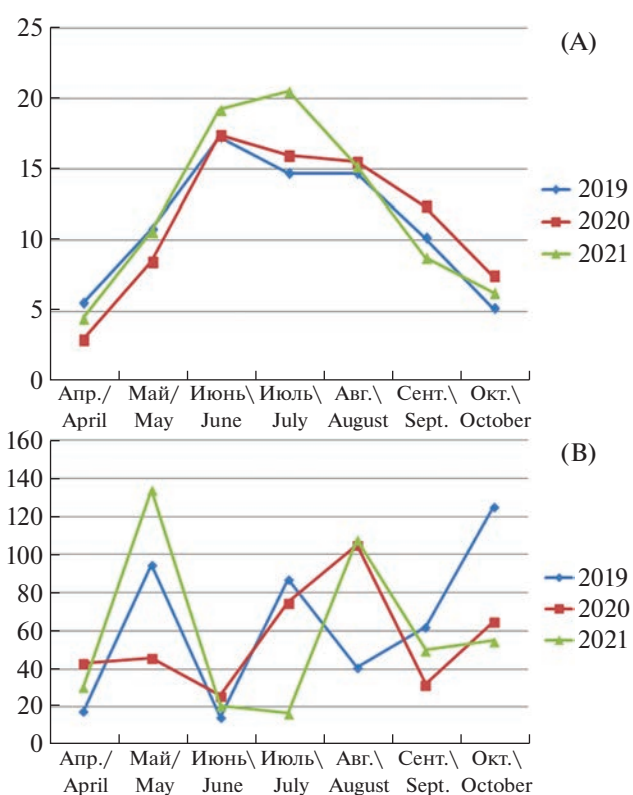


Рис. 2. Среднемесячные температуры воздуха в Белогорке (ближайшая к популяциям Глядино и Пудость метеостанция) (А). Месячные суммы выпавших осадков в Белогорке (В) (Pogoda..., 2021).

По горизонтали: месяцы наблюдения, по вертикали: градусы Цельсия (А), мм (В).

Fig. 2. Average monthly air temperatures in Belogorka (the nearest weather station to the populations of Glyadino and Pudost') (А). Monthly amounts of precipitation in Belogorka (В) (Pogoda..., 2021).

X-axis: month of the study, Y-axis: degrees Celsius (А), mm (В).

ным светом и высокой влажностью грунта) (учетные площадки G1 и G2 соответственно). Наименьшие значения этого показателя (от 54 до 62%, в зависимости от года исследований) имели особи, поселившиеся на обочине лесной дороги — на удалении от болота и в условиях наибольшей затененности лесным массивом (учетная площадка G3). В отличие от этого, в пудожской популяции, с более однородными условиями произрастания особей жирянок, значения $K_{пр}$ на всех участках (учетные площадки P1, P2, P3) во все годы были достаточно близкими (с интервалом варьирования от 60 до 82%). Значения потенциальной и реальной семенной продуктивности в обеих популяциях в отдельные годы были более высокими на одних участках, а в отдельные годы — на других, и не проявляли каких-либо заметных тенденций в распределении, исключая отмеченное выше

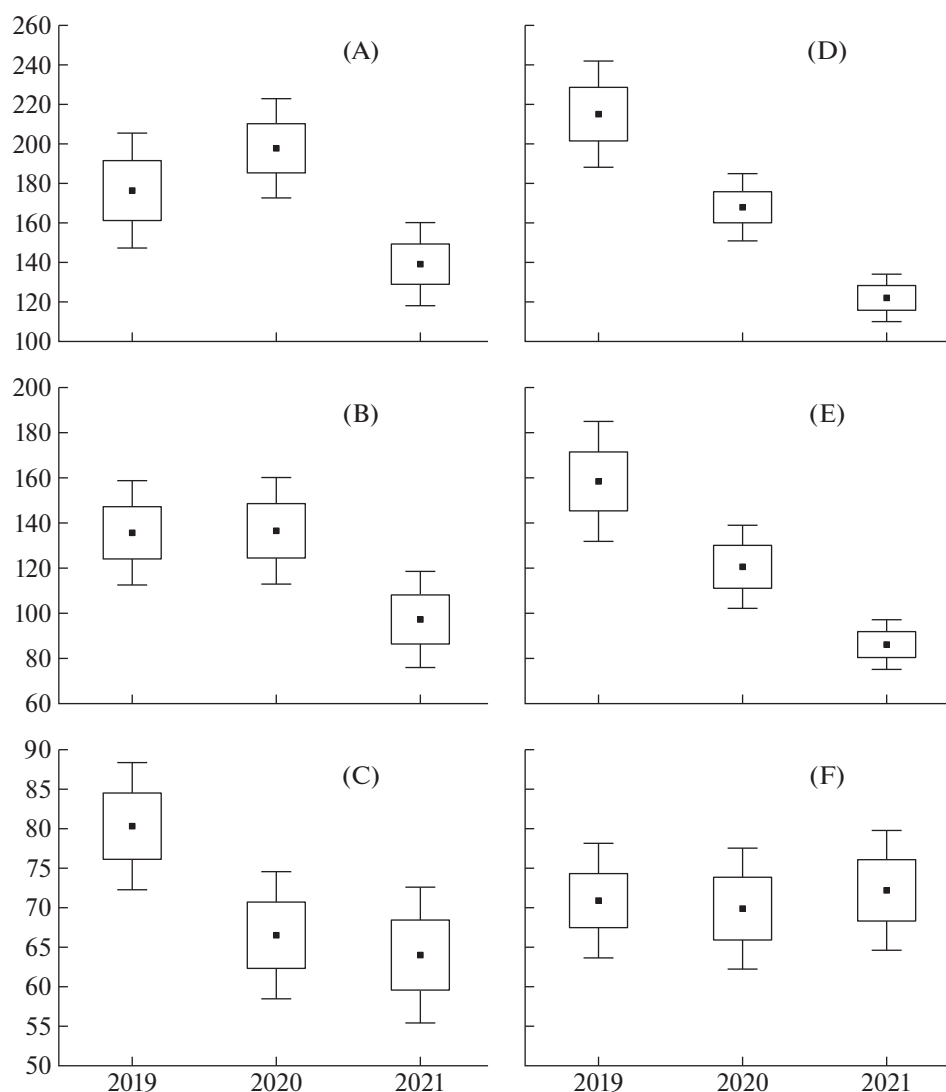


Рис. 3. Показатели семенной продуктивности *Pinguicula vulgaris* в окр. пос. Пудость (А–С) и в окр. пос. Глядино (D–F) Ленинградской области за период исследования 2019–2021 гг.

По горизонтали: годы исследования, по вертикали: А, D – потенциальная семенная продуктивность (шт.), В, Е – реальная семенная продуктивность (шт.), С, F – коэффициент продуктивности, %.

Fig. 3. Seed productivity parameters of *Pinguicula vulgaris* in the vicinity of Pudost' (A–C) and Glyadino (D–F) villages of the Leningrad Region during 2019–2021.

X-axis: years of the study, Y-axis: A, D – potential seed productivity (pcs), B, E – real seed productivity (pcs), C, F – coefficient of productivity (%).

снижение показателей в 2021 г. на всех площадках без исключения (табл. 3). В то же время, сравнительная оценка этих данных с использованием критерия Фишера показала, что у особей *P. vulgaris* в окр. пос. Глядино показатель коэффициента продуктивности $K_{пр}$ в пределах площадок G1, G2 и G3 достоверно различался лишь в 2019 г. ($F = 3.82$, $p = 0.03$), тогда как у ее особей в окр. пос. Пудость достоверные различия в значениях этого показателя на площадках P1, P2 и P3 отсутствовали во все годы исследования. Использование критерия Фишера применительно к показателям потенциальной и реальной семенной продуктив-

ности также не выявило каких-либо их достоверных различий, исключая различия в показателях потенциальной семенной продуктивности в Глядино в 2021 г. ($F = 5.4$, $p = 0.01$). Тем не менее, в целом можно отметить наличие определенного тренда к уменьшению значений коэффициента продуктивности у особей *P. vulgaris*, произрастающих в окр. пос. Глядино, при их переходе от произрастания в условиях высокой влажности и освещенности (учетные площадки G1 и G2) к таковому в условиях пониженной влажности и наибольшей затененности лесным массивом (площадка G3).

Дисперсионный анализ показателей семенной продуктивности *Pinguicula vulgaris* в двух районах Ленинградской обл. за период 2019–2021 гг. с использованием непараметрического критерия Манна–Уитни выявил неоднозначность их изменений (табл. 4). Отсутствие или наличие достоверных различий, скорее всего, обусловлено высокой степенью вариабельности показателей семенной продуктивности исследуемого вида, о чем можно судить по широте интервала варьирования и коэффициентов вариации (табл. 3).

Отдельно следует подчеркнуть высокое качество семян, формирующихся в обоих местообитаниях. Экспресс-диагностика их строения показала, что преобладающее большинство семян в обеих популяциях являлись полностью выполненными (рис. 4, 1). Как отмечено выше, доля не полностью выполненных семян была очень незначительной (менее 5%), причем такие семена обычно содержали или недоразвитый зародыш (в глобулярной стадии развития), окруженный тонким слоем эндосперма, или лишь недоразвитый, 8–10-клеточный эндосперм (рис. 4, 2–3b). Также практически не наблюдалось повреждения плодов и семян какими-либо насекомыми, то есть, значения реальной и условно-реальной семенной продуктивности были близки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что, несмотря на географическую близость и общую приуроченность к Ижорской возвышенности (к выходам карбонатных пород), исследуемые популяции *Pinguicula vulgaris* различаются по их характеристикам. Популяция в Пудости отличается существенно большей площадью – примерно в 3 раза больше, чем в Глядино, и более однородными условиями произрастания жирянок – в отличие от Глядино, где эти условия гораздо более дифференцированы (охватывают три резко различающихся местообитания). Несмотря на это, численность популяции в Пудости значительно меньше, чем в Глядино (примерно в 1.4 раза), хотя доля половозрелых особей в них различалась незначительно. Анализ видового состава растительных сообществ, в которых произрастают жирянки, показал, что, несмотря на наличие многих общих видов, пойменный луг в Пудости значительно богаче суходольного луга в Глядино, что проявляется также в присутствии в первом ряду видов, почти не встречающихся во втором.

Конкретные данные о местообитаниях и описания сообществ, включая координаты местонахождений жирянок, ранее в литературе не приводились, а сообщались только сведения о произрастании жирянки обыкновенной в этих пунктах Ленинградской области (Boch, 1985, 1992; Vasilevich, 1992) и отнесении ее к категории 1 (видов,

Таблица 4. Достоверность различий в показателях семенной продуктивности *Pinguicula vulgaris*, произрастающих в Ломоносовском и Гатчинском районах Ленинградской обл.

Table 4. Validity of differences in the parameters of seed productivity of *Pinguicula vulgaris* growing in the Lomonosov and Gatchina districts of the Leningrad Region

Показатель Parameter	Год исследования/Year		
	2019	2020	2021
ПСП PSP	2.03 (0.04)*	–1.73 (0.08)	–1.25 (0.21)
РСП RSP	1.25 (0.211)	–0.84 (0.40)	–0.26 (0.80)
К _{пр} C _{pr}	–1.96 (0.05)	0.77 (0.44)	2.40 (0.02)

Примечание. ПСП – потенциальная семенная продуктивность (экз.), РСП – реальная семенная продуктивность (экз.), К_{пр} – коэффициент продуктивности (%). * Указаны значения критерия Манна–Уитни (z), в скобках – уровень значимости (p); полужирным шрифтом выделены достоверные различия.

Note. PSP – potential seed productivity (pcs), RSP – real seed productivity (pcs), C_{pr} – coefficient of productivity (%). * Values of the Mann–Whitney criterion (z), in parentheses – level of significance (p); significant differences are highlighted in bold.

находящихся под угрозой исчезновения), к подкатегории “Уязвимые виды с небольшим количеством локалитетов и половозрелых особей” (Krasnaya..., 2018).

Большинство авторов, исследовавших условия произрастания *P. vulgaris*, а также других видов *Pinguicula* (Casper, 1966; Molau, 1993; Blanca et al., 1999; Zamora, 1999; Legendre, 2000; Heslop-Harrison, 2004; Molano-Flores, 2018, и др.), сообщают, что оптимальными местами для их поселения являются открытые местообитания, с хорошей освещенностью и высокой влажностью почв, что в целом согласуется и с нашими данными. Почвы часто являются обедненными, обычно нейтральными или щелочными; *P. vulgaris* нередко произрастает на выходах известковых пород, вблизи родниковых, проточных или стоячих вод (Casper, 1966; Legendre, 2000; Degtjareva et al., 2004, и др.), что характерно и для большинства ее популяций в Ленинградской обл., где известно около 15 местонахождений (Krasnaya..., 2018, и др.). В то же время, наши наблюдения показали, что расселение *P. vulgaris* в исследуемых пунктах Ленинградской обл. во многом лимитируется еще и степенью сомкнутости и высотой травяного яруса.

Эта зависимость особенно четко проявляется в Пудости, где злаково-разнотравный луг, в котором поселились жирянки, имеет высокую сомкнутость травяного яруса (ОПП = 70–80%), высотой до 40–50 см, в связи с чем их расселение приурочено главным образом к участкам с низ-

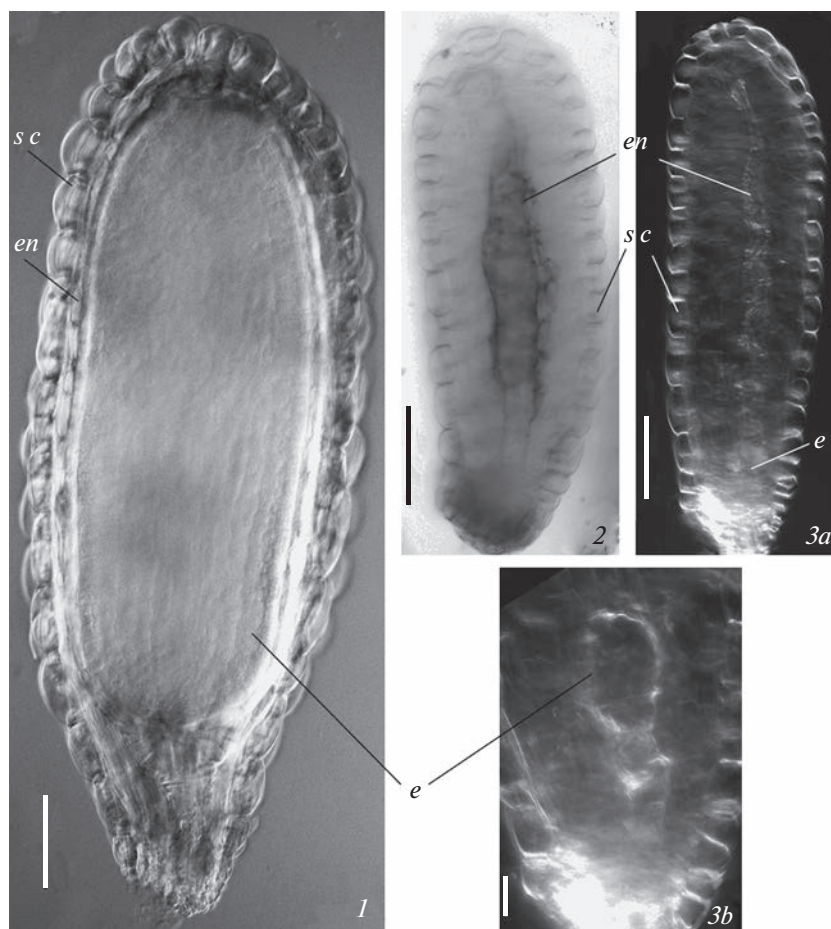


Рис. 4. Строение зрелых семян *Pinguicula vulgaris* на примере популяции в Глядино (дифференциально-интерференционный контраст).

1 – полностью выполненные семена, 2–3a – частично выполненные семена (2 – семя с недоразвитым эндоспермом, 3a – семя с недоразвитым зародышем, окруженным тонким слоем эндосперма, 3b – микропиллярная часть того же семени с зародышем увеличено). e – зародыш, sc – семенная кожура, en – эндосперм. Масштабная линейка: 1–3a – 100, 3b – 10 мкм.

Fig. 4. Structure of *Pinguicula vulgaris* mature seeds on example of Glyadino population (differential interference contrast). 1 – completely filled seeds, 2–3a – partially filled seeds (2 – seed with underdeveloped endosperm, 3a – seed with underdeveloped embryo surrounded by a thin layer of endosperm, 3b – micropylar part of the same seed with embryo at large magnification). e – embryo, sc – seed coat, en – endosperm. Scale bars: 1–3a – 100, 3b – 10 μ m.

ким и разреженным травянистым ярусом (в плотных зарослях трав и кустарников жирянки отсутствуют или единичны). В луговом сообществе в Глядино (G1) сомкнутость травяного яруса более низкая (ОПП = 50–60%), что обуславливает преимущественную концентрацию жирянок именно на этом участке популяции. Аналогичное явление наблюдается и в болотном сообществе (G2) с высоким участием пушицы, хвощей и мхов (ОПП = 90%). В этих условиях особи жирянок, как правило, малочисленны, исключая участки с оголенными оторфованными выходами гажи, где они нередко поселяются в значительном количестве. Однако, на обочинах лесной дороги (G3), также с оголенными выходами гажи и низким присутствием других видов растений, отмечается иная ситуация: жирянки здесь встречаются в малых

количествах, что явно связано со значительным затенением участка. Это подтверждается и нашими многолетними наблюдениями за данной популяцией: ранее по краю леса (с южной стороны) на отдельных открытых пространствах, заселенных лишь травянистыми видами растений, жирянки были более обильны, однако в последние годы (вероятно, вследствие активного наступления леса на болото) в этой части популяции отмечается заметное сокращение их численности.

Влияние степени сомкнутости и высоты травяного яруса растительных сообществ на расселение особей *P. vulgaris* (и других видов *Pinguicula*) ранее почти не отмечалось. Исключение составляют лишь данные некоторых британских авторов (Gilmour, Walters, 1954; Heslop-Harrison, 2004), которые сообщали, что произрастание

P. vulgaris на Британских островах приурочено, главным образом, к болотам, трясинам и влажным торфянистым пустошам, к участкам с преимущественно низкорослыми сопутствующими растениями, почти не затеняющими розетки жирянок. Именно этим фактором (а также осушением местности) объяснялась сравнительная редкость *P. vulgaris* на болотах Восточной Англии, с чрезмерной высотой растений в сообществах (Gilmour, Walters, 1954), хотя в Дорсете (южное побережье Англии) ее исчезновение более связывают с потеплением климата в регионе. Согласно Y. Heslop-Harrison (2004), в Шотландии *P. vulgaris* часто встречается на открытых каменистых откосах (между березово-можжевельниковыми лесами), но также с очень разреженным травянистым ярусом (ОПП менее 50%), представленным определенным набором видов, наиболее распространенными из которых являются осоки (*Carex demissa* Hornem. = *C. viridula* ssp. *oedocarpa* (Andersson) B. Schmid, *C. panicea* L.), злаки (*Festuca ovina* agg. L.), ситниковые (*Juncus triglumis* L.), а также *Saxifraga aizoides* L., *Thalictrum alpinum* L. и *Blindia acuta* (Hedw.) Bruch et Schimp. Помимо этого, автор отмечает, что *Pinguicula vulgaris* никогда не поселяется непосредственно на сфагнуме, вероятно в связи с ее неспособностью к конкуренции с интенсивным ростом этого растения. Сходные наблюдения Heslop-Harrison (2004) приводит и для *P. lusitanica* (L.) Raf. в условиях Британии, которая также предпочитает поселяться в промежутках между более высокими растениями (*Myrica gale* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn).

Заключая обобщение данных по условиям произрастания *Pinguicula vulgaris* в исследуемых пунктах Ленинградской области, можно предположить, что, несмотря на хорошее жизненное состояние особей этих популяций, их численность — в случае активного размножения в них видов с быстрым формированием высокого травяного яруса — может существенно сократиться. Возможно также, что более низкая численность популяции *P. vulgaris* в Пудости связана именно с этим процессом. Сокращению численности обеих популяций может способствовать и антропогенное воздействие: оба местонахождения расположены вблизи населенных пунктов и, по нашим наблюдениям, нередко посещаются их жителями, а в Глядино подвергаются и проезду транспорта. Согласно Heslop-Harrison (2004), вытаптывание, хотя и способствует большей открытости территории, тем не менее, представляет потенциальную угрозу для уничтожения многих видов растений.

Широко известно, что численность популяций растений также во многом определяется эффективностью размножения особей. Согласно литературным данным, для особей *P. vulgaris* характерно преимущественно семенное размноже-

ние; интенсивность вегетативного размножения (посредством выводковых почек — “луковичек”), особенно в арктической и субарктической зонах, низкая (Soyrinki, 1938; Karlsson, 1986; Heslop-Harrison, 2004, и др.). В ряде арктических регионов формирование луковичек у *P. vulgaris* отсутствует (Soyrinki, 1938), а в некоторых субарктических областях Швеции происходит редко (Karlsson, 1986), хотя в условиях Средней Европы их продукция является регулярным явлением (Heslop-Harrison, 2004). Наши наблюдения по *P. vulgaris* в Ленинградской области показали, что в этих условиях ее особям также свойственно главным образом семенное размножение: выводковые почки отмечались не у всех растений и, по предварительным данным, их число было невелико (1–3). Это, по-видимому, свидетельствует о большей близости исследуемых популяций *P. vulgaris* по данным показателям к популяциям в субарктических областях, чем в Средней Европе, или, по крайней мере, их промежуточном состоянии. Еще одним аргументом в пользу сказанного является и преобладание одноцветковых особей, характерное для субарктических регионов Швеции (Svensson et al., 1993; Molau, 1993; Méndez, Karlsson, 2007), Исландии (Valdés et al., 2022) и Гренландии (Heide, 1912). Такое же состояние свойственно и *P. vulgaris* из Британии и канадской Альберты (Worley, Harder, 1996; Heslop-Harrison, 2004).

Сравнительный анализ показателей семенной продуктивности у особей *P. vulgaris* в исследуемых популяциях Ленинградской области показал, что для них характерна высокая эффективность семенной репродукции. Средние значения коэффициента продуктивности в обеих популяциях — интегрального показателя оценки репродуктивного успеха в популяции (Zlobin, 2009b), достигали 60–80%, а у ряда особей — свыше 90% (см. табл. 3), причем продукция семян в них наблюдалась ежегодно, а сами семена характеризовались высоким качеством (значения реальной и условно-реальной семенной продуктивности почти не отличались). Это свидетельствует об успешности процессов опыления в обеих популяциях: известно, что особям различных популяций *P. vulgaris*, включая глядинскую, свойственно наличие как алло-, так и автогамии, причем последняя, как правило, выполняет страхующую функцию в условиях отсутствия насекомых в холодную и дождливую погоду (см. Pushkareva (Nikolaeva) et al., 2018). В обеих популяциях отмечен высокий уровень потенциальной семенной продуктивности, хотя и с несколько более широким диапазоном варьирования в Глядино, чем в Пудости, что может указывать на различия в возрастном составе этих популяций и разную степень участия их особей в вегетативном размножении (Zlobin, 2009a). Следует, однако, отметить, что в обеих по-

пуляциях присутствовали особи как с малым количеством семязачатков в завязях, так и с малым количеством семян в плодах (с потенциальной и реальной семенной продуктивностью менее 10% — см. табл. 3), но их доля являлась очень незначительной (менее 1%). Эти отклонения также могут быть связаны с возрастным составом популяций: наибольший репродуктивный выход обычно имеют средневозрастные генеративные особи, тогда как пониженный — старые и молодые (Ivshin, 1998; Zlobin, 2009a, b).

Несмотря на различия в условиях произрастания особей *P. vulgaris* в Пудости и Глядино, результаты дисперсионного анализа данных по семенной продуктивности, согласно критерию Манна–Уитни, были неоднозначными. Это свидетельствует, вероятно, о том, что различия в экологических условиях мест произрастания *P. vulgaris* в исследуемых популяциях не оказывают существенного влияния на уровень их семенной продуктивности, хотя для подтверждения этого заключения необходимо продолжение исследований, с увеличением количества учетных площадок (по крайней мере, до 5) и более продолжительным периодом наблюдений. Оценка достоверности различий с использованием критерия Краскела–Уоллиса выявила более четкую закономерность снижения ряда показателей от года формирования семян. В частности, достоверным являлось существенное снижение потенциальной и реальной семенной продуктивности в обеих популяциях в 2021 г. (по сравнению с 2019 и 2020 гг.), а также снижение коэффициента продуктивности в этот год в пудожской популяции (его понижения в Глядино не наблюдалось). Наиболее вероятное объяснение этой закономерности — различные погодные условия в ходе вегетационных периодов 2019–2021 гг., что подтверждается данными метеорологических наблюдений в районе расположения популяций (метеостанция “Белогорка”, Гатчинский р-н). Согласно этим данным, 2020 и особенно 2019 годы (с наибольшими значениями большинства показателей в обеих популяциях) отличались умеренными летними температурами и большим количеством осадков во время бутонизации, цветения и плодоношения жиронок. А в 2021 г. (с наименьшими значениями показателей) этот период был жарким и засушливым (Pogoda..., 2021, рис. 2), что позволяет сделать вывод о негативном влиянии длительных жарких и засушливых условий в период цветения и созревания семян *P. vulgaris* на уровень ее семенной продуктивности, причем такие условия, по-видимому, больше сказываются на показателях особей пудожской популяции (вследствие ее большей открытости и меньшей увлажненности по сравнению с глядинской).

Значимыми также оказались различия в уровне завязываемости семян *P. vulgaris* на различных

участках популяции в Глядино — наиболее дифференцированной по условиям ее произрастания. В частности, на участке этой популяции, затененной лесом с южной стороны, коэффициент продуктивности был ниже, чем на ее участках с постоянной освещенностью и большей влажностью (склон от леса к болоту и край болота с оголенными оторфованными выходами гажи), причем в 2019 г. различия были достоверны. Этот факт, в совокупности с выше отмеченным фактом общего сокращения численности особей *P. vulgaris* на данном участке Глядино, подтверждает негативное влияние на их состояние сильного затенения лесным массивом, что ранее также сообщалось для средиземноморской *P. vallisneriifolia* Webb (Zamora, 1999). Однако, в связи с высокой вариабельностью показателей семенной продуктивности у *P. vulgaris* на ряде площадок обеих популяций, данный факт все же нуждается в проверке.

Сведения по семенной продуктивности особей *P. vulgaris*, произрастающих в условиях Ленинградской области (северные районы Европы), получены впервые и позволяют восполнить пробелы в этом вопросе. Ранее этот аспект репродуктивной биологии *P. vulgaris* исследовался главным образом у особей субарктических популяций Европы и Северной Америки, тогда как для популяций вида в Средней Европе сообщались лишь общие сведения о производстве ее особями большого количества семян (Casper, 1966; Legendre, 2000; Heslop-Harrison, 2004, и др.).

Наши данные о высоком уровне семенной продуктивности у особей *P. vulgaris* в Ленинградской области в целом согласуются с аналогичными данными по субарктическим популяциям вида. В частности, высокие, но также несколько разные значения показателей семенной продуктивности отмечены у *P. vulgaris* из Швеции и Гренландии. По данным U. Molau (1993), у *P. vulgaris*, произрастающей в районе Абиско — самой северной части субарктической Швеции, расположенной за Полярным кругом (68.21° N, 18.49° E, 350 м над ур. м.), продукция семян, как и у жиронок в Ленинградской области, была ежегодной, с завязываемостью семян более 70%. В ее популяции в районе Латняяуре — чуть западнее Абиско и в горных условиях (68.22° N, 18.13° E, 1000 м над ур. м.), а также в одной из популяций на западе Гренландии, выше Северного фьорда (67.00° N, 50.27° E, 350 м над ур. м.), отмечены еще более высокие значения этого показателя — 80 и 92%, соответственно. О высокой завязываемости семян у *P. vulgaris* в Абиско (110–140 семян в плодах) также сообщали и другие авторы, указывая, что их формируют лишь 14% зрелых розеток в популяции, тогда как в высокогорных условиях продукция семян была нерегулярной — с перерывами в несколько лет (Karlsson, 1986, 1988; Thorén,

Karlsson, 1998). С точки зрения авторов, это связано с низкими температурами в конце сезона вегетации и длительным периодом восстановления ресурсов, необходимых для успешного производства семян в условиях короткого (2–3 мес.) вегетационного периода (см. также Heslop-Harrison, 2004).

Можно заключить, что на семенную продуктивность *P. vulgaris* в субарктических условиях, особенно при продвижении вида в горные условия, вероятно, более влияют такие факторы как сокращение вегетационного периода особей, нерегулярность их цветения и частые низкие температуры в конце сезона вегетации. В Ленинградской же области такими факторами, как отмечено выше, преимущественно являются длительные жаркие и засушливые условия в период цветения и плодоношения особей: заморозки в этом регионе в июне, как правило, редки и с небольшими понижениями температуры (Pogoda..., 2021), а вегетационный период более продолжителен (5–6 мес).

Интересно также, что, несмотря на сходство коэффициента продуктивности у особей *P. vulgaris* в Ленинградской области и шведском Абиско (64–80% в Пудости, 70–72% в Глядино, 77% в Абиско), особи последнего отличались более высокими значениями потенциальной семенной продуктивности (272 в Абиско против 140–200 в Пудости и 120–210 в Глядино). Известно, что наибольшая потенциальная семенная продуктивность обычно свойственна растениям, произрастающим в условиях эколого-ценотических оптимумов (Zlobin, 2009a). Наиболее благоприятными условиями для произрастания *P. vulgaris* считаются районы с прохладным и влажным климатом (Lloyd, 1942; Casper, 1966; Taylor, 1989; Degtjareva et al., 2004, и др.). Популяция в Абиско ближе оптимуму, так как условия региона более прохладные и влажные, чем в Ленинградской области: средние температуры в июне-августе колеблются от +9 до +12°C, а среднемесячный уровень осадков — от 35 до 68 мм, тогда как в Ленинградской области их значения составляют 15–18°C и 34–44 мм, соответственно (Swedish..., 2021; Pogoda..., 2021). Тем не менее, расположение популяций *P. vulgaris* в Ленинградской области за пределами ее эколого-ценотического оптимума в целом не оказывает заметного влияния на репродуктивное состояние ее особей. Как отмечено выше, большинство из них обладают высокой эффективностью семенной репродукции и, следовательно, высоким потенциалом для возобновления вида в популяциях посредством семенного размножения.

Однако, для окончательной оценки репродуктивного успеха *P. vulgaris* в условиях Ленинградской области необходимо изучение такого аспекта ее репродукции как биология прорастания и

всхожесть семян — конечного звена репродуктивного успеха вида в популяции (Zlobin, 2009b). Этот аспект ранее был исследован лишь у *P. vulgaris* из Глядино Ленинградской области (Titova, 2012), тогда как данные такого рода по пудожской популяции неизвестны, что диктует необходимость восполнения пробела в этой области, особенно в сравнительном плане изучения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что, несмотря на различия в экологических условиях произрастания *Pinguicula vulgaris* в двух пунктах Ленинградской области (окр. пос. Пудость и Глядино — Гатчинский и Ломоносовский р-ны, соответственно), предпочтительными местами поселения ее особей являются такие же, что и других регионах Европы и Америки. Это — открытые местообитания с хорошей освещенностью и высокой влажностью почв (нейтральных или слабощелочных, нередко известковых), слабозадержанные территории с невысоким травяным ярусом. К основным факторам, лимитирующим численность особей *P. vulgaris* в условиях Ленинградской области, можно отнести задержание и затенение (интенсивное заселение видами, формирующими ярус с высокой сомкнутостью и высотой растений) и вытаптывание вследствие посещения жителями прилегающих населенных пунктов, что отмечалось и для других популяций этого вида. В эти представления укладываются и наши данные о негативном влиянии на особи жирянок активного наступления леса на один из участков в Глядино, где в последние годы наблюдается заметное сокращение их численности и редкое цветение (вследствие сильного затенения деревьями). Нельзя исключать и такой фактор, как длительное затопление особей *P. vulgaris* водой во время весенних и осенних паводков, ранее отмеченный для других видов жирянок (Molano-Flores et al., 2018).

Анализ эффективности семенной репродукции особей *P. vulgaris* — одного из важнейших факторов, определяющих численность популяций растений — в условиях Ленинградской области показал, что они обладают высоким потенциалом для возобновления вида посредством семенного размножения, с ежегодной продукцией большого количества семян высокого качества, что характерно также и для ряда субарктических популяций этого вида в районе шведского Абиско (Karlsson, 1986, 1988; Molau, 1993). В то же время, в отличие от шведских субарктических популяций *P. vulgaris*, где такими факторами обычно являются сильные заморозки в конце вегетационного периода (особенно при продвижении вида в горные условия), основным фактором, лимитирующим продукцию семян в популяциях Ленинградской об-

ласти, являются длительные жаркие и засушливые условия во время цветения и плодоношения особей; при этом их негативное влияние более сказывается на продукции семян в пудожской популяции (вследствие ее большей открытости и меньшей влажности почв по сравнению с глядинской).

Оценивая в целом данные по состоянию особей *P. vulgaris*, произрастающих в условиях двух изученных популяций Ленинградской области, можно заключить, что, несмотря на нахождение этих популяций вне эколого-фитоценотического оптимума (регионов северного полушария с субарктическим климатом), их особи характеризуются высокой жизненностью и высоким репродуктивным успехом. Однако для полной оценки последнего параметра необходимо изучение биологии прорастания и всхожести их семян — конечного звена репродуктивного успеха вида в популяциях: несмотря на производство особями *P. vulgaris* большого количества семян, их репродуктивный успех может сокращаться за счет низкой всхожести семян и гибели значительной части проростков при неблагоприятных условиях (Heslop-Harrison, 2004).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-34-90134 Аспиранты) и частично в рамках тем государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН: “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации” (регистрационный номер АААА-А18-118051590112-8); “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации (регистрационный номер 121032500047-1).

Авторы также искренне признательны Г.Ю. Конечной — за помощь в определении видов растений в сообществах, О.В. Галаниной — за консультации по ключевым болотам и болотным растениям, и О.В. Хитун и И.В. Лянгузовой — за помощь при обсуждении некоторых аспектов работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Arinushkina] Аринушкина Е.В. 1970. Руководство по химическому анализу почв. М. 488 с.
- [Arkticheskaya...] Арктическая флора СССР. Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР. Вып. 8. Ч. 2. Семейства Plantaginaceae — Orobanchaceae, Справочный материал. 1983. Л. 52 с.
- [Barykina et al.] Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. М. 312 с.
- Blanca G., Ruíz-Rejón M., Zamora R. 1999. Taxonomic revision of the genus *Pinguicula* L. in the Iberian Peninsula. — *Folia Geobotanica*. 34 (3): 337–361. <https://doi.org/10.1007/BF02912819>
- [Boch] Боч М.С. 1985. Редкие растения болот северо-запада РСФСР и организация их охраны — *Бот. журн.* 70 (5): 688–697.
- [Boch] Боч М.С. 1992. Памятник природы “Репузи (Пудость)” — В кн.: Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области. Труды БИН. Вып. 5. СПб. С. 144–149.
- [Budantsev] Буданцев А.Л. 2006. Семейство Lentibulariaceae. — В кн.: Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области. М. С. 490.
- Casper S.J. 1966. Monographie der Gattung *Pinguicula*. Stuttgart. 209 p.
- Cieslak T., Polepalli J.S., White A., Müller K., Borsch T., Barthlott W., Steiger J., Marchant A., Legendre, L. 2005. Phylogenetic analysis of *Pinguicula* (Lentibulariaceae): chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations — *Am. J. Bot.* 92(10): 1723–1736. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.10.1723>
- Degtjareva G., Casper J., Hellwig F., Sokoloff D. 2004. Seed morphology in the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) and its relation to taxonomy and phylogeny. — *Bot. Jahrb. Syst.* 125: 131–152. <https://doi.org/10.1127/0006-8152/2004/0125-0431>
- Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F.H., Schmidt A.R., Steiger J., Sokoloff, D.D. 2006. Morphology and nrITS phylogeny of the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae), with special attention to embryo evolution. — *Plant Biol.* 8 (06): 778–790. <https://doi.org/10.1055/s-2006-924560>
- Degtjareva G.V., Sokoloff D.D. 2012. Inflorescence morphology and flower development in *Pinguicula alpina* and *P. vulgaris* (Lentibulariaceae: Lamiales): monosymmetric flowers are always lateral and occurrence of early sympetaly. — *Organisms Diversity and Evolution*. 12 (2): 99–111. <https://doi.org/10.1007/s13127-012-0074-6>
- Gilmour J., Walters S.M. 1954. Wild flowers: botanizing in Britain. London. 242 p.
- [Geologicheskij...] Геологический словарь. Т. 1. 1973. М. С. 130.
- Heslop-Harrison Y. 2004. *Pinguicula* L. — *J. Ecol.* 92 (6): 1071–1118. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00942.x>
- Heide F. 1912. Lentibulariaceae (*Pinguicula*). — In: Meddelelser om Gronland 36. P. 441–481.
- [Ilyustirovannyi...] Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области. 2006. М. 799 с.
- [Ipatov, Mirin] Ипатов В.С., Мишин Д.М. 2008. Описание фитоценоза: Методические рекомендации. Учебно-методическое пособие. СПб. 71 с.

- [Ivshin] Ившин Н.В. 1998. Изменчивость числа семязачатков в коробочке в экологически различных популяциях *Plantago major* L. — Экология. 6: 435–440.
- Karlsson P.S. 1986. Seasonal pattern of biomass allocation in flowering and non-flowering specimens of three *Pinguicula* species. — Can. J. Bot. 64: 2872–2877.
- Karlsson P.S. 1988. Seasonal patterns of nitrogen, phosphorus and potassium utilisation by three *Pinguicula* species. — Functional Ecology. 2: 203–209.
- [Krasnaya...] Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира. 2018. СПб. 848 с.
- Legendre L. 2000. The genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae): an overview. — Acta Botanica Gallica. 147 (1): 77–95.
<https://doi.org/10.1080/12538078.2000.10515837>
- [Levina] Левина Р.Е. 1981. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М. 96 с.
- Lloyd F.E. 1942. The carnivorous plants. Waltham. 352 p.
- Méndez M., Karlsson P.S. 2007. Equivalence of three allocation currencies as estimates of reproductive allocation and somatic cost of reproduction in *Pinguicula vulgaris*. — Plant Biology. 9 (04): 462–468.
<https://doi.org/10.1055/s-2007-964965>
- Molano-Flores B., Primer S., Annis J., Feist M.A., Coons J., Digges R. 2018. Reproductive ecology of three rare North American *Pinguicula* species. — Plant Species Biology. 33 (2): 129–139.
<https://doi.org/10.1111/1442-1984.12204>
- Molau U. 1993. Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. — Arctic and Alpine Research. 25 (4): 391–402.
- [National Atlas pochv...] Национальный атлас почв Российской Федерации. 8.2. Ленинградская область. Санкт-Петербург. М 1: 2 500 000. М. <https://soil-db.ru/soilatl/razdel-8-ispolzovanie-zemelnyh-resursov-i-pochv/8-2-regiony-rossiyskoi-federacii/leningradskaya-oblast-sankt-peterburg> (11.10.2022).
- [Pogoda...] Погода и климат. Летопись погоды в Белогорке.
<http://www.pogodaiklimat.ru/history/26069.htm> (12.12.2021).
- [Pushkareva (Nikolaeva) et al.] Пушкарева (Nikolaeva) Л.А., Виноградова Г.Ю., Титова Г.Е. 2018. Репродуктивная биология *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) в Ленинградской области. — Бот. журн. 103 (12): 1501–1513.
<https://doi.org/10.7868/S0006813618120013>
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1960. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. — В кн.: Полевая ботаника. Т. 2. М., Л. С. 20–40.
- Shimai H., Setoguchi H., Roberts D.L., Sun M. 2021. Biogeographical patterns and speciation of the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) inferred by phylogenetic analyses. — PloS one. 16(6): e0252581.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0261600>
- Soyrinki N. 1938. Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. I, Allgemeiner Teil. T. 11. №1. Helsinki. 323 p.
- Svensson B.M., Carlsson B.A., Karlsson P.S., Nordell K.O. 1993. Comparative long-term demography of three species of *Pinguicula*. — J. Ecol. 635–645.
<https://doi.org/10.2307/2261662>
- [Swedish...] Swedish Meteorological and Hydrological Institute Topp Navigation. Abisko weather archive. 2021. <https://www.smhi.se/data/meteorologi/ladda-ner-meteorologiska-observationer/#param=airtemperatureInstant,stations=core,stationid=188800> (12.12.2021)
- Taylor P. 1989. The genus *Utricularia* — a taxonomic monograph. London. 724 p.
- Thorén L.M., Karlsson P.S. 1998. Effects of supplementary feeding on growth and reproduction of three carnivorous plant species in a subarctic environment. — J. Ecol. 86 (3): 501–510.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00276.x>
- [Titova] Титова Г.Е. 2012. Биология прорастания *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae). — Бот. журн. 97 (9): 1137–1162.
- [Tzvelev] Цвелёв Н.Н. 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области. СПб. 781 с.
- Valdés A., Helmutsdóttir V.F., Marteinsdóttir B., Ehrlén J. 2022. Selection against early flowering in geothermally heated soils is associated with pollen but not prey availability in a carnivorous plant. — Am. J. Bot. 109 (11): 1693–1701.
<https://doi.org/10.1002/ajb2.16047>
- [Vasilevich] Василевич В.И. 1992. Памятник природы “Глядино”. — В кн.: Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области. Труды БИН. Вып. 5. СПб. С. 149–154.
- [Vaynagi] Вайнагий И.В. 1974. О методике изучения семенной продуктивности растений. — Бот. журн. 59 (6): 826–831.
- [Vorob'eva] Воробьева Л.А. 1998. Химический анализ почв. М. 272 с.
- Worley A.C., Harder L.D. 1996. Size-dependent resource allocation and costs of reproduction in *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae). — J. Ecol. 195–206.
<https://doi.org/10.2307/2261355>
- Zamora R. 1999. Conditional outcomes of interactions: the pollinator–prey conflict of an insectivorous plant. — Ecology. 80 (3): 786–795.
- [Zemskova] Земскова Е.А. 1981. Семейство Пузырчатковые (Lentibulariaceae). — В кн.: Жизнь растений. Т. 5. Ч. 2. Цветковые растения. М. С. 460–462.
- Zlobin Yu.A. 2009a. Potential seed productivity. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 3. Reproductive systems. NH. Science Publishers. 576 p.
- Zlobin Yu.A. 2009b. Real seed productivity. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 3. Reproductive systems. NH. Science Publishers. 576 p.

GROWING CONDITIONS AND SEED PRODUCTIVITY OF *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) IN LENINGRAD REGION

L. A. Nikolaeva (Pushkareva)^{a, #}, T. M. Koroleva^a, and G. E. Titova^a

^aKomarov Botanical Institute RAS

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

[#]e-mail: pushkareva-lubov@mail.ru

The growing conditions of *Pinguicula vulgaris* in the vicinity of the villages Pudost' (floodplain meadow) and Glyadino (slope meadow, lowland spring fen) in the Leningrad Region were studied in detail, and the seed productivity of its plants was evaluated in these conditions for the first time. Despite a close geographical location and a general confinedness of both populations to the Izhora Upland (to the outcrops of carbonate rocks), they differ in an occupied area and its microtopography, the degree of shading of plants during daylight, and soil moisture (though of similar acidity), and also differ in the species composition of plant communities (richer in Pudost' than in Glyadino). At the same time, regardless of the differences in growing conditions, the level of seed-setting in *P. vulgaris* plants in both populations during all the years of research was close and quite high (64–80% in Pudost', 70–72% in Glyadino), that indicates a high potential for the renewal of the species in the populations by seed propagation. It is noted that the main factors limiting the size of *Pinguicula* populations in the Leningrad Region are the same as in its other populations of Northern Europe: intense settlement of territories by the species forming a layer with high closeness and height, trampling of soils, unfavorable weather conditions during flowering and fruiting of the plants significantly reducing their seed productivity. However, unlike some subarctic populations of *P. vulgaris*, where a decrease of seed productivity occurs due to low temperatures at the end of a short growing season and irregular reproduction (especially at the species moving into mountain conditions), in populations of the Leningrad Region (with a longer growing season and regular reproduction), it decreased mainly due to a long dry periods during flowering and fruiting of the plants.

Keywords: *Pinguicula vulgaris*, Lentibulariaceae, Leningrad Region, North-Western region of Russia, seed productivity, ecological conditions of growth, plant communities

ACKNOWLEDGMENTS

Support of the work was provided by the Russian Foundation for Basic Research (project N 20-34-90134) and partially by the projects of the state assignment "Polyvariety of morphogenetical programs of plants reproductive structures development, natural and artificial models of their realization" (№ AAAA-A18-118051590112-8); "Vegetation of European Russia and Northern Asia: diversity, dynamics, principles of organization" (№ 121032500047-1).

The authors are sincerely grateful to G. Yu. Konechnaya for her help in identifying plant species in communities, to O. V. Galanina for her advice on spring fens and fen plants, and to O. V. Khitun and I. V. Lyanguzova for their help in discussing some aspects of the work.

REFERENCES

- Arinushkina E.V. 1970. Rukovodstvo po himicheskomu analizu pochv [Manual of chemical analysis of soils]. Moscow. 488 p. (In Russ.).
- Arkticheskaya flora SSSR. Kriticheskiy obzor sosudistyykh rasteniy, vstrechayushchihsya v arkticheskikh rajonakh SSSR. Is. 8. P. 2. Semeystva Plantaginaceae – Orobanchaceae, Spravochnyy material [Arctic flora of the USSR. Critical review of vascular plants found in the Arctic regions of the USSR. Is. 8. P. 2. Family Plantaginaceae – Orobanchaceae, Reference material]. 1983. Leningrad. 52 p. (In Russ.).
- Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhali-lova H.H., Il'ina G.M., Chubatova N.V. 2004. Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike [Handbook of Botanical Microtechnics]. Moscow. 312 p. (In Russ.).
- Blanca G., Ruíz-Rejón M., Zamora R. 1999. Taxonomic revision of the genus *Pinguicula* L. in the Iberian Peninsula. — Folia Geobotanica. 34 (3): 337–361. <https://doi.org/10.1007/BF02912819>
- Boch M.S. 1985. Redkie rasteniya bolot severo-zapada RSFSR i organizatsiya ih okhrany [Rare plants of the swamps of the North-West of the RSFSR and the organization of their protection]. — Bot. Zhurn. 70 (5): 688–697 (In Russ.).
- Boch M.S. 1992. Pamyatnik prirody "Repuzi (Pudost')" [Natural monument "Repuzi (Pudost')"] — In.: Ocherki rastitel'nosti osobo okhranyaemykh prirodnikh territoriy Leningradskoy oblasti. Trudy BIN. Is. 5. St. Petersburg. P. 144–149 (In Russ.).
- Budantsev A.L. 2006. Semeystvo Lentibulariaceae [Family Lentibulariaceae]. — In.: Ilyustrirovannyy opredelitel' rasteniy Leningradskoy oblasti. Moscow. P. 490 (In Russ.).
- Casper S.J. 1966. Monographie der Gattung *Pinguicula*. Stuttgart. 209 p.
- Cieslak T., Polepalli J.S., White A., Müller K., Borsch T., Barthlott W., Steiger J., Marchant A., Legendre, L. 2005. Phylogenetic analysis of *Pinguicula* (Lentibulariaceae): chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations. — Am. J. Bot. 92 (10): 1723–1736. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.10.1723>

- Degtjareva G., Casper J., Hellwig F., Sokoloff D. 2004. Seed morphology in the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) and its relation to taxonomy and phylogeny. — Bot. Jahrb. Syst. 125: 131–152.
<https://doi.org/10.1127/0006-8152/2004/0125-0431>
- Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F.H., Schmidt A.R., Steiger J., Sokoloff, D.D. 2006. Morphology and nrITS phylogeny of the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae), with special attention to embryo evolution. — Plant Biol. 8 (06): 778–790.
<https://doi.org/10.1055/s-2006-924560>
- Degtjareva G.V., Sokoloff D.D. 2012. Inflorescence morphology and flower development in *Pinguicula alpina* and *P. vulgaris* (Lentibulariaceae: Lamiales): monosymmetric flowers are always lateral and occurrence of early sympetaly. — Organisms Diversity and Evolution. 12 (2): 99–111.
<https://doi.org/10.1007/s13127-012-0074-6>
- Geologicheskii slovar' [Geological Dictionary]. Vol. 1. 1973. Moscow. P. 130 (In Russ.).
- Gilmour J., Walters S.M. 1954. Wild flowers: botanizing in Britain. London. 242 p.
- Heslop-Harrison Y. 2004. *Pinguicula* L. — J. Ecol. 92 (6): 1071–1118.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00942.x>
- Heide F. 1912. Lentibulariaceae (*Pinguicula*). — In: Meddelelser om Gronland 36. P. 441–481.
- Ipatov V.S., Mirin D.M. 2008. Opisanie fitotsenoza: Metodicheskie rekomendatsii. Uchebno-metodicheskoe posobie [Description of phytocenosis: Methodological recommendations. Educational and methodical manual]. St. Petersburg. 71 p. (In Russ.).
- Ivshin N.V. 1998. Izmenchivost' chisla semyazchatkov v korobochke v ekologicheski razlichnykh populyatsiyakh *Plantago major* L. [Variability of the number of ovules in a box in ecologically different populations of *Plantago major* L.] — Ekologiya. 6: 435–440 (In Russ.).
- Karlsson P.S. 1986. Seasonal pattern of biomass allocation in flowering and non-flowering specimens of three *Pinguicula* species. — Can. J. Bot. 64: 2872–2877.
- Karlsson P.S. 1988. Seasonal patterns of nitrogen, phosphorus and potassium utilisation by three *Pinguicula* species. — Functional Ecology. 2: 203–209.
- Krasnaya kniga Leningradskoy oblasti: Ob'ekty rastitel'nogo mira [Red Book of the Leningrad region: Objects of the plant world.]. 2018. St. Petersburg. 848 p. (In Russ.).
- Legendre L. 2000. The genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae): an overview. — Acta Botanica Gallica. 147 (1): 77–95.
<https://doi.org/10.1080/12538078.2000.10515837>
- Levina R.E. 1981. Reproktivnaya biologiya semennykh rasteniy. Obzor problem [Reproductive biology of seed plants. Overview of the problem]. Moscow. 96 p. (In Russ.).
- Lloyd F.E. 1942. The carnivorous plants. Waltham. 352 p.
- Méndez M., Karlsson P.S. 2007. Equivalence of three allocation currencies as estimates of reproductive allocation and somatic cost of reproduction in *Pinguicula vulgaris*. — Plant Biol. 9 (04): 462–468.
<https://doi.org/10.1055/s-2007-964965>
- Molano-Flores B., Primer S., Annis J., Feist M.A., Coons J., Digges R. 2018. Reproductive ecology of three rare North American *Pinguicula* species. — Plant Species Biology. 33 (2): 129–139.
<https://doi.org/10.1111/1442-1984.12204>
- Molau U. 1993. Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. — Arctic and Alpine Research. 25 (4): 391–402.
- Natsionalnyy atlas pochv Rossiyskoy Federatsii. 8.2 Leningradskaya oblast. Saint-Petersburg [National Atlas of Soils of the Russian Federation. 8.2 Leningrad Region. Saint-Petersburg]. M 1 : 2500000. Moscow.
<https://soil-db.ru/soilatlas/razdel-8-ispolzovanie-zemelnyh-resursov-i-pochv/8-2-regiony-rossiyskoi-federatsii/leningradskaya-oblast-sankt-peterburg> (11.10.2022) (In Russ.).
- Pogoda i klimat. Letopis' pogody v Belogorke [Weather and climate. Chronicle of the weather in Belogorka.]. <http://www.pogodaiklimat.ru/history/26069.htm> (12.12.2021) (In Russ.).
- Pushkareva (Nikolaeva) L.A., Vinogradova G.Yu., Titova G.E. 2018. Reproductive biology of *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) in Leningrad region. — Bot. Zhurn. 103 (12): 1501–1513 (In Russ.).
<https://doi.org/10.7868/S0006813618120013>
- Rabotnov T.A. 1960. Metody izucheniya semennogo razmnozheniya travyanistyykh rasteniy v soobshchestvakh [Methods of studying seed propagation of herbaceous plants in communities]. — In: Polevaya botanika. Vol. 2. Moscow, Leningrad. P. 20–40 (In Russ.).
- Shimai H., Setoguchi H., Roberts D.L., Sun M. 2021. Biogeographical patterns and speciation of the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) inferred by phylogenetic analyses. — PloS one. 16 (6): e0252581.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0261600>
- Soyrinki N. 1938. Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. I, Allgemeiner Teil. T. 11. №1. Helsinki. 323 p.
- Svensson B.M., Carlsson B.A., Karlsson P.S., Nordell K.O. 1993. Comparative long-term demography of three species of *Pinguicula*. — J. Ecol. 635–645.
<https://doi.org/10.2307/2261662>
- Swedish Meteorological and Hydrological Institute Topp Navigation. Abisko weather archive. 2021.
<https://www.smhi.se/data/meteorologi/ladda-ner-meteorologiska-observationer/#param=airtemperature&stations=core&stationid=188800> (12.12.2021)
- Taylor P. 1989. The genus *Utricularia* — a taxonomic monograph. London. 724 p.
- Thorén L.M., Karlsson P.S. 1998. Effects of supplementary feeding on growth and reproduction of three carnivorous plant species in a subarctic environment. — J. Ecol. 86 (3): 501–510.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00276.x>
- Titova G.E. 2012. Germination biology of *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae). — Bot. Zhurn. 97 (9): 1137–1162 (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 2000. Manual of the vascular plants of North-West Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod provinces). St.-Petersburg. 781 p. (In Russ.).

- Valdés A., Helmutsdóttir V.F., Marteinsdóttir B., Ehrlén J. 2022. Selection against early flowering in geothermally heated soils is associated with pollen but not prey availability in a carnivorous plant. — *Am. J. Bot.* 109 (11): 1693–1701.
<https://doi.org/10.1002/ajb2.16047>
- Vasilevich V.I. 1992. Pamyatnik prirody “Glyadino” [Nature monument “Glyadino”] — In.: *Ocherki rasti-tel’nosti osobo okhranyaemykh prirodnykh territoriy Leningradskoy oblasti. Trudy BIN. Is. 5. St. Petersburg.* P. 149–154 (In Russ.).
- Vaynagiy I.V. 1974. O metodike izucheniya semennoy pro-duktivnosti rasteniy [On the methodology of studying the seed productivity of plants.]. — *Bot. Zhurn.* 59 (6): 826–831 (In Russ.).
- Vorob’eva L.A. 1998. Khimicheskiy analiz pochv [Chemical analysis of soils]. Moscow. 272 p. (In Russ.).
- Worley A.C., Harder L.D. 1996. Size-dependent resource allocation and costs of reproduction in *Pinguicula vul-garis* (Lentibulariaceae). — *J. Ecol.* 195–206.
<https://doi.org/10.2307/2261355>
- Zamora R. 1999. Conditional outcomes of interactions: the pollinator–prey conflict of an insectivorous plant. — *Ecology.* 80 (3): 786–795.
- Zemskova E.A. 1981. Semejstvo Puzyrchatkovye (Lentibu-lariaceae) [Family Lentibulariaceae]. — In: *Zhizn’ ras-teniy. Vol. 5. P. 2. Tsvetkovye rasteniya. Moscow.* P. 460–462 (In Russ.).
- Zlobin Yu.A. 2009a. Potential seed productivity. — In: *Em-bryology of flowering plants. Terminology and con-cepts. Vol. 3. Reproductive systems. NH. Science Pub-lishers.* 576 p.
- Zlobin Yu.A. 2009b. Real seed productivity. — In: *Em-bryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 3. Reproductive systems. NH. Science Publishers.* 576 p.

SIGNIFICANCE OF COORDINATION BETWEEN STEM XYLEM TRAITS AND LEAF GAS EXCHANGE PARAMETERS DURING ADAPTATION FORMATION IN SOME BOREAL SPECIES OF KARELIA

© 2023 г. V. B. Pridacha^{1,*}, T. V. Tarelkina¹, Ya. A. Neronova¹, and N. V. Tumanik¹

¹Forest Research Institute, Karelian Research Centre of RAS
Pushkinskaya Str., 11, Petrozavodsk, 185910, Russia

*e-mail: pridacha@krc.karelia.ru

Received March 02, 2023; revised May 30, 2023; accepted June 06, 2023

Assessment of the resistance of forest communities and individual species to external impacts requires research on the possible response of species, communities and ecosystems in different regions to the changes expected in the natural environment and climate. This study aimed to assess the variability of stem xylem anatomical and hydraulic traits and their coordination with leaf CO₂/H₂O exchange parameters in evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species during natural reforestation after clear-cutting of boreal pine forest in the European North. We analysed the effects of plant growth conditions and climatic factors on the structural and functional traits of regrowing trees in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), silver birch (*Betula pendula* Roth) and aspen (*Populus tremula* L.) during four growing seasons in a clear-cut site and under bilberry-type pine forest canopy in the middle taiga of Karelia. Stem xylem anatomical and hydraulic traits and leaf CO₂/H₂O exchange parameters in the different tree species mainly demonstrated a similar response to changes in plant growth conditions and climate. In the clear-cut, both Scots pine and the angiosperm tree species had the highest tracheid and vessel hydraulic diameters and xylem potential hydraulic conductivity while at the same time having the lowest specific density of tracheids and vessels. Analyzing the interannual variation of climatic factors we found that the variability of annual increments was the highest in all the species as compared to the other xylem traits, which were more conservative. Coordination between stem xylem hydraulic traits and stomatal conductance, rates of photosynthesis and transpiration, and their variability in evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species under environmental factors indicate different hydraulic behavior (isohydric/anisohydric) strategies in silver birch, aspen, and Scots pine. The predicted increase in the frequency of heat waves and droughts at Northern latitudes will promote the competitive ability of Scots pine and aspen, which build a more efficient and safer hydraulic structure compared to silver birch by raising CO₂ gas exchange and productivity in dry conditions.

Keywords: woody plants, hydraulic conductivity, photosynthesis, transpiration, environmental factors

DOI: 10.31857/S000681362306008X, **EDN:** ZLUYYI

The assessment of the resistance of communities and individual species to external impacts has currently received great attention (IPCC, 2013; FAO, 2020). However, the question of possible responses of species (Niinemets, 2010; Bussotti et al., 2015; Reich et al., 2018), communities, and ecosystems in different regions to various external impacts (Price et al., 2013; Groisman et al., 2017; Oliveira et al., 2021) still remains open due to uncertainty in the assessment of the ability of natural ecosystems to recover functionally from catastrophic disturbances. This problem is especially acute in the European North considering changes in the frequency, pattern, and severity of extreme environmental conditions over the past few decades.

Perennial plants, and particularly trees, contribute the most significantly to the biomass of terrestrial ecosystems (Bonan, 2008). Through their ontogeny, woody plants are continuously exposed to variations of

biotic and abiotic environmental factors. An understanding of wood formation under variable natural environment and climate conditions is one of the central interests of plant anatomists and ecophysiologicals (Fritts, 1976; Vaganov et al., 2006; Hacke, 2015), since the xylem, being the main water conducting tissue in terrestrial plants, supplies water and nutrients to the plant's photosynthetic and growing tissues. The efficiency and safety of xylem functioning largely determine the growth, productivity and survival of plants (Hacke, Sperry, 2001; Fonti et al., 2010; Gleason et al., 2016). The ratio of the transport, storage, and structural support functions of tree xylem can change over the gradient of ecological conditions as a result of adaptive transformations (Lachenbruch, McCulloh, 2014; Kawai et al., 2022). The responses may, however, differ significantly among species due to specific

growth strategies and xylem anatomy features (Hacke, 2015).

The traits of xylem hydraulic structure, such as the arrangement, length, diameter, wall thickness and pit features of conducting elements, determine the water transport safety and efficiency (Sperry et al., 2006; Venturas et al., 2017; Sviderskaya et al., 2021). With longer conducting elements, water passes through the pits fewer times, which reduces total xylem hydraulic resistance (Choat et al., 2008). At the same time, the wider conducting elements increase the risk of embolism in both evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species (Bouche et al., 2014; Hacke et al., 2017). This leads to the reduced competitive ability of trees with large vessels during frosts and severe drought (Olson et al., 2018). Diffuse-porous species, like members of the genus *Populus* L., lower the risk of cavitation and hydraulic failure under water stress by producing numerous and interconnected vessels with narrow lumens (Rodriguez-Zaccaro et al., 2021). The xylem of ring-porous species with large vessels, namely *Quercus* spp., has been observed to be highly vulnerable to embolism as water transport happens only in the outermost tree ring (Fonti et al., 2010; Benson et al., 2022). Evergreen gymnosperm tree species have a more universal structure of the xylem compared to deciduous angiosperm tree species, with large thin-walled tracheids in earlywood and smaller thick-walled tracheids in latewood, which perform different functions – efficient water transport in earlywood and, to a greater extent, mechanical support in latewood (Hacke, 2015). Presumably, differences in the tracheid characteristics of earlywood and latewood help conifers adapt to variation in environmental conditions, especially to frosts and droughts (Zheng et al., 2022).

Woody plants utilize multiple strategies to avoid xylem dysfunction caused by embolism (Nardini et al., 2018; Anderegg et al., 2019). For example, at a certain value of leaf water potential, stomatal restriction of transpiration water loss occurs (Buckley, 2019) reducing the rate of xylem dehydration. The degree and intensity of such hydraulic regulation vary among species and depend on the age, height, xylem structure, and functional type of plant (Manzoni et al., 2013; Gleason et al., 2016; Martinez-Vilalta, Garcia-Forner, 2017). According to our data (Sazonova et al., 2019), stomatal restriction of water loss through transpiration in boreal Scots pine trees begins when the water potential of foliated shoot reaches $-1.0...-1.1$ MPa. Dehydration of stem xylem in boreal silver birch trees occurs at higher values of the foliated shoot water potential (Pridacha et al., 2018) since the Ψ range corresponding to the maximum rate of water flux in silver birch is shifted towards higher values ($-0.4...-0.6$ MPa) compared to Scots pine ($-0.6...-0.85$ MPa). This “threshold” value of Ψ has significant physiological implications as it points to the relationship between the regulatory mechanisms of

xylem water fluxes and water losses through transpiration in conifer and angiosperm tree species (Brodribb, Cochard, 2009; Urli et al., 2013). Another important regulator of water transport is radial water fluxes between xylem, phloem, and the living parenchyma cells which connect them hydraulically and thus can buffer against water status fluctuations caused by water loss from leaves and water supply to roots (Sevanto et al., 2011; Stroock et al., 2014). In turn, the plant hydraulic structure, which determines both qualitatively and quantitatively the plant’s ability to conduct water from the roots to the leaves, controls the maximum stomatal conductance and thus affects photosynthesis (Brodribb et al., 2017; Hacke et al., 2017; Xiong, Nadal, 2020). This close functional coordination ensures the stability and competitiveness of plants in changing environmental conditions.

Members of genera *Pinus* L., *Betula* L., and *Populus* L. are common in the temperate and arctic zones of Northern Eurasia and are the main forest-formative tree species for boreal forests. Due to their wide ecological amplitude, *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth, and *Populus tremula* L. are convenient objects for studying the mechanisms by which plants adapt to environmental impacts. In a previous study of the functional traits of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species along the “clear-cut site – bilberry-type pine forest” gradient of environmental factors, we revealed some non-specific changes in stomatal conductance and rates of photosynthesis and transpiration in Scots pine, silver birch, and aspen and, vice versa, species-specific changes in the photosynthetic efficiency of water use and nitrogen use (Pridacha et al., 2021). Here, to clarify the causes of such species-specific response, we assessed the variability of stem xylem anatomical and hydraulic traits and their coordination with leaf $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ exchange parameters in an evergreen gymnosperm (*Pinus sylvestris*) and in deciduous angiosperm (*Betula pendula* and *Populus tremula*) tree species during natural reforestation after clear-cutting of boreal pine forest. The key working hypothesis was that different tree species co-occurring in the European North, regardless of the species’ ecological and biological traits, would respond similarly to changes in environmental factors limiting plant growth and productivity. To test this hypothesis, we analysed the effects of plant growth conditions (habitat) and climatic factors (temperature and total precipitation in the growing season) on the structural and functional traits of Scots pine, silver birch, and aspen in a clear-cut site and under the canopy of an undisturbed bilberry-type pine forest in southern Karelia during four growing seasons.

MATERIAL AND METHODS

Study area and vegetation. This study was carried out in the European part of the middle taiga (southern Karelia, Russia) on two adjacent sample plots (SP) sit-

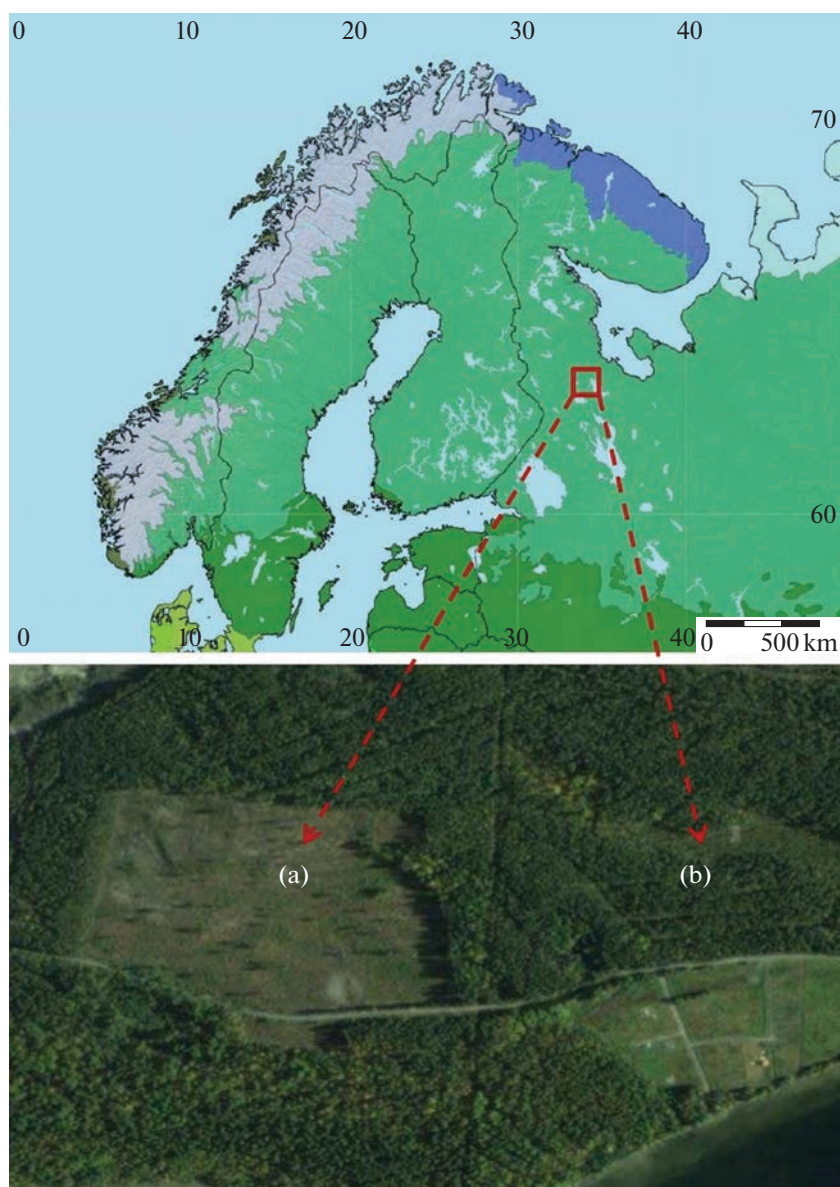


Fig. 1. Map of the study area. Locations of the clear-cut SP (a) and the forest SP (b), respectively.

uated in a 10-year-old clear-cut Scots pine stand ($62^{\circ}10'28.1''\text{N}$, $33^{\circ}59'58.8''\text{E}$) and a mature 95-year-old bilberry-type pine stand ($62^{\circ}10'10.8''\text{N}$, $34^{\circ}00'05.4''\text{E}$) in July–August in the period from 2016 to 2019 (Fig. 1). The climate in the study area is of the Subarctic type (Peel et al., 2007), characterized by a relatively evenly distribution of precipitation over a year (550–750 mm annual mean). The monthly mean air temperatures in January and July are -11°C and $+16^{\circ}\text{C}$, respectively (Gromtsev, 2003). The growing season with daily mean air temperatures above $+5^{\circ}\text{C}$ lasts about 155 days from May to September. Total incoming solar radiation over the growing season does not exceed 1130 MJ m^{-2} . Previously, we noted (Pridacha et al., 2021) that moisture conditions during the

growing seasons (May through September) of 2016–2019 were characterized by alteration of wetter (490 mm) and drier (250 mm) periods. The beginning of 2018 and 2019 growing seasons showed relatively dry weather conditions. The total precipitation of the 2016 growing season was higher than the long-term climate means (Nazarova, 2015) throughout the growing season. The growing season's temperature pattern in 2016–2019 varied ($-0.9 \leq \Delta T \leq +2.1$) from warmer (2016 and 2018) to colder seasons (2017 and 2019). For this study, we used seasonal mean temperature and seasonal total precipitation from May to September in 2016–2019 according to the Kondopoga weather station (<https://rp5.ru>) located 20 km away from SPs.

The main condition for selecting SPs was the presence of at least 150 regrowth trees on the plots (Pridacha et al., 2021). The diameter at breast height (DBH) and tree height (H) were measured for each tree in each plot, and the average DBH and H for the plots were calculated independently. The measurement of the biometric parameters of all Scots pine, silver birch and aspen regrowth trees in the clear-cut and forest SPs allowed us to select the model trees for each species having the average DBH and H in both plant communities. The species sampled were Scots pine (*Pinus sylvestris*), silver birch (*Betula pendula*), and aspen (*Populus tremula*) regrowth trees of the same age group (10–15 years old) growing in the clear-cut site and under the canopy of bilberry-type pine forest. The age of a tree was determined by the rings on cross-section of wood sampled at the root collar in 5 trees of each species in both SPs. Our previous study showed (Pridacha et al., 2021) that the young growing stand formed in the clear-cut site mainly consisted of Scots pine (about 70%) with a mix of silver birch and aspen trees. The heights of Scots pine, silver birch, and aspen trees in the clear-cut site were 2.3 ± 0.1 , 3.4 ± 0.2 , and 1.8 ± 0.5 m, and their diameters were 1.6 ± 0.1 , 1.8 ± 0.2 , and 1.2 ± 0.4 cm, respectively. The mature tree stand of bilberry-type pine forest mainly consisted of Scots pine (90%) with a mix of silver birch (10%). The heights of regrowing Scots pine, silver birch, and aspen plants in the mature pine stand were 1.4 ± 0.0 , 2.2 ± 0.1 , and 3.2 ± 0.3 m, and their diameters were 0.4 ± 0.0 , 0.9 ± 0.1 , and 1.4 ± 0.2 cm, respectively. Characteristics of SPs (regrowth density, co-occurring species) and soil properties were described in detail in previous paper (Pridacha et al., 2021). The soil in both SPs was sandy Podzol and the bulk of roots was concentrated within the upper 2–25 cm depth soil layer. The water table in the clear-cut and the forest SPs was at about the same depth (1.2 m).

Stem xylem traits. To determine xylem traits the fragments of stem 2.0 cm long were sawn at 0.2 m height from 5 model trees of each species in both SPs on August 30, 2019. It should be noted that in the study area, the period of cambial growth lasts from May to the first decade of August (Kishchenko, Vantenkova, 2013, 2014). Since the differentiation of vessels passes quickly (Jin et al., 2018), all vessels in silver birch and aspen were fully formed by the date of selection. In Scots pine, the thickening of latewood tracheid cell walls can continue for 30–60 days after the cessation of cambial divisions (Vaganov et al., 2006). Therefore, only fully differentiated latewood tracheids were selected for measurements in Scots pine. Two samples were taken from each saw cut, from the northern and from the southern sides, which were fixed in 70% alcohol. Thin cross-sections (15–20 μm) were cut from each sample using Frigomobil 1205 freezing microtome (Reichert–Jung, Heidelberg, Germany) and stained with 1% safranin aqueous solution. The sections were mounted in glycerol on glass slides and ob-

served under an AxioImager A1 light microscope (Carl Zeiss, Germany) at $\times 10$ magnification. Images (Fig. 2) were recorded using an ADFPRO03 camera (ADF Optics, China) and ADF Image Capture software (ADF Optics, China).

Anatomical measurements were performed according to the recommendations (IAWA list..., 1989, Scholz et al., 2013). For xylem traits analysis, a series of annual rings over the period 2016–2019 was selected. We took 6 digital images per tree. Digital images were processed with ImageJ v. 1.50 (NIH, USA) to measure xylem increments, cell wall thickness, and radial diameters of the lumen of xylem conducting elements, and to count the number of tracheids and vessels per unit xylem area (Table 1). Xylem anatomical traits in pine, birch and aspen were measured separately for the northern and the southern sides of the stem, and then the results were pooled together for each tree. For tracheid diameter and tracheid wall thickness, 50 tracheids were randomly measured in earlywood and latewood subsection for each conifer tree. The parameters of vessels were measured in 100 replications for each deciduous tree.

The hydraulic diameter D_h was calculated as follows (Tyree, Zimmermann, 2002):

$$D_h = \left[\frac{\sum d^4}{n} \right]^{\frac{1}{4}} \quad (1)$$

where n is the number of vessels (tracheids) measured and d is the diameter of the vessel (tracheid).

Potential hydraulic conductivity K_p was calculated according to the Hagen–Poiseuille law (Sterck et al., 2008):

$$K_p = \left(\frac{\pi \rho_w}{128 \eta} \right) \times N \times D_h^4 \quad (2)$$

where ρ_w is the density of water at 20°C (998.2 kg m^{-3}), η is the viscosity of water at 20°C (1.002×10^{-3} Pa s) and N is vessel (tracheid) density. Vessel (tracheid) density was the ratio of the total number of vessels (tracheids) to the cross-sectional area (Chen et al., 2020).

Leaf gas exchange parameters. All gas exchange measurements were performed using the portable photosynthesis system LI-6400XT (LI-COR Inc., USA) fitted with the standard 2×3 cm leaf chamber and a light source LI-6400-02B LED (LI-COR Inc., USA) in July 2016–2019. Field measurements of stomatal conductance (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), photosynthesis (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and transpiration (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in the leaves (needles) of trees in both SPs were conducted between 10 a.m. and 4 p.m. on fully expanded leaves without visible damage located in the middle third of the crown. The measurements were conducted on three leaves per tree in five model trees per species in both SPs. The water potential (Ψ , MPa) was measured in a detached foliated shoot using the Plant Moisture Vessel device, SKPM 1400 (Skye Instru-

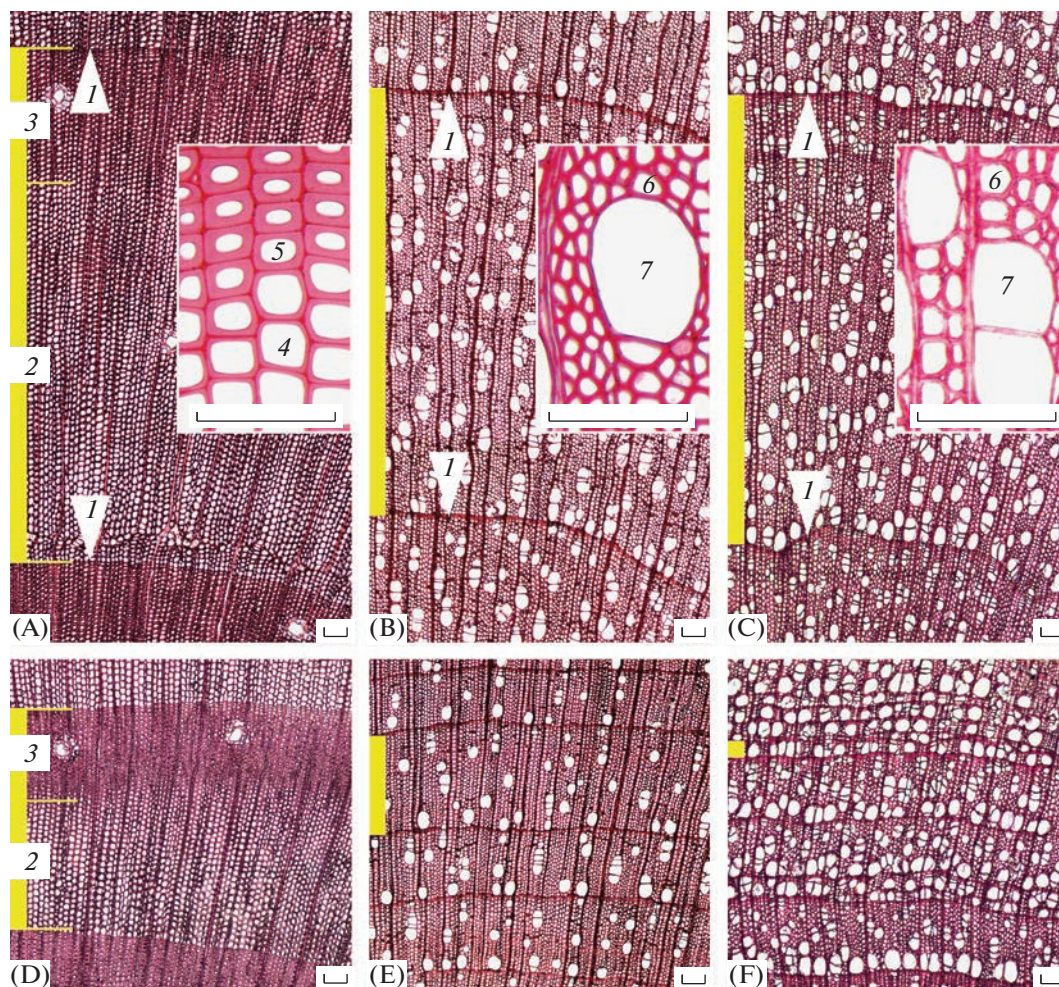


Fig. 2. Examples of light microscopy images of transverse sections of wood anatomy of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species growing in the clear-cut SP (A, B, C) and the forest SP (D, E, F). The 2017 annual increment is indicated by yellow. The numbers indicate the following: 1 – growth ring boundaries, 2 – earlywood, 3 – latewood, 4 – earlywood tracheid, 5 – latewood tracheid, 6 – fiber, 7 – vessel. It should be noted that the wood structure of *Betula pendula* (B, E) and *Populus tremula* (C, F) is diffuse-porous with large vessels. Conducting elements of xylem in *Pinus sylvestris* (A, D) are earlywood and latewood tracheids. Scale bar = 100 μm .

ments Ltd., United Kingdom) simultaneously with measuring of photosynthesis and transpiration rates. The methodological details of the leaf $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ exchange measurements and data on leaf functional traits were presented in previous paper (Pridacha et al., 2021). The present study focused on stem xylem changes and their relationship with leaf gas exchange parameters across the gradient of environmental factors.

Statistical analysis. The data were analyzed with Statistica 13.3 (TIBCO Software Inc., USA). The normality of the data was checked using the Shapiro-Wilk test. The effect of plant growth conditions ($df = 1$) and the year of the experiment ($df = 3$) on stem xylem traits of the coniferous and deciduous tree species was assessed by two-factor analysis of variance. To identify interannual variability of key characteristics, the values of stem xylem traits were normalized relative to

their means per 2016–2019 for each tree species. Pearson correlation coefficients (r) and P value were used to evaluate bivariate relationships between xylem traits and the growing-season climatic factors in 2016–2019 (seasonal mean air temperature and seasonal total precipitation from May to September). The diagrams and tables show the means and their standard errors. Significant differences between the means were estimated using Tukey's test. This study was carried out using equipment of the Core Facility of the Karelian Research Centre RAS.

RESULTS

The analysis of the effects of plant growth conditions (habitat) and the year of the experiment (year) on the stem xylem traits formed during four growing seasons in pine, birch, and aspen trees (Table 2) showed

Table 1. List of the stem xylem traits measured in this study with designations and units

Symbol	Traits	Units
Anatomic traits		
TRW	Tree-ring width	mm
N _{EW}	Number of earlywood tracheids per unit xylem area	N mm ⁻²
N _{LW}	Number of latewood tracheids per unit xylem area	N mm ⁻²
WT _{EW}	Earlywood tracheid cell wall thickness	μm
WT _{LW}	Latewood tracheid cell wall thickness	μm
LD _{EW}	Lumen diameter of earlywood tracheids	μm
LD _{LW}	Lumen diameter of latewood tracheids	μm
TD _{EW}	Diameter of earlywood tracheids	μm
TD _{LW}	Diameter of latewood tracheids	μm
LW	Latewood	%
N	Number of vessels per unit xylem area	N mm ⁻²
FWT	Fiber cell wall thickness	μm
VWT	Vessel cell wall thickness	μm
FLD	Fiber lumen diameter	μm
VLD	Vessel lumen diameter	μm
FD	Fiber diameter	μm
VD	Vessel diameter	μm
Hydraulic traits		
Dh _{EW}	Hydraulic diameter of earlywood tracheids	μm
Dh _{LW}	Hydraulic diameter of latewood tracheids	μm
Dh	Vessel hydraulic diameter	μm
Kp _{EW}	Potential hydraulic conductivity of earlywood tracheids	kg m ⁻¹ MPa ⁻¹ s ⁻¹
Kp _{LW}	Potential hydraulic conductivity of latewood tracheids	kg m ⁻¹ MPa ⁻¹ s ⁻¹
Kp	Potential hydraulic conductivity	kg m ⁻¹ MPa ⁻¹ s ⁻¹

that in most cases the key characteristics were more significantly influenced by the “habitat” factor than by the year. Importantly, for all the species the change of plant growth conditions had the greatest effect on xylem increment width and the smallest effect on cell wall thickness in xylem conducting elements.

Effects of plant growth conditions on stem xylem traits. A comparison of the 2016–2019 averaged values of stem xylem traits in pine, birch, and aspen in the clear-cut and forest SPs revealed a similar response of various species to the habitat change (Table 3). Thus, TRW values in pine, birch, and aspen in the clear-cut SP were 5, 7, and 9-fold, respectively, higher than corresponding levels in the trees in the forest SP. Decrease in TRW values in all tree species growing in the forest SP resulted, in particular in pine, to an increase in the content of latewood (44%) compared with the clear-cut SP (31%). At the same time, the number of vessels (tracheids) per unit xylem area (N) in pine, birch, and aspen in the forest SP was higher than in the

clear-cut SP by 45–50, 9, and 45%, respectively. On the other hand, VLD and FLD, VD and FD values in the angiosperm tree species in the clear-cut SP were, respectively, 1.2–1.5 (in birch) and 1.2–1.3-fold (in aspen) higher than in the forest SP. The xylem of conifer trees in the clear-cut SP also featured tracheids with large lumen diameters. Pine LD_{EW} and LD_{LW}, as well as of TD_{EW}, TD_{LW} increased 1.3–1.7-fold in the clear-cut SP versus the forest SP. The influence of plant growth conditions on the cell wall formation, however, was less significant. The differences in the wall thickness of xylem conducting elements between pine, birch, and aspen in the clear-cut and the forest SPs were only 2–4, 3–11, and 5–13%, respectively.

The greatest increase in Dh values in the clear-cut SP was found in birch (41%) and the smallest in aspen (30%) and pine both in early and late wood (30%). The Kp value increase in the clear-cut SP was the highest in birch (3.3-fold) and the lowest in pine (1.9–2.3-fold) and aspen (1.9-fold). Comparison of xylem

Table 2. Results of two-way ANOVA for the effect of habitat and year of the experiment on stem xylem traits in Scots pine, silver birch, and aspen trees

Dependent variables	n	Factors					
		Habitat		Year		Habitat $\times$ Year	
		p	η^2	p	η^2	p	η^2
<i>Pinus sylvestris</i>							
TRW	10	***	72.3	***	7.7	***	5.3
N _{EW}	10	***	38.3	***	1.3	***	11.4
N _{LW}	10	***	35.8	***	1.4	***	9.5
WT _{EW}	10	**	1.1	**	1.9	***	3.2
WT _{LW}	10	ns	0.4	***	4.8	***	13.0
LD _{EW}	10	***	38.2	ns	0.4	***	9.7
LD _{LW}	10	***	43.6	***	7.1	***	1.4
TD _{EW}	10	***	35.5	ns	0.3	***	10.7
TD _{LW}	10	***	35.1	***	6.4	***	4.0
LW	10	***	24.1	***	8.3	***	28.7
Dh _{EW}	10	***	46.2	ns	0.4	***	14.0
Dh _{LW}	10	***	44.2	***	7.4	***	5.2
Kp _{EW}	10	***	22.4	*	0.7	***	9.2
Kp _{LW}	10	***	22.1	***	5.8	***	3.6
Kp	10	***	31.6	*	0.8	***	7.1
<i>Betula pendula</i>							
TRW	10	***	89.5	***	1.9	***	1.1
N	10	***	2.8	***	17.3	***	29.7
FWT	10	***	0.6	***	2.4	***	1.1
VWT	10	***	5.0	***	2.5	***	1.2
FLD	10	***	29.6	***	0.8	***	2.1
VLD	10	***	44.4	***	1.9	***	1.2
FD	10	***	25.8	ns	0.1	***	2.6
VD	10	***	44.5	***	1.9	***	1.4
Dh	10	***	70.6	***	4.1	***	2.1
Kp	10	***	80.8	***	2.3	***	1.2
<i>Populus tremula</i>							
TRW	10	***	80.3	***	1.4	***	0.6
N	10	***	33.2	***	15.9	***	3.8
FWT	10	***	1.2	***	2.7	***	0.9
VWT	10	***	6.3	***	2.6	***	0.9
FLD	10	***	27.1	***	1.8	***	1.6
VLD	10	***	25.1	***	3.5	***	1.3
FD	10	***	24.3	***	1.3	***	2.2
VD	10	***	26.7	***	3.1	***	1.3
Dh	10	***	52.5	***	6.0	***	2.8
Kp	10	***	41.4	***	4.0	***	2.7

Note. n – number of trees; η^2 – effect size, %. Here and below: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, ns – not significant ($p > 0.05$). For the designations of xylem traits see Table 1.

Table 3. Stem xylem traits of Scots pine, silver birch, and aspen trees in the clear-cut site (SP1) and under pine forest canopy (SP2) averaged over the 2016–2019 period

Parameter	SP1	SP2
<i>Pinus sylvestris</i>		
TRW	2.4 ± 0.0 <i>a</i> (34)	0.5 ± 0.0 <i>b</i> (40)
N _{EW}	393 ± 5 <i>a</i> (26)	586 ± 5 <i>b</i> (24)
N _{LW}	611 ± 7 <i>a</i> (23)	888 ± 11 <i>b</i> (25)
WT _{EW}	4.6 ± 0.0 <i>a</i> (18)	4.8 ± 0.0 <i>b</i> (18)
WT _{LW}	8.2 ± 0.1 <i>a</i> (19)	8.1 ± 0.1 <i>a</i> (15)
LD _{EW}	49.5 ± 0.5 <i>a</i> (19)	35.1 ± 0.4 <i>b</i> (25)
LD _{LW}	20.3 ± 0.3 <i>a</i> (27)	12.1 ± 0.2 <i>b</i> (29)
TD _{EW}	58.7 ± 0.5 <i>a</i> (17)	44.6 ± 0.4 <i>b</i> (20)
TD _{LW}	36.7 ± 0.3 <i>a</i> (18)	28.2 ± 0.2 <i>b</i> (17)
LW	33.1 ± 0.5 <i>a</i> (29)	43.1 ± 0.4 <i>b</i> (19)
Dh _{EW}	59.6 ± 0.4 <i>a</i> (14)	45.7 ± 0.3 <i>b</i> (15)
Dh _{LW}	37.2 ± 0.3 <i>a</i> (15)	28.6 ± 0.2 <i>b</i> (14)
Kp _{EW}	127.5 ± 3.3 <i>a</i> (52)	68.1 ± 2.1 <i>b</i> (62)
Kp _{LW}	33.9 ± 1.2 <i>a</i> (72)	14.9 ± 0.3 <i>b</i> (42)
Kp	161.4 ± 3.4 <i>a</i> (43)	83.0 ± 2.2 <i>b</i> (53)
<i>Betula pendula</i>		
TRW	1.9 ± 0.0 <i>a</i> (20)	0.3 ± 0.0 <i>b</i> (42)
N	121 ± 1 <i>a</i> (17)	131 ± 1 <i>b</i> (12)
FWT	2.3 ± 0.0 <i>a</i> (20)	2.2 ± 0.0 <i>b</i> (24)
VWT	2.6 ± 0.0 <i>a</i> (20)	2.4 ± 0.0 <i>b</i> (24)
FLD	10.4 ± 0.1 <i>a</i> (21)	7.6 ± 0.1 <i>b</i> (27)
VLD	51.5 ± 0.3 <i>a</i> (18)	34.6 ± 0.3 <i>b</i> (27)
FD	14.9 ± 0.1 <i>a</i> (16)	12.0 ± 0.1 <i>b</i> (21)
VD	56.7 ± 0.3 <i>a</i> (17)	39.3 ± 0.3 <i>b</i> (25)
Dh	58.6 ± 0.1 <i>a</i> (7)	41.6 ± 0.2 <i>b</i> (16)
Kp	36.0 ± 0.2 <i>a</i> (19)	10.8 ± 0.2 <i>b</i> (50)
<i>Populus tremula</i>		
TRW	1.6 ± 0.0 <i>a</i> (30)	0.2 ± 0.0 <i>b</i> (58)
N	162 ± 1 <i>a</i> (31)	234 ± 1 <i>b</i> (23)
FWT	2.7 ± 0.0 <i>a</i> (22)	2.6 ± 0.0 <i>b</i> (25)
VWT	3.2 ± 0.0 <i>a</i> (21)	2.9 ± 0.0 <i>b</i> (25)
FLD	12.2 ± 0.1 <i>a</i> (21)	9.1 ± 0.1 <i>b</i> (27)
VLD	49.7 ± 0.3 <i>a</i> (25)	34.0 ± 0.2 <i>b</i> (25)
FD	17.7 ± 0.1 <i>a</i> (17)	14.4 ± 0.1 <i>b</i> (20)
VD	56.2 ± 0.3 <i>a</i> (23)	42.7 ± 0.2 <i>b</i> (22)
Dh	58.6 ± 0.2 <i>a</i> (14)	45.1 ± 0.1 <i>b</i> (9)
Kp	45.5 ± 0.4 <i>a</i> (34)	24.5 ± 0.2 <i>b</i> (35)

Note. Values in parentheses are the values of coefficient of variation (*C.V.*, %). Different small letters (*a*, *b*) indicate significant differences of the mean values between plant growth conditions ($p < 0.05$). For the designations of xylem traits see Table 1.

Table 4. Correlations between xylem structural and functional traits and the growing season climatic factors in silver birch trees in the clear-cut SP (below diagonal) and the forest SP (above diagonal) in the 2016–2019 period

Traits	TRW	N	FWT	VWT	FLD	VLD	FD	VD	Dh	Kp	T _{air}	P
TRW		−0.57	0.44	0.44	0.50	0.41	0.58	0.44	0.70	0.63	<i>n.s.</i>	0.57
N	0.24		−0.10	−0.09	−0.12	−0.26	−0.14	−0.26	−0.41	−0.32	<i>n.s.</i>	−0.36
FWT	−0.17	−0.17		0.89	0.28	0.32	0.64	0.43	0.58	0.57	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
VWT	−0.17	−0.17	0.78		0.28	0.32	0.46	0.58	0.58	0.57	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
FLD	0.16	−0.14	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>		0.17	0.92	0.20	0.28	0.28	<i>n.s.</i>	0.25
VLD	0.11	−0.31	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	0.09		0.27	0.99	0.56	0.55	−0.12	<i>n.s.</i>
FD	0.08	−0.19	0.36	0.11	0.92	0.09		0.34	0.47	0.46	<i>n.s.</i>	0.19
VD	0.09	−0.33	0.12	0.32	0.09	0.99	0.13		0.61	0.59	−0.11	<i>n.s.</i>
Dh	0.22	−0.75	0.07	0.08	0.25	0.43	0.26	0.43		0.98	−0.21	<i>n.s.</i>
Kp	0.55	−0.39	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	0.27	0.38	0.25	0.38	0.88		−0.32	−0.11
T _{air}	0.39	0.70	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	−0.11	−0.24	−0.12	−0.23	−0.52	−0.18		0.21
P	0.36	0.57	−0.26	−0.27	−0.09	−0.25	−0.18	−0.26	−0.62	−0.48	0.21	

Note. For the designations of xylem traits see Table 1. T_{air} – mean air temperature for the period from May to September, °C; P – total precipitation for the period from May to September, mm. Significant correlations ($p \leq 0.01$) are shown. Moderate and strong correlations ($|r| \geq 0.5$) are indicated in bold.

traits between the deciduous species showed that aspen had higher values of N (by 34–78%), VWT (20–22%), and Kp (27%) than birch in both SPs. The Kp value in pine was 4–8- and 3–4-fold that of birch and aspen in the clear-cut SP and the forest SP, respectively. Importantly, pine WT_{LW} and N_{LW} were 2- and 1.5-fold that the WT_{EW} and N_{EW} values in both SPs.

Effects of interannual climate variability on stem xylem traits. A comparative analysis of interannual dynamics of normalized values of xylem traits in different habitats showed that in most cases the variability of the parameters in birch, aspen (Fig. 3), and pine (Fig. 4) during the 2016–2019 period was within 10 and 15%, respectively, of their means for this period. We found that the most variable parameter was TRW for aspen (43–55%) and birch (22–38%) in the forest SP, and for pine (20–38%) in both SPs. The number of vessels (tracheids) per unit xylem area (N) was also showed high variability in birch in the clear-cut SP (15–19%), and in aspen (15–23%) and pine (16–18%) in both SPs. Pine exhibited a considerable change in the LW value in the clear-cut SP (20–38%) and the LD_{LW} value in the forest SP (20%) over the four-year period. An important pattern common for all the species is a high interannual variability of the Kp value, which was found in aspen in the clear-cut SP (13–21%), and in birch (14–22%) and pine (22–35%) in both SPs.

Relationships between stem xylem traits and climatic factors. Assessing the relationships between structural and functional traits and climatic factors in the period from May through September 2016–2019 we revealed some differences between the species. For birch in the clear-cut SP (Table 4) positive correlations were found for Kp with Dh ($r = 0.88$) and TRW ($r = 0.55$), VLD with VD ($r = 0.99$), FLD with FD ($r =$

$= 0.92$), FWT with VWT ($r = 0.78$), while a negative correlation was detected between N and Dh ($r = -0.75$). Growing-season averaged temperature and total precipitation were positively correlated with N ($r = 0.70$ and $r = 0.57$, respectively) and negatively related to Dh ($r = -0.52$ and $r = -0.62$, respectively) of birch trees in the clear-cut SP.

There were more of significant correlations in birch in the forest SP (20) than in the clear-cut SP (10). The Kp value in birch trees growing in the forest SP was positively correlated with Dh ($r = 0.98$) and TRW ($r = 0.63$), VD ($r = 0.59$), VWT ($r = 0.57$), FWT ($r = 0.57$), and VLD ($r = 0.55$). Correlations of the Dh parameter followed the strength and direction patterns of Kp correlations with xylem traits. We also detected positive correlations of VD with VLD ($r = 0.99$) and VWT ($r = 0.58$), FD with FLD ($r = 0.92$) and FWT ($r = 0.64$), FWT and VWT ($r = 0.89$). TRW was positively correlated with FD ($r = 0.58$) and FLD ($r = 0.50$), and negatively related to N ($r = -0.57$). Silver birch trees in the forest SP exhibited also positive correlations between TRW and total precipitation over the growing season ($r = 0.57$).

In contrast with birch, the number of significant correlations in aspen (Table 5) was higher in the clear-cut SP (16) than the forest SP (8). The N parameter in aspen trees growing in the clear-cut SP was negatively correlated with Dh ($r = -0.85$), TRW ($r = -0.64$), Kp ($r = -0.58$), VLD ($r = -0.56$), and VD ($r = -0.55$). Similarly to birch, aspen in the clear-cut SP showed positive correlations of VD with VLD ($r = 0.99$) and VWT ($r = 0.51$), FD with FLD ($r = 0.92$) and FWT ($r = 0.53$), FWT with VWT ($r = 0.69$). Aspen Kp in the clear-cut SP was positively correlated with Dh ($r = 0.90$), VD ($r = 0.55$), and VLD ($r = 0.54$). Positive

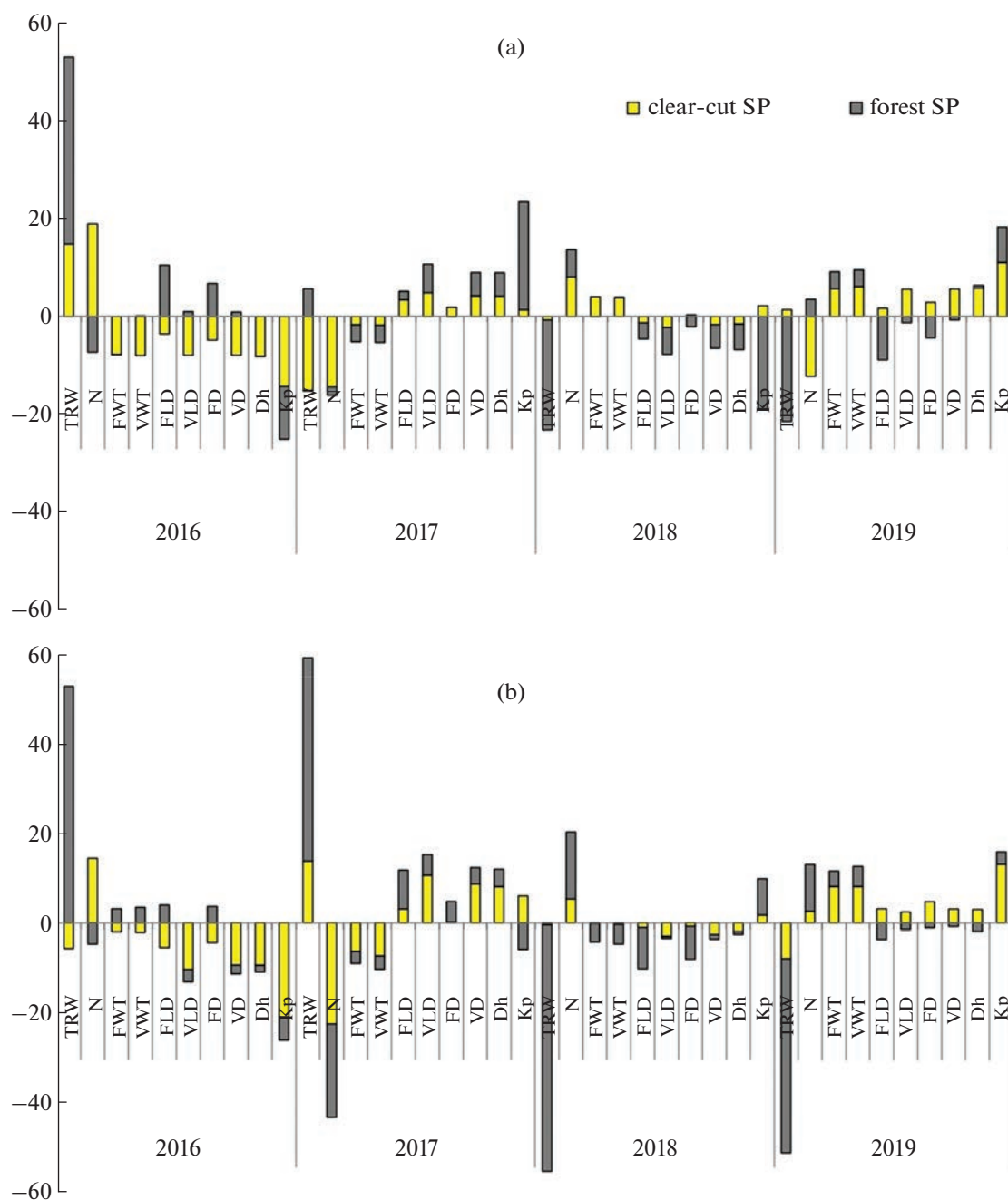


Fig. 3. Variability (%) of stem xylem traits in *Betula pendula* (a) and *Populus tremula* (b) in the clear-cut and forest SPs in the period from 2016 to 2019. For the designations of xylem traits see Table 1.

correlations in aspen in the clear-cut SP were also detected for Dh with VD ($r = 0.62$), VLD ($r = 0.62$), and TRW ($r = 0.54$).

As well as in the clear-cut SP, aspen trees in the forest SP showed a negative correlation between N and TRW ($r = -0.51$). Positive correlations in this habitat were found for VD with VLD ($r = 0.99$) and VWT ($r = 0.50$), FD with FLD ($r = 0.89$) and FWT ($r = 0.53$), FWT and VWT ($r = 0.60$), Kp and Dh ($r = 0.81$). Like in birch, aspen TRW in the forest SP was positively

correlated with precipitation over the growing season ($r = 0.60$).

In pine, like in birch, the number of significant correlations (Table 6) was higher in the forest SP (28) than in the clear-cut SP (18). Positive correlations in pine trees in the clear-cut SP were found for TD_{EW} with LD_{EW} ($r = 0.99$), TD_{LW} with LD_{LW} ($r = 0.89$) and WT_{LW} ($r = 0.56$), Dh_{EW} with TD_{EW} ($r = 0.78$) and LD_{EW} ($r = 0.76$), Dh_{LW} with TD_{LW} ($r = 0.84$) and

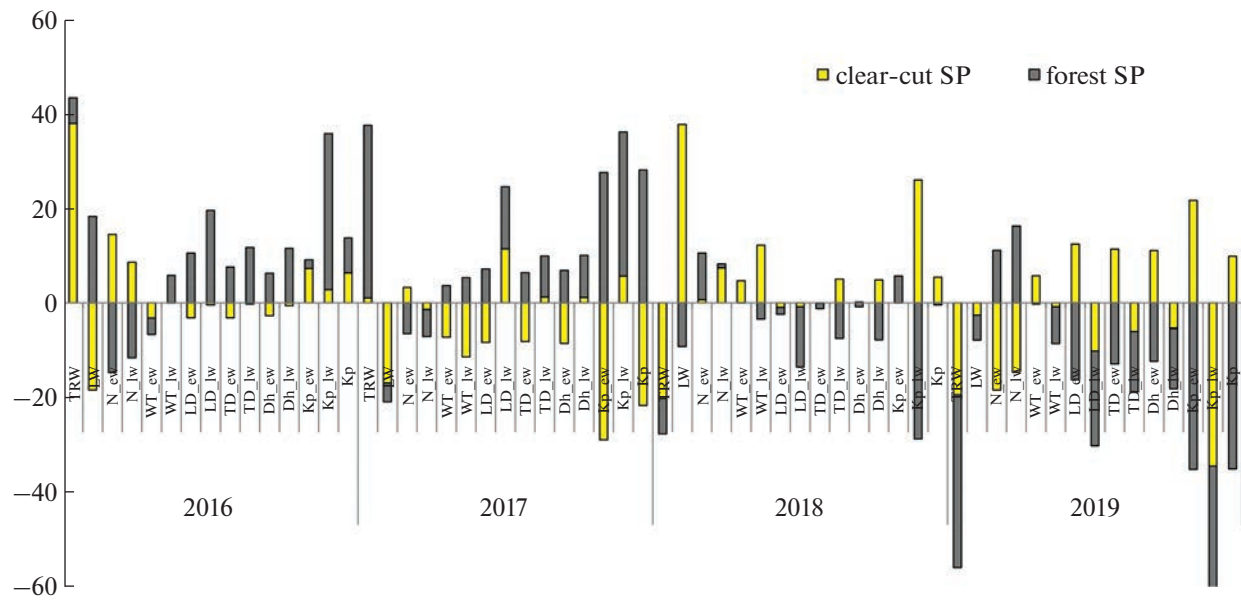


Fig. 4. Variability (%) of stem xylem traits in *Pinus sylvestris* in the clear-cut and forest SPs in the period from 2016 to 2019. For the designations of xylem traits see Table 1.

LD_{LW} ($r = 0.78$). In early and late wood, correlations of similar strength and direction were also detected for Kp_{EW} with Dh_{EW} ($r = 0.82$), TD_{EW} ($r = 0.65$), and LD_{EW} ($r = 0.63$), and Kp_{LW} with Dh_{LW} ($r = 0.92$), TD_{LW} ($r = 0.77$), and LD_{LW} ($r = 0.74$). Pine Kp in the clear-cut SP was positively correlated with Kp_{EW} ($r = 0.93$), Dh_{EW} ($r = 0.72$), TD_{EW} ($r = 0.58$), and LD_{EW} ($r = 0.54$). Pine TRW was positively correlated with precipitation over the growing season ($r =$

$= 0.67$), and LW with growing-season mean temperatures ($r = 0.51$).

In the forest SP, correlations between pine xylem traits are comparable in strength and direction to those in pine trees in the clear-cut SP. Meanwhile, positive correlations in trees growing in the forest SP were detected for LW with Dh_{LW} ($r = 0.56$) and Kp_{LW} ($r = 0.51$), Dh_{LW} with WT_{LW} ($r = 0.55$), N_{LW} with N_{EW} ($r = 0.51$). Pine in this habitat also showed negative correlations of Dh_{LW} with N_{LW} ($r = -0.64$) and N_{EW}

Table 5. Correlations between xylem structural and functional traits and the growing season climatic factors in aspen trees in the clear-cut SP (below diagonal) and the forest SP (above diagonal) in the 2016–2019 period

Traits	TRW	N	FWT	VWT	FLD	VLD	FD	VD	Dh	Kp	Tair	P
TRW		−0.51	0.14	0.14	0.22	0.16	0.25	0.17	0.12	−0.18	−0.27	0.60
N	−0.64		−0.11	−0.11	−0.32	−0.09	−0.32	−0.11	−0.27	0.25	0.43	−0.31
FWT	0.05	<i>n.s.</i>		0.60	0.10	0.06	0.53	0.21	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
VWT	0.05	<i>n.s.</i>	0.69		0.10	0.06	0.21	0.50	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
FLD	0.24	−0.26	0.15	0.15		<i>n.s.</i>	0.89	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	−0.21	−0.17	0.14
VLD	0.42	−0.56	0.06	0.06	0.24		<i>n.s.</i>	0.99	0.40	0.33	−0.09	<i>n.s.</i>
FD	0.22	−0.23	0.53	0.17	0.92	0.23		0.11	<i>n.s.</i>	−0.18	−0.15	0.14
VD	0.42	−0.55	0.16	0.51	0.25	0.99	0.28		0.40	0.32	−0.08	<i>n.s.</i>
Dh	0.54	−0.85	0.07	0.07	0.32	0.62	0.30	0.62		0.81	−0.18	<i>n.s.</i>
Kp	0.35	−0.58	0.10	0.10	0.28	0.54	0.28	0.55	0.90		0.09	−0.11
Tair	−0.16	0.36	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	−0.13	−0.25	−0.10	−0.25	−0.37	−0.19		0.21
P	<i>n.s.</i>	0.13	−0.14	−0.14	−0.15	−0.17	−0.17	−0.18	−0.31	−0.36	0.21	

Note. For the designations of xylem traits see Table 1. T_{air} – mean air temperature for the period from May to September, °C; P – total precipitation for the period from May to September, mm. Significant correlations ($p \leq 0.01$) are shown. Moderate and strong correlations ($|r| \geq 0.5$) are indicated in bold.

Table 6. Correlations between xylem structural and functional traits and the growing season climatic factors in Scots pine trees in the clear-cut SP (below diagonal) and the forest SP (above diagonal) in the 2016–2019 period

Traits	TRW	LW	N _{EW}	N _{LW}	WT _{EW}	WT _{LW}	LD _{EW}	LD _{LW}	TD _{EW}	TD _{LW}	Dh _{EW}	Dh _{LW}	Kp _{EW}	Kp _{LW}	Tair	P
TRW		0.15	–0.34	–0.18	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	0.28	0.36	0.29	0.26	0.40	0.32	0.23	0.37	–0.23	0.34
LW	–0.43		–0.19	–0.29	<i>n.s.</i>	0.22	<i>n.s.</i>	0.48	<i>n.s.</i>	0.47	<i>n.s.</i>	0.56	–0.16	0.51	0.11	0.51
N _{EW}	0.18	<i>n.s.</i>		0.51	<i>n.s.</i>	–0.35	–0.28	–0.40	–0.30	–0.47	–0.38	–0.59	<i>n.s.</i>	–0.45	<i>n.s.</i>	–0.42
N _{LW}	0.16	<i>n.s.</i>	0.43		<i>n.s.</i>	–0.40	–0.19	–0.45	–0.17	–0.54	–0.18	–0.64	0.18	–0.23	<i>n.s.</i>	–0.37
WT _{EW}	0.19	0.22	<i>n.s.</i>	0.11		<i>n.s.</i>	–0.11	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
WT _{LW}	–0.18	0.39	<i>n.s.</i>	0.11	<i>n.s.</i>		<i>n.s.</i>	0.27	<i>n.s.</i>	0.70	<i>n.s.</i>	0.55	<i>n.s.</i>	0.43	<i>n.s.</i>	0.33
LD _{EW}	0.14	<i>n.s.</i>	–0.30	<i>n.s.</i>	0.28	<i>n.s.</i>		0.25	0.98	0.20	0.76	0.25	0.64	0.29	<i>n.s.</i>	0.36
LD _{LW}	0.21	<i>n.s.</i>	0.20	0.20	0.12	0.11	–0.29		0.25	0.87	0.32	0.74	<i>n.s.</i>	0.69	0.19	0.52
TD _{EW}	0.17	<i>n.s.</i>	–0.30	<i>n.s.</i>	0.43	<i>n.s.</i>	0.99	–0.26		0.21	0.76	0.26	0.64	0.31	<i>n.s.</i>	0.34
TD _{LW}	<i>n.s.</i>	0.15	0.17	0.22	0.12	0.56	–0.23	0.89	–0.19		0.27	0.83	<i>n.s.</i>	0.72	<i>n.s.</i>	0.55
Dh _{EW}	0.22	<i>n.s.</i>	–0.41	<i>n.s.</i>	0.42	<i>n.s.</i>	0.76	–0.32	0.78	–0.27		0.32	0.85	0.40	<i>n.s.</i>	0.41
Dh _{LW}	<i>n.s.</i>	0.17	0.20	0.24	0.14	0.42	–0.28	0.78	–0.24	0.84	–0.31		<i>n.s.</i>	0.88	–0.14	0.65
Kp _{EW}	0.35	<i>n.s.</i>	0.12	0.29	0.35	<i>n.s.</i>	0.63	–0.24	0.65	–0.20	0.82	–0.24		0.22	<i>n.s.</i>	0.16
Kp _{LW}	0.22	0.13	0.27	0.47	0.26	0.34	–0.19	0.74	–0.13	0.77	–0.18	0.92	<i>n.s.</i>		–0.23	0.64
Kp	0.41	<i>n.s.</i>	0.21	0.45	0.43	0.11	0.54	<i>n.s.</i>	0.58	<i>n.s.</i>	0.72	<i>n.s.</i>	0.93	0.29	<i>n.s.</i>	0.24
Tair	<i>n.s.</i>	0.51	0.16	0.26	0.15	0.41	<i>n.s.</i>	–0.11	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	0.11	0.17	0.15	0.21	0.21
P	0.67	–0.40	0.42	0.28	–0.20	<i>n.s.</i>	–0.24	<i>n.s.</i>	–0.26	<i>n.s.</i>	–0.31	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	0.10	0.21	

Note. For the designations of xylem traits see Table 1. T_{air} – mean air temperature for the period from May to September, °C; P – total precipitation for the period from May to September, mm. Significant correlations ($p \leq 0.01$) are shown. Moderate and strong correlations ($|r| \geq 0.5$) are indicated in bold.

($r = -0.59$), and TD_{LW} with N_{LW} ($r = -0.54$). It is noteworthy that the effect of precipitation to pine late-wood parameters was higher in the forest SP as compared to the clear-cut SP: Kp_{LW} ($r = 0.64$), Dh_{LW} ($r = 0.65$), TD_{LW} ($r = 0.55$), LD_{LW} ($r = 0.52$), and LW ($r = 0.51$).

Coordination between stem xylem traits and leaf gas exchange parameters. The analysis of the effect of environmental conditions on leaf CO_2/H_2O gas exchange parameters in pine, birch, and aspen that we have previously performed in the same SPs and individuals in July in the 2016–2019 period (Pridacha et al., 2021) allowed us to assess coordination among xylem functional traits and stomatal conductance, and rates of photosynthesis and transpiration. Comparisons of the variability of the xylem and leaf characteristics in birch, aspen, and pine in most cases showed a different response of various species to the habitat change (Fig. 5). Thus, birch proved to be more conservative in the response to changes in ecological conditions in terms of xylem anatomical traits ($\Delta N = 9\%$) but showed the highest variability of functional characteristics of the xylem ($\Delta Kp = 234\%$ and $\Delta Dh = 41\%$) and leaf ($\Delta g_s = 49\%$, $\Delta E = 39\%$, and $\Delta A = 36\%$) than other species. Aspen, as opposed to birch, showed a greater variation of xylem structure ($\Delta N = 45\%$) simultaneously with higher conservatism in the functional traits of the xylem ($\Delta Kp = 86\%$ and $\Delta Dh = 30\%$) and leaf ($\Delta g_s = 32\%$, $\Delta A = 27\%$ and $\Delta E = 19\%$). In pine, the variability of most of structural and functional characteristics was similar to those of aspen ($\Delta Kp = 95\%$, $\Delta N = 50\%$, $\Delta Dh = 30\%$, $\Delta A = 25\%$), and some showed similarity to the variability in birch ($\Delta g_s = 45\%$, $\Delta E = 39\%$). Importantly, the highest variability of the water potential of foliated shoots between the clear-cut and the forest SPs was found for aspen ($\Delta \Psi = 13\%$) and lower for pine ($\Delta \Psi = 8\%$). This parameter in birch had similar values in both SPs ($\Delta \Psi$, $p > 0.05$).

DISCUSSION

The seasonal and interannual variability of xylem anatomical characteristics in woody plants is known to reflect the processes of cells division in the cambial zone, radial cell enlargement and cell wall formation, which are under hormonal and genetic control and influenced directly and indirectly by external environmental conditions (Fritts, 1976; Vaganov et al., 2006; Hacke, 2015).

Effects of plant growth conditions on stem xylem traits. Our previous study (Pridacha et al., 2021) of soil and plant cover characteristics as well as meteorological parameters in the clear-cut SP and the forest SP revealed significant differences between the habitat conditions of SPs. The differences were manifested in the lower nutrient availability in the organic horizon of the disturbed soil of the clear-cut SP versus the forest

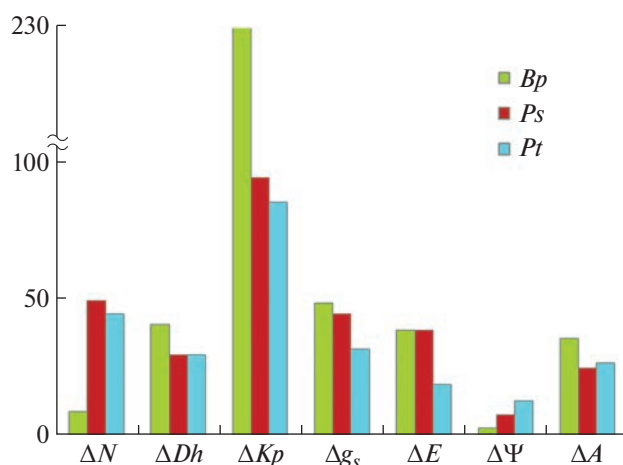


Fig. 5. Variability (%) of stem xylem traits and leaf gas exchange parameters of *Betula pendula* (Bp), *Pinus sylvestris* (Ps), and *Populus tremula* (Pt) across plant growth conditions in the 2016–2019 period. For the designations of xylem traits see Table 1; g_s – stomatal conductance, A – photosynthesis rate, E – transpiration rate, Ψ – water potential.

SP. The ground vegetation in the clear-cut SP featured a higher diversity of light-demanding species of vascular plants and, vice versa, a pronounced degradation of the moss and lichen layer compared to the forest SP. Microclimate in the clear-cut SP in July 2016–2019 featured higher mean daytime values of photosynthetically active radiation ($1218 \mu mol m^{-2} s^{-1}$), water vapour pressure deficit (2.2 kPa), air ($27.1^\circ C$) and soil ($16.1^\circ C$) temperatures compared to the forest SP ($240 \mu mol m^{-2} s^{-1}$, 1.3 kPa, $22.4^\circ C$ and $13.8^\circ C$, respectively). At the same time, the mean values of field soil moisture of the root layer (0–50 cm) in the clear-cut SP and the forest SP were similar (10.5 and 10.3%, respectively).

The contrasting habitat conditions in the clear-cut SP and the forest SP have significantly influenced the cambial activity and formation of xylem structure in all tree species (Table 2). Both pine and the angiosperm tree species in the clear-cut site demonstrated the highest values of TRW, vessel (tracheid) cell wall thickness, lumen radial diameter in the vessels (tracheids), Dh , and Kp (Table 3). The unidirectional increase in the lumen diameter of xylem vessels (tracheids) in pine and the angiosperm trees growing in the high-light conditions of the clear-cut SP was apparently due to a general intensification of growth processes in all tree species, in particular extension growth of cells (Olson et al., 2014). In turn, the increase of the Kp value in the trees from the clear-cut SP is supposed to promote water supply to leaves and the processes of photosynthesis and transpiration (Bussotti et al., 2015; Brodribb et al., 2017), in agreement with our data on the highest values of stomatal conductance and rates of photosynthesis and transpiration in conifer and an-

giosperm tree species in the clear-cut SP (Pridacha et al., 2021).

In the process of xylogenesis, substantial amounts of organic matter get bound as cell wall polysaccharides (Deslauriers et al., 2009; Simard et al., 2013). The increase in cell wall thickness in the xylem of angiosperm trees growing in the clear-cut SP and getting sufficient amounts of light can be explained by a higher supply of photoassimilates from the leaves to the stem xylem cells, in also agreement with higher photosynthesis rates in birch and aspen in the clear-cut SP (Pridacha et al., 2021). On the contrary, the reduction in the cell wall thickness of earlywood tracheids in pine trees from the clear-cut SP with a simultaneous increase in their lumen diameter might be a consequence of cells expansion. The reduction in this parameter in pine may have the aim of enhancing the water supply to compensate for the transpiration losses under high light conditions in the clear-cut SP as compared to the forest SP. At the same time, the patterns we observed in the thickness of cell walls of early- and latewood tracheids in pine have been attributed both to the various functions of early- and latewood cells (Sperry et al., 2006; Hacke, 2015) and to cambial activity decline during the growing season (Antonova, Stasova, 1997; Olano et al., 2014). Indirect evidence of the higher metabolic cost of water conducting elements in pine xylem due to a higher contribution to the weight of cell walls compared to angiosperm tree species is the higher specific carbon content per unit needle area that we observed in pine in both SPs (Pridacha et al., 2021).

Effects of climatic factors on stem xylem traits.

The fact that TRW showed the highest interannual variability (Fig. 3, 4) among all other xylem traits in all tree species was quite predictable given that this parameter is highly sensitive to variations in the natural environment and climate (Babushkina et al., 2019; Nola et al., 2020). The high variability of TRW is in good agreement with the moisture conditions during the study period (2016–2019), characterized by alternation of wetter and drier periods. A majority of xylem anatomical characteristics in pine, birch, and aspen demonstrated higher conservatism in interannual variability than TRW. Moderate variability of the normalized values of anatomical parameters in the 2016–2019 period suggests that different species respond similarly to interannual variation of air temperature and precipitation close to the region's climate normal. This pattern may also indicate the ability of the tree species to adapt to a wide range of environmental conditions (Tikhova et al., 2017; Pridacha et al., 2018; Sazonova et al., 2019). Non-specific changes in xylem anatomical and hydraulic traits in pine and the angiosperm species might be due to the similarity of their evolutionarily developed adaptations to changing environmental conditions since these species grow in the regions with the same climatic variability.

At the same time, species-specific sensitivity of xylem anatomical features to climate factors has been reported for woody plants (Anderegg, 2015; Sperry, Love, 2015). Thus, pine radial growth in the northern European Russia showed a positive correlation with warm and moist conditions in the current growing season, whereas TRW in spruce strongly correlated with cool and moist conditions in the previous growing season (Hughes et al., 2019). We have also detected species-specific features in correlations between stem xylem traits and climatic factors in the period from May to September 2016–2019, which differed between the two habitats (Tables 4, 5, 6). The angiosperm trees under forest canopy showed a significant ($|r| > 0.5$) positive correlation between TRW and precipitation in the current growing season, whereas for pine in this habitat precipitation had a positive effect on latewood characteristics. In the clear-cut site, the warm and moist conditions in the current growing season promoted LW and TRW in pine, while in birch they had a positive effect on N and a negative effect on Dh. In aspen in the clear-cut SP, no strong correlations were found ($|r| < 0.5$) between xylem traits and air temperature (precipitation) in the current growing season. A strong positive effect of precipitations on latewood width in pine has also been reported for the South Siberian forest-steppe zone (Arzac et al., 2018).

Associations among stem xylem traits. Correlation analysis showed that in most cases the angiosperm tree species (Tables 4 and 5) exhibited correlations of similar strength and direction for the parameters characterizing cell wall formation (VWT and FWT), extension growth (VLD and VD), cell generation (TRW and N), and water supply (Dh and Kp). Similar patterns were found in pine as well (Table 6). The interspecies comparison of xylem traits revealed similar Dh values in pine and the angiosperm trees while Kp increased along the birch < aspen < pine sequence in both SPs. This fact might be due to the increase in N, which also occurred along the birch < aspen < pine sequence in both SPs. It is noteworthy that the actual hydraulic conductivity may differ from the Kp value as calculations of the latter do not take into account the axial dimension of the vessel (tracheid), the number and structural and functional characteristics of the pits linking the vessels (tracheids). We know on the other hand that tracheids in gymnosperms should experience greater specific hydraulic resistance than vessels in angiosperms given that tracheids are approximately 10 times shorter than vessels of the same diameter (Pittermann et al., 2005). Conifers, however, solve this problem by maximizing the number of tracheids per unit of wood area and maintaining the functional activity of sapwood for several years compared to the single outermost ring in ring-porous angiosperms (Venturas et al., 2017). Also, angiosperms are known to have functional limitations on the maximum vessel diameter meant to make the xylem more resistant to embolism after frosts (Hacke et al., 2017). Conifers, on

the other hand, feature a nearly 60 times higher efficiency in conducting water by the torus-margo pit structure in tracheids compared to inter-vessel pit of angiosperms (Pittermann et al., 2005). Owing to this functional feature, conifers can reduce the hydraulic resistance of the xylem and, furthermore, compete with angiosperms in hydraulic efficiency and safety (Choat et al., 2012). At the same time, many recent studies demonstrate fairly close agreement between the estimates of xylem hydraulic conductivity and cavitation resistance obtained by physical, optical, and microscopic methods (Gauthey et al., 2020; Chen et al. 2021). Therefore, we feel it quite safe to use the obtained xylem traits for comparisons among tree species.

The comparison of xylem anatomical and hydraulic parameters demonstrated a clear relationship of $N - Dh - Kp$ in all the species. Variations of the number and diameter of xylem conduits play an important role in the adaptation of woody plants to the habitat conditions (Hacke, 2015). Wider vessels conduct water more effectively while smaller and more numerous vessels are less prone to embolism (Fonti et al., 2010; Chen et al., 2020). In the trees growing in the forest SP an increase in N led to a reduction in Dh and Kp in all the species, whereas in the clear-cut SP, on the contrary, a reduction in N promoted Dh and Kp in all the species. The increase in N in pine, birch, and aspen can be explained by their compensatory response to reduced xylem hydraulic conductivity versus that in the clear-cut SP. The Kp reduction observed in all the species in the forest SP is likely a result of the limited availability of soil moisture due to higher competition for water resources in a mature tree stand, caused in particular by moisture interception by roots of adult trees. Besides, the significant increase in N in aspen at the forest SP apparently enables the water exchange rate, in particular stomatal conductance and transpiration rate, to be reduced less than in other species in this habitat (Pridacha et al., 2021). Another supposition is that the higher VWT values in aspen versus birch in both SPs would drive increased resistance to xylem dysfunction due to possible vessel destruction by high internal negative pressure. This is also indirectly evidenced by previously detected highest values of the calcium biological absorption coefficient and calcium content in leaves in aspen versus other species (Pridacha et al., 2021), considering that calcium enhances cell wall rigidity as it forms Ca-pectate complexes with pectin components (Lambers, Oliveira, 2019). This fact, however, does not reduce the Kp value in aspen. Higher Kp values in aspen versus birch in both SPs are due to higher N , which enhances the hydraulic efficiency of the xylem on the one hand and provides the resistance to xylem embolism caused by water potential drop on the other, as mentioned also by other researchers (Rodriguez-Zaccaro et al., 2021).

Coordination between stem xylem traits and leaf gas exchange parameters. Analysis of coordination between stem xylem traits and leaf gas exchange param-

eters in different species shows the water-use strategies to be different in birch, aspen, and pine. An increase in N along with similar values of Dh in all the species promotes Kp . In view of this, the hydraulic structure seems to be more efficient and safer in aspen and pine due to higher N and Kp values and thicker cell walls of vessels (tracheids) in the xylem. High xylem resistance to cavitation usually helps plants to survive under drier environments (Fonti et al., 2010; Hacke, 2015). Hence, aspen and pine can be expected to be more resistant to the water stress than birch. In the habitat gradient, aspen and pine exhibit higher variability of xylem structural characteristics (ΔN) simultaneously with greater conservatism in its functional parameters (ΔDh and ΔKp) as well as more variable water potential of shoots (Fig. 5), indicating an anisohydric water-use strategy. Birch, on the contrary, tends to the isohydric water-use strategy, as corroborated by the results of other authors (Klein, 2014; Meinzer et al., 2016; Hochberg et al., 2018; Sellin et al., 2019). The greater conservatism of the xylem structure in birch (ΔN) simultaneously with the greater variability of its functional traits (ΔDh and ΔKp) with the most pronounced changes in stomatal conductance (Δg_s) and transpiration rate (ΔE) helps maintaining the homeostasis of the water potential of shoots ($\Delta \Psi$) across the habitats. This isohydric behavior leads to the most significant change in the rate of photosynthesis (ΔA) along the gradient of ecological conditions in birch as compared to aspen and pine. On the other hand, the less strict stomatal control (Δg_s) for reducing transpiration water losses (ΔE) and preventing water stress in aspen facilitates a higher photosynthetic activity (ΔA) than in birch. The strategy of adaptation to the habitat change in pine is a compromise, with structural and functional parameter responses similar to both aspen (ΔN , ΔDh and ΔKp , $\Delta \Psi$, ΔA), and to birch (Δg_s and ΔE), which probably provides the conifer with adaptation advantage over the deciduous species in a wide range of ecological conditions.

Importantly, the patterns described above were revealed for local climate, forest and soil conditions. We admit that under more contrasting climatic, topographic and edaphic conditions the functional relationships may prove to be different (Kannenberg et al., 2022). Further experimental and modeling studies are necessary to assess more accurately and comprehensively the effects of spatial and temporal variability of abiotic factors on the structural and functional traits of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species.

CONCLUSIONS

The results of this experimental study supported our working hypothesis that evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species respond similarly to changes in plant growth conditions and climate in the European North. In most cases, different tree

species demonstrated a unidirectional response of stem xylem traits and leaf gas exchange parameters to changes in the habitat and interannual variability of climatic factors. At the same time, some interspecific differences were found in the coordination of structural and functional traits and their variability. The patterns revealed suggest that the predicted increase in the frequency of extreme weather events at high northern latitudes, namely periods of heavy heat and drought, will promote the competitive ability of Scots pine and aspen, which build a more efficient and safer hydraulic structure compared to silver birch, whose xylem is more vulnerable to drought-induced cavitation, by raising CO₂ gas exchange and productivity in drier environments. This assessment is important for better understanding the direction and magnitude of the flora composition and ranges of boreal plant species in changing the natural environment and the climate.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to colleagues A.N. Pekkoiev, D.E. Semin and L.I. Semenova for assistance in sampling and carrying out anatomical analyses within the study; to T.A. Sazonova for the support on the study. The study was supported by the Russian Foundation of Basic Research (grant 17-04-01087-a) and the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute KarRC RAS).

REFERENCES

- Anderegg W.R.L. 2015. Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. — *New Phytol.* 205: 1008–1014.
<https://doi.org/10.1111/nph.12907>
- Anderegg W.R.L., Anderegg L.D.L., Kerr K.L., Trugman A.T. 2019. Widespread drought-induced tree mortality at dry range edges indicates that climate stress exceeds species' compensating mechanisms. — *Glob. Change Biol.* 25: 3793–3802.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14771>
- Antonova G.F., Stasova V.V. 1997. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems. — *Trees*. 11 (8): 462–468.
- Arzac A., Babushkina E.A., Fonti P., Slobodchikova V., Sviderskaya I.V., Vaganov E.A. 2018. Evidences of wider latewood in *Pinus sylvestris* from a forest-steppe of Southern Siberia. — *Dendrochronologia*. 49: 1–8.
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.02.007>
- Babushkina E.A., Belokopytova L.V., Zhirnova D.F., Vaganov E.A. 2019. Siberian spruce tree ring anatomy: imprint of development processes and their high-temporal environmental regulation. — *Dendrochronologia*. 53: 114–124.
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.12.003>
- Benson M.C., Miniati C.F., Oishi A., Denham S.O., Domec J.C., Johnson D.M., Missik J.E., Phillips R.P., Wood J.D., Novick K.A. 2022. The xylem of Anisohydric *Quercus alba* L. is more vulnerable to embolism than isohydric codominants. — *Plant Cell Environ.* 45: 329–346.
<https://doi.org/10.1111/pce.14244>
- Bonan G.B. 2008. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. — *Science* 320: 1444–1449.
<https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- Bouche P.S., Larter M., Domec J.C., Burlett R., Gasson P., Jansen S., Delzon S. 2014. A broad survey of hydraulic and mechanical safety in the xylem of conifers. — *J. Exp. Bot.* 65: 4419–4431.
<https://doi.org/10.1093/jxb/eru218>
- Brodribb T.J., Cochard H. 2009. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. — *Plant Physiol.* 149: 575–584.
<https://doi.org/10.1104/pp.108.129783>
- Brodribb T.J., McAdam S.A.M., Carins Murphy M.R. 2017. Xylem and stomata, coordinated through time and space. — *Plant Cell Environ.* 40: 872–880.
<https://doi.org/10.1111/pce.12817>
- Buckley T.N. 2019. How do stomata respond to water status? — *New Phytol.* 224: 21–36.
<https://doi.org/10.1111/nph.15899>
- Bussotti F., Pollastrini M., Holland V., Brüggemann W. 2015. Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. — *Environ. Exp. Bot.* 111: 91–113.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.11.006>
- Chen Y.J., Maenpuen P., Zhang Y.J., Barai K., Katabuchi M., Gao H., Kaewkamol S., Tao L.B., Zhang J.L. 2021. Quantifying vulnerability to embolism in tropical trees and lianas using five methods: can discrepancies be explained by xylem structural traits? — *New Phytol.* 229: 805–819.
<https://doi.org/10.1111/nph.16927>
- Chen Z., Zhu S., Zhang Y., Luan J., Li S., Sun P., Wan X., Liu S. 2020. Tradeoff between storage capacity and embolism resistance in the xylem of temperate broadleaf tree species. — *Tree Physiol.* 40: 1029–1042.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa046>
- Choat B., Cobb A.R., Jansen S. 2008. Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. — *New Phytol.* 177: 608–626.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02317.x>
- Choat B., Jansen S., Brodribb T.J., Cochard H., Bhaskar R., Bucci S.J., Delzon S., Feild T.S., Gleason S., Jacobson A.L., Lens F., Maherali H., Martinez-Vilalta J., Mayr S., Mencuccini M., Mitchell P.J., Nardini A., Pittermann J., Pratt R.B., Sperry J.S., Westoby M., Wright I.J., Zanne A. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. — *Nature*. 491: 752–755.
<https://doi.org/10.1038/nature11688>
- Deslauriers A., Giovannelli A., Rossi S., Castro G., Fragnelli G., Traversi L. 2009. Intra-annual cambial activity and carbon availability in stem of poplar. — *Tree Physiol.* 29: 1223–1235.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpp061>
- FAO. 2020. Global Forest Resources Assessment 2020 — Key findings. Rome. 16 p.
<https://doi.org/10.4060/ca8753en>
- Fonti P., von Arx G., García-González I., Eilmann B., Sass-Klaassen U., Gärtner H., Eckstein D. 2010. Study-

- ing global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. — *New Phytol.* 185 (1): 42–53.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x>
- Fritts H.C. 1976. Tree rings and climate. London. 567 p.
- Gauthey A., Peters J.M.R., Carins-Murphy M.R., Rodriguez-Dominguez C.M., Li X., Delzon S., King A., López R., Medlyn B.E., Tissue D.T., Brodribb T.J., Choat B. 2020. Visual and hydraulic techniques produce similar estimates of cavitation resistance in woody species. — *New Phytol.* 228: 884–897.
<https://doi.org/10.1111/nph.16746>
- Gleason S.M., Westoby M., Jansen S., Choat B., Hacke U.G., Pratt R.B., Bhaskar R., Brodribb T.J., Bucci S.J., Cao K.F., Cochard H., Delzon S., Domec J.C., Fan Z.X., Feild T.S., Jacobsen A.L., Johnson D.M., Lens F., Maherali H., Martínez-Vilalta J., Mayr S., McCulloh K.A., Mencuccini M., Mitchell P.J., Morris H., Nardini A., Pittermann J., Plavcová L., Schreiber S.G., Sperry J.S., Wright I.J., Zanne A.E. 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. — *New Phytol.* 209: 123–136.
<https://doi.org/10.1111/nph.13646>
- Groisman P., Shugart H., Kicklighter D., Henebry G., Tchebakova N., Maksyutov S., Monier E., Gutman G., Gulev S., Qi J., Prishchepov A., Kukavskaya E., Porfiriev B., Shiklomanov A., Loboda T., Shiklomanov N., Nghiem S., Bergen K., Albrechtova J., Chen J., Shahgedanova M., Shvidenko A., Speranskaya N., Soja A., de Beurs K., Bulygina O., McCarty J., Zhuang Q., Zolina O. 2017. Northern Eurasia Future Initiative (NEFI): facing the challenges and pathways of global change in the twenty-first century. — *Prog. Earth Planet. Sci.* 4: 41.
<https://doi.org/10.1186/s40645-017-0154-5>
- Gromtsev A.N. (ed.). 2003. Biotic diversity of Karelia: conditions of formation, communities and species. Petrozavodsk. 244 p. (In Russ. and Eng.)
- Hacke U.G. (ed.). 2015. Functional and Ecological Xylem Anatomy. Springer, Cham. 281 p.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-15783-2>
- Hacke U.G., Sperry J.S. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. — *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 4 (2): 97–115.
- Hacke U.G., Spicer R., Schreiber S.G., Plavcová L. 2017. An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. — *Plant Cell Environ.* 40: 831–845.
<https://doi.org/10.1111/pce.12777>
- Hochberg U., Rockwell F.E., Holbrook N.M., Cochard H. 2018. Iso/Anisohydry: a plant-environment interaction rather than a simple hydraulic trait. — *Trends Plant Sci.* 23: 112–120.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.11.002>
- Hughes M.K., Olchev A., Bunn A.G., Berner L.T., Loslebe M., Novenko E. 2019. Different climate responses of spruce and pine growth in Northern European Russia. — *Dendrochronologia.* 56: 125601.
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.05.005>
- IAWA list of microscopic features for hardwood identification. 1989. — *IAWA Bulletin.* 10: 219–332.
- IPCC Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. 2013. Cambridge. 1535 p.
- Jin K., Liu X., Wang K., Jiang Z., Tian G., Yang S., Shang L., Ma J. 2018. Imaging the dynamic deposition of cell wall polymer in xylem and phloem in *Populus × euramericana*. — *Planta.* 248: 849–858.
<https://doi.org/10.1007/s00425-018-2931-9>
- Kannenberg S.A., Guo J.S., Novick K.A., Anderegg W.R.L., Feng X., Kennedy D., Konings A.G., Martínez-Vilalta J., Matheny A.M. 2022. Opportunities, challenges and pitfalls in characterizing plant water-use strategies. — *Funct. Ecol.* 36: 24–37.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.13945>
- Kawai K., Minagi K., Nakamura T., Saiki S.T., Yazaki K., Ishida A. 2022. Parenchyma underlies the interspecific variation of xylem hydraulics and carbon storage across 15 woody species on a subtropical island in Japan. — *Tree Physiol.* 42 (2): 337–350.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpab100>
- Kishchenko I.T., Vantenkova I.V. 2013. Sezonnyj rost listvennyh lesoobrazuyushchih vidov v taezhnoj zone Rossii (na primere Karelii) [Seasonal growth of deciduous forest-forming species in the taiga zone of Russia (on the example of Karelia)]. Petrozavodsk. 94 p. (In Russ.).
- Kishchenko I.T., Vantenkova I.V. 2014. Sezonnyj rost hvoynnyh lesoobrazuyushchih vidov v taezhnoj zone Rossii (na primere Karelii) [Seasonal growth of coniferous forest-forming species in the taiga zone of Russia (by the example of Karelia)]. Petrozavodsk. 163 p. (In Russ.).
- Klein T. 2014. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. — *Funct. Ecol.* 28: 1313–1320.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12289>
- Lachenbruch B., McCulloh K.A. 2014. Traits, properties, and performance: how woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant. — *New Phytol.* 204: 747–764.
<https://doi.org/10.1111/nph.13035>
- Lambers H., Oliveira R.S. 2019. Plant physiological ecology. Springer Nature Switzerland AG. 736 p.
- Manzoni S., Vico G., Katul G., Palmroth S., Jackson R.B., Porporato A. 2013. Hydraulic limits on maximum plant transpiration and the emergence of the safety–efficiency trade-off. — *New Phytol.* 198: 169–178.
<https://doi.org/10.1111/nph.12126>
- Martinez-Vilalta J., Garcia-Forner N. 2017. Water potential regulation, stomatal behavior and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. — *Plant Cell Environ.* 40: 962–976.
<https://doi.org/10.1111/pce.12846>
- Meinzer F.C., Woodruff D.R., Marias D.E., Smith D.D., McCulloh K.A., Howard A.R., Magedman A.L. 2016. Mapping ‘hydroscares’ along the iso- to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status. — *Ecol. Lett.* 19: 1343–1352.
<https://doi.org/10.1111/ele.12670>
- Nardini A., Savi T., Trifilò P., Gullo M.A. 2018. Drought stress and the recovery from xylem embolism in woody plants. — *Progress in Botany.* 79: 197–232.
https://doi.org/10.1007/124_2017_11

- Nazarova L.E. 2015. Precipitation over the territory of Karelia. — Transactions of KarRC RAS. 9: 114–120 (In Russ.).
<https://doi.org/10.17076/lim56>
- Niinemets U. 2010. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. — Forest Ecol. Manag. 260: 1623–1639.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.054>
- Nola P., Bracco F., Assini S., von Arx G., Castagneri D. 2020. Xylem anatomy of *Robinia pseudoacacia* L. and *Quercus robur* L. is differently affected by climate in a temperate alluvial forest. — Ann. For. Sci. 77 (8).
<https://doi.org/10.1007/s13595-019-0906-z>
- Olano J.M., Linares J.C., García-Cervigón A.I., Arzac A., Delgado A., Rozas V. 2014. Drought-induced increase in water-use efficiency reduces secondary tree growth and tracheid wall thickness in a Mediterranean conifer. — Oecologia. 176 (1): 273–283.
<https://doi.org/10.1007/s00442-014-2989-4>
- Oliveira R.S., Eller C.B., Barros F.d.V., Hirota M., Brum M., Bittencourt P. 2021. Linking plant hydraulics and the fast–slow continuum to understand resilience to drought in tropical ecosystems. — New Phytol. 230: 904–923.
<https://doi.org/10.1111/nph.17266>
- Olson M.E., Soriano D., Rosell J.A., Anfodillo T., Donoghue M.J., Edwards E.J., León-Gómez C., Dawson T., Martínez J.J.C., Castorena M., Echeverría A., Espinosa C.I., Fajardo A., Gazol A., Isnard S., Lima R.S., Marcatti C.R., Méndez-Alonzo R. 2018. Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. — Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 115 (29): 7551–7556.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1721728115>
- Olson M.E., Anfodillo T., Rosell J.A., Petit G., Crivellaro A., Isnard S., León-Gómez C., Alvarado-Cárdenas L.O., Castorena M. 2014. Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. — Ecol. Lett. 17: 988–997.
<https://doi.org/10.1111/ele.12302>
- Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. — Hydrol. Earth Syst. Sci. 11: 1633–1644.
<https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Pittermann J., Sperry J.S., Hacke U.G., Wheeler J.K., Sikkema E.H. 2005. Torus-margo pits help conifers compete with angiosperms. — Science 310: 1924.
<https://doi.org/10.1126/science.1120479>
- Price D.T., Alfaro R.I., Brown K.J., Flannigan M.D., Fleming R.A., Hogg E.H., Girardin M.P., Lakusta T., Johnston M., McKenney D.W., Pedlar J.H., Stratton T., Sturrock R.N., Thompson I.D., Trofymow J.A., Venier L.A. 2013. Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal forest ecosystems. — Environ. Rev. 21: 322–365.
<https://doi.org/10.1139/er-2013-0042>
- Pridacha V.B., Sazonova T.A., Novichonok E.V., Semin D.E., Tkachenko Yu.N., Pekkoiev A.N., Timofeeva V.V., Bakhmet O.N., Olchev A.V. 2021. Clear-cutting impacts nutrient, carbon and water exchange parameters in woody plants in an east Fennoscandian pine forest. — Plant Soil. 466: 317–336.
<https://doi.org/10.1007/s11104-021-05058-w>
- Pridacha V.B., Tikhova G.P., Sazonova T.A. 2018. The effect of abiotic factors on water exchange in coniferous and deciduous plants. — Transactions of KarRC RAS. 12: 76–86 (In Russ.).
<https://doi.org/10.17076/eb878>
- Reich P.B., Sendall K.M., Stefanski A., Rich R.L., Hobbie S.E., Montgomery R.A. 2018. Effects of climate warming on photosynthesis in boreal tree species depend on soil moisture. — Nature. 562: 263–267.
<https://doi.org/10.1038/s41586-018-0582-4>
- Rodríguez-Zaccaro F.D., Henry I.M., Groover A. 2021. Genetic regulation of vessel morphology in *Populus*. — Front. Plant Sci. 12.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2021.705596>
- Sazonova T.A., Bolondinskii V.K., Pridacha V.B. 2019. Resistance to moisture transport in the conductive system of Scots pine. — Russ. J. For. Sci. 6: 556–566 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0024114819060081>
- Scholz A., Klepsch M., Karimi Z., Jansen S. 2013. How to quantify conduits in wood? — Front. Plant Sci. 4: 56.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00056>
- Sellin A., Taneda H., Alber M. 2019. Leaf structural and hydraulic adjustment with respect to air humidity and canopy position in silver birch (*Betula pendula*). — J. Plant Res. 132: 369–381.
<https://doi.org/10.1007/s10265-019-01106-w>
- Sevanto S., Hölttä T., Holbrook N.M. 2011. Effects of the hydraulic coupling between xylem and phloem on diurnal phloem diameter variation. — Plant Cell Environ. 34: 690–703.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02275.x>
- Simard S., Giovannelli A., Treydte K., Traversi M.L., King G.M., Frank D., Fonti P. 2013. Intra-annual dynamics of non-structural carbohydrates in the cambium of mature conifer trees reflects radial growth demands. — Tree Physiol. 33: 913–923.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpt075>
- Sperry J.S., Hacke U.G., Pitterman J. 2006. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. — Am. J. Bot. 93: 1490–1500.
<https://doi.org/10.3732/ajb.93.10.1490>
- Sperry J.S., Love D.M. 2015. What plant hydraulics can tell us about responses to climate-change droughts. — New Phytol. 207: 14–27.
<https://doi.org/10.1111/nph.13354>
- Sterck F.J., Zweifel R., Sass-Klaassen U., Chowdhury Q. 2008. Persisting soil drought reduces leaf specific conductivity in Scots pine (*Pinus sylvestris*) and pubescent oak (*Quercus pubescens*). — Tree Physiol. 28 (4): 529–36.
<https://doi.org/10.1093/treephys/28.4.529>
- Stroock A.D., Pagay V.V., Zwieniecki M.A., Holbrook N.M. 2014. The physicochemical hydrodynamics of vascular plants. — Annu. Rev. Fluid Mech. 46: 615–642.
<https://doi.org/10.1146/annurev-fluid-010313-141411>
- Sviderskaya I.V., Vaganov E.A., Fonti M.V., Fonti P. 2021. Isometric scaling to model water transport in conifer tree rings across time and environments. — J. Exp. Bot. 72: 2672–2685.
<https://doi.org/10.1093/jxb/eraa595>

- Tikhova G.P., Pridacha V.B., Sazonova T.A. 2017. The influence of air temperature and relative humidity on dynamics of water potential in *Betula pendula* (Betulaceae) trees. — Sib. J. For. Sci. 1: 56–64 (In Russ.). <https://doi.org/10.15372/SJFS20170106>
- Tyree M.T., Zimmermann M.H. 2002. Xylem Structure and the Ascent of Sap. 2nd Edn. Berlin, Heidelberg, New York. 365 p.
- Urli M., Porté A.J., Cochard H., Guengant Y., Burlett R., Delzon S. 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. — Tree Physiol. 33: 672–83. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt030>
- Vaganov E.A., Hughes M.K., Shashkin A.V. 2006. Growth dynamics of conifer tree rings images of past and future environments. Berlin. 367 p.
- Venturas M.D., Sperry J.S., Hacke U.G. 2017. Plant xylem hydraulics: what we understand, current research, and future challenges. — J. Integr. Plant Biol. 59 (6): 356–389. <https://doi.org/10.1111/jipb.12534>
- Xiong D., Nadal M. 2020. Linking water relations and hydraulics with photosynthesis. — Plant J. 101 (4): 800–815. <https://doi.org/10.1111/tpj.14595>
- Zheng J., Li Y., Morris H., Vandelook F., Jansen S. 2022. Variation in tracheid dimensions of conifer xylem reveals evidence of adaptation to environmental conditions. — Front. Plant Sci. 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.774241>

ЗНАЧЕНИЕ СОГЛАСОВАННОСТИ ПРИЗНАКОВ КСИЛЕМЫ СТВОЛА И ПАРАМЕТРОВ ГАЗООБМЕНА ЛИСТА ПРИ ФОРМИРОВАНИИ АДАПТАЦИИ У НЕКОТОРЫХ БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ В КАРЕЛИИ

В. Б. Придача^{a, #}, Т. В. Тарелкина^a, Я. А. Неронова^a, Н. В. Туманик^a

^aИнститут леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910, Россия

[#]e-mail: pridacha@krc.karelia.ru

Оценка устойчивости лесных сообществ и отдельных видов к внешним воздействиям требует проведения исследований возможных ответных реакций видов, сообществ и экосистем в разных регионах на прогнозируемые изменения природной среды и климата. Целью исследования было оценить изменчивость анатомических и гидравлических характеристик ксилемы и их согласованность с показателями $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена у голосеменного и покрытосеменных древесных растений в ходе естественного лесовосстановления на вырубке сосняка черничного в условиях Европейского Севера. Для этого провели анализ влияния фитоценологических условий и климатических факторов на структурно-функциональные характеристики подроста сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), березы повислой (*Betula pendula* Roth) и осины (*Populus tremula* L.) на сплошной вырубке и под пологом сосняка черничного в течение четырех вегетационных периодов в условиях среднетаежной подзоны Карелии. Выявлена преимущественно схожая направленность реакций анатомических и гидравлических характеристик ксилемы и показателей $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листа разных видов на изменение фитоценологических условий и климатических факторов. На вырубке как у сосны, так и у листопадных видов отмечены максимальные значения гидравлического диаметра трахеид и сосудов, потенциальной гидравлической проводимости ксилемы и, напротив, минимальные значения удельной плотности трахеид и сосудов. В межгодовой динамике климатических факторов у всех видов выявлена максимальная изменчивость годичных приростов по сравнению с большей консервативностью других характеристик ксилемы. Вместе с тем показаны межвидовые особенности согласованности гидравлических характеристик ксилемы, устьичной проводимости, интенсивности фотосинтеза и транспирации и их изменчивость у систематически разных видов, которые указывают на разные стратегии гидравлического поведения (isohydric/anisohydric) у березы, осины и сосны. Прогнозируемое увеличение повторяемости периодов сильной жары и засухи в высоких широтах усилит конкурентоспособность сосны и осины, формирующих более эффективную и безопасную гидравлическую структуру относительно березы, посредством роста CO_2 -газообмена и продуктивности в засушливых условиях.

Ключевые слова: древесные растения, гидравлическая проводимость ксилемы, фотосинтез, транспирация, факторы среды

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность коллегам А.Н. Пеккоеву, Д.Е. Семину и Л.И. Семенову за помощь в отборе проб и проведении анатомических исследований; Т.А. Сазоновой за поддержку в проведении

исследования. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН) и при финансовой поддержке РФФИ (грант 17-04-01087-а).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

**ГИДРОБОТАНИК БОРИС ФЕДОРОВИЧ СВИРИДЕНКО
(К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)**

© 2023 г. О. Е. Токарь^{1,*}, А. Н. Ефремов^{2,**}, Н. В. Пликина^{3,***},
Ю. С. Мамонтов^{4,****}, К. С. Евженко^{5,*****}

¹Тюменский государственный университет
ул. Ленина, 1, Ишим, 627750, Россия

²Научный центр фундаментальных и прикладных проблем биоэкологии и биотехнологии
Ульяновского государственного педагогического университета
пл. Ленина, 4/5, Ульяновск, 432071, Россия

³Омский государственный педагогический университет
наб. Тухачевского, 14, Омск, 644099, Россия

⁴Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия

⁵Полюс Красноярск
ул. Белинского, 2Б, пос. Северо-Енисейский, Красноярский край, 663282, Россия

*e-mail: tokarishim@yandex.ru

**e-mail: stratiotes@yandex.ru

***e-mail: tele-text@yandex.ru

****e-mail: yur-mamontov@yandex.ru

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

Поступила в редакцию 28.04.2023 г.

После доработки 22.06.2023 г.

Принята к публикации 05.07.2023 г.

DOI: 10.31857/S0006813623070062, EDN: OIDVFP

6 августа 2023 г. исполнилось 70 лет известному российскому гидробиотанику, доктору биологических наук, профессору Борису Федоровичу Свириденко. Основными объектами его исследований являются макроскопические водные растения и их сообщества.

Борис Федорович родился в г. Алма-Ата Казахской ССР. Уже в школьные годы проявился его интерес к изучению природы, особенно интересовался орнитологией, ходил в походы в горы и пустыни, на озера и реки Южного Казахстана, юннатом работал в Алма-Атинском зоопарке. В 1971 г. Борис Федорович поступил на биолого-почвенный факультет Томского государственного университета (ТГУ). Здесь его учителями были крупные ученые-исследователи, основоположники научных направлений, профессора А.В. Положий, Л.В. Шумилова, Б.Г. Иогансен, Н.Н. Карташова, И.П. Лаптев, В.В. Крыжановская, доценты Ю.А. Львов, Е.П. Прокопьев, Л.И. Потехина и многие др. Начиная со 2-го курса принимал участие в биологических экспедициях кафедры ботаники ТГУ (Республики Хакасия и Тыва). В 1975 г. окончил университет по специальности “Биология”, получив квалификацию “Биолог, преподава-

тель биологии и химии”. В 1975–1982 гг. работал младшим научным сотрудником в лаборатории флоры и растительных ресурсов Научно-исследовательского института биологии и биофизики ТГУ, участвовал в ресурсосведческих и флористических



Борис Федорович Свириденко на реке Таз, 2009 г.
Boris Fedorovich Sviridenko on the Taz River, 2009.

экспедициях в горных районах Тывы, Хакасии, Красноярского края, Иркутской области и Бурятии. В ТГУ Борис Федорович познакомился со своей будущей женой, единомышленником и верным помощником — Татьяной Викторовной Свириденко. Татьяна Викторовна является специалистом по харовым и нитчатым зигнемовым водорослям, соавтором ряда статей, монографий и учебных пособий.

С 1981 по 1987 г. Б.Ф. Свириденко работал научным сотрудником-гидробиотиком в Северо-Казахстанской лаборатории Казахского научно-исследовательского института рыбного хозяйства, участвуя в исследовании флоры и растительности водных объектов северных областей Казахстана. После окончания заочной аспирантуры ТГУ в 1987 г. защитил кандидатскую диссертацию “Водные макрофиты Северо-Казахстанской и Кустанайской областей (видовой состав, экология, продуктивность)” по специальности “Ботаника” под руководством профессора, доктора биологических наук А.В. Положий. С 1987 по 1993 г. Борис Федорович работал преподавателем, старшим преподавателем, затем доцентом кафедры ботаники в Петропавловском педагогическом институте, позже вошедшего в состав Северо-Казахстанского университета имени Манаша Козыбаева. В 1993–1994 гг. обучался в докторантуре ТГУ, а с 1994 по 2008 г. работал в Омском государственном педагогическом университете (ОмГПУ) старшим научным сотрудником, доцентом, профессором, заведующим кафедрой ботаники и основ сельского хозяйства и деканом химико-биологического факультета. В 2001 г. защитил докторскую диссертацию на тему “Эколого-динамическая организация растительного покрова водоемов Северного Казахстана” по специальностям “Ботаника” и “Экология” в диссертационном совете Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. Научным консультантом был доктор биологических наук, профессор А.С. Ревушкин. Ученое звание профессора присвоено в 2012 г. С 2008 по 2018 гг. Б.Ф. Свириденко работал ведущим научным сотрудником, заведующим лабораторией гидроморфных экосистем, затем главным научным сотрудником и директором научно-исследовательского института экологии Севера (НИИЭС) в Сургутском государственном университете, а также профессором кафедры ботаники и экологии растений в этом университете. С 2020 г. по настоящее время работает профессором кафедры биологии и биологического образования ОмГПУ.

С 2001 г. по 2008 г. Б.Ф. Свириденко был членом диссертационного совета К 212.177.02 по специальности 03.00.16 “Экология” в ОмГПУ. Под его руководством выполнены 4 диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности “Ботаника”: О.Е. Токарь (2005),

Ю.С. Мамонтов (2008), А.Н. Ефремов (2010), К.С. Евженко (2011).

Б.Ф. Свириденко участвовал в выполнении научно-исследовательских работ, в том числе: “Влияние нефтяного загрязнения почв на биохимические показатели содержания биологически активных веществ и микроэлементов растений нефтедобывающих районов ХМАО” (2012), “Биоиндикация качественного состояния водных объектов Западно-Сибирской равнины на основе экологических параметров гидромacroфитов” (2013), “Экологическая толерантность гидромacroфитов Ханты-Мансийского автономного округа — Югры и сопредельных территорий” (2015–2017 гг.).

В период с 1982 по 1996 г. Борисом Федоровичем была обследована территория северных районов Казахстана (Северо-Казахстанская, Кустанайская, Кокчетавская, Павлодарская, Целиноградская области), где впервые выполнена инвентаризация флоры гидромacroфитов, изучена ее таксономическая, хорологическая и экологическая структура. Основные результаты этих исследований были представлены в монографии (Свириденко, 2000). В 1995 г. описан вид *Cladophora koktschetavensis* Sviridenko из североказахстанской дизъюнкции (Boedeker, Sviridenko, 2012), позже после специальных молекулярно-генетических исследований отнесенный к одной из форм *Aegagropila linnaei* Kützinger. В ходе исследований была заложена база количественной экологии водных макроскопических растений, в частности, получены обширные данные об экологической толерантности видов к общей минерализации, общей жесткости и активной реакции воды на территории Западно-Сибирской равнины и содержанию растворимых форм некоторых тяжелых металлов и нефтяных углеводородов. Проведено изучение растительности водоемов, созданы классификации водной и болотной растительности северных районов Казахстана. Обоснованы принципы выделения территориальных гиперценологических единиц растительности в разнотипных водоемах, определена продуктивность, выполнен анализ накопительной способности гидрофитов сточных вод и выявлены устойчивые к загрязнениям виды. Особого внимания заслуживает предложенная классификация жизненных форм цветковых гидрофитов, в которой крупные таксоны установлены по общим биологическим и морфологическим признакам, таксоны низших рангов — на основе частных морфологических и экологических признаков. Б.Ф. Свириденко (1991, 2000) предложена методика изучения экобиоморф водных цветковых растений.

Последующие исследования были сосредоточены на территории Западно-Сибирской равнины. В 2009 г. основные районы исследований располагались в бассейнах рек Пур и Таз в Ямало-

Ненецком автономном округе (Свириденко и др., 2010). Были исследованы водные объекты крупнейших природных парков Ханты-Мансийского автономного округа — Югры (ХМАО) — “Сибирские Увалы” (2006–2007), “Кондинские озера” (2015) и “Нумто” (2016). Всего в водных объектах этих природных парков отмечено 90 видов гидромакрофитов (Свириденко, Свириденко, 2009, 2016; Свириденко, 2017, Свириденко и др., 2017). В 2012 г. Б.Ф. Свириденко выполнил гидробиологические исследования на водохранилище-охладителе Экибастузской ГРЭС-2 в Казахстане (Свириденко и др., 2013). Экспедиционная деятельность существенно расширилась в 2015–2017 гг. при выполнении научной темы по гранту, поддержанному Российским фондом фундаментальных исследований и Правительством ХМАО. Было изучено 248 водных объектов, в которых отмечено 196 видов гидромакрофитов (Свириденко и др., 2015; Sviridenko et al., 2015 и др.).

По результатам многолетнего изучения отдела Charophyta опубликованы серия статей и два издания монографии по харовым водорослям Западно-Сибирской равнины (Свириденко, Свириденко, 2016, 2017). В монографии приводятся сведения о 25 видах, существенное место отведено вопросам экологии харофитов, предложена система экобиоморф. На основании изучения отдельных систематических групп в “Красную книгу Омской области” (2015) впервые были включены некоторые макроскопические водоросли.

В монографии “Нитчатые зигнемовые водоросли (Zygnematales) Западно-Сибирской равнины” (2019) обобщены результаты изучения видового состава, экологии нитчатых зигнемовых водорослей из 600 водных объектов, изучено ценотическое значение, описаны особенности зонального распределения видов. В монографии приводятся сведения о 40 видах зигнемовых водорослей из 5 родов и 3 семейств, многие виды приведены впервые для Западно-Сибирской равнины.

Фактический материал, накопленный в ходе экспедиционных работ, позволил сформировать систему взглядов на фитоиндикационные свойства гидромакрофитов и предложить простые алгоритмы оценки экологического состояния водных объектов на основе сведений о толерантности к ведущим факторам среды обитания. Эти материалы были опубликованы в двух изданиях монографии “Использование гидромакрофитов в комплексной оценке экологического состояния водных объектов Западно-Сибирской равнины” (2012). Одним из приложений данной работы стало исследование возможности использования спутниковых данных для дистанционной оценки масштабов трансгрессии водоемов и роста увлажненности территории (Финиченко и др., 2009).

Б.Ф. Свириденко является одним из организаторов подготовки и автором “Красной книги Омской области” (2005, 2015) и на протяжении многих лет участвует в реализации государственной программы мониторинга охраняемых объектов Омской области. Б.Ф. Свириденко принимал участие в подготовке “Зеленой книги Сибири...” (1996) и “Красной книги ХМАО” (2013).

Б.Ф. Свириденко является автором и соавтором более 350 научных и учебно-методических работ, среди которых 5 монографий, 3 выпуска региональных Красных книг, 2 учебных пособия и 1 учебно-методическое пособие. С 1984 по 2012 г. он являлся членом Томского отделения Русского ботанического общества, с 2005 г. состоит в Омском отделении Русского географического общества. Б.Ф. Свириденко участвовал в экспедиционных исследованиях в Красноярском и Краснодарском краях, Республиках Бурятия, Саха (Якутия), Тыва, Хакасия, в Иркутской, Новосибирской, Омской, Тюменской, Курганской областях, в Ханты-Мансийском и Ямало-Ненецком автономных округах, в Казахстане и Монголии.

Б.Ф. Свириденко награжден почетными грамотами Министерства промышленной политики, транспорта и связи Омской области (2005), Правительства Омской области (2006), Русского Географического общества (2007), Министерства природных ресурсов и экологии Омской области (2016).

Научная деятельность Бориса Федоровича неразрывно связана с преподавательской деятельностью. Высокий уровень профессионализма, восприимчивость к новому, способность генерировать идеи, исследовательский талант характеризуют его как прекрасного педагога и исследователя. Борис Федорович разработал учебные курсы для студентов и магистрантов: низшие растения, высшие растения, фитогеография, методика полевых ботанических исследований, фитоценология, ботаническая география Сибири, введение в гидробиологию и др.; руководил учебными практиками, курсовыми и выпускными квалификационными работами; являлся членом жюри предметных олимпиад по ботанике. В целях привлечения школьников и студентов к изучению редких и охраняемых видов растений подготовлено учебное пособие (Бекишева и др., 2008). В учебных пособиях по макроскопическим водорослям и мхам (Свириденко, Свириденко, 2009, 2010; Свириденко, Мамонтов, 2010) представлены ключи для определения видов и приведена оценка их экологической толерантности к ведущим факторам водной среды.

Свою научную деятельность Борис Федорович часто совмещает с любимыми увлечениями — рыбалкой, охотой, сбором грибов и ягод.

Мы поздравляем Бориса Федоровича с юбилеем, желаем ему здоровья, радости, отличного настроения, удачи, море позитива, благополучия семье и дальнейших творческих успехов!

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ Б.Ф. СВИРИДЕНКО

МОНОГРАФИЧЕСКИЕ ИЗДАНИЯ

Зеленая книга Сибири: редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества: монография. 1996. Новосибирск. 397 с.

Свириденко Б.Ф. 2000. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. 196 с. / 266–267, 268–269. 4 с.

Красная книга Омской области. 2005. Омск. 460 с. / 265, 285–295, 298, 306–307, 313, 317, 319, 334, 336–337, 340–341, 344–347, 353–355, 358–361, 363, 390, 403. 38 с. (совместно с Ю.А. Переладовой, И.С. Попковой, Т.В. Свириденко).

Свириденко Б.Ф., Мамонтов Ю.С., Свириденко Т.В. 2011. Использование гидромакрофитов в комплексной оценке экологического состояния водных объектов Западно-Сибирской равнины. Омск. 231 с.

Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа – Югры. Животные, растения, грибы. 2 изд. 2013. Екатеринбург. 460 с. / 128, 135–136, 181, 385, 388–389. 7 с. (совместно с А.Л. Васиной, Н.Л. Панковой, В.Н. Тюриным).

Красная книга Омской области. Омск. 2015. 636 с. / 391–394, 396–402, 404, 407, 416, 421, 423, 424, 428–429, 444–446, 448, 450–451, 453, 459–462, 467–468, 470, 498–499, 5053, 507–508, 534, 559–561, 565–566, 569. 45 с. (совместно с К.С. Евженко, А.Н. Ефремовым, Ю.А. Переладовой, Н.В. Пликиной, Т.В. Свириденко).

Свириденко Т.В., Свириденко Б.Ф. 2016. Харовые водоросли (Charophyta) Западно-Сибирской равнины. Омск. 247 с.

Свириденко Т.В., Свириденко Б.Ф. 2017. Харовые водоросли (Charophyta) Западно-Сибирской равнины. 2 изд. Сургут. 216 с.

Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Мурашко Ю.А. 2019. Нитчатые зигнемовые водоросли (Zygnematales) Западно-Сибирской равнины. Омск. 286 с.

УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ

Бекишева И.В., Свириденко Б.Ф., Ефремов А.Н. Сохраним редкие растения Омской области. 2008. Омск. 80 с.

Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В. 2009. Макроскопические водоросли Западно-Сибирской равнины. Сургут. 2010. 92 с.

Свириденко Б.Ф., Мамонтов Ю.С. 2010. Гидрофильные мхи Западно-Сибирской равнины. Омск. 134 с. (изд. 1-е); 2012. 134 с. (изд. 2-е).

СТАТЬИ

Свириденко Т.В., Свириденко Б.Ф. 1990. Харовые водоросли (Charophyta) Северного Казахстана. – Ботанический журнал. 75 (4): 564–570.

Свириденко Б.Ф. 1991. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана. – Ботанический журнал. 76 (5): 687–698.

Свириденко Б.Ф. 1993. Харовые водоросли – индикатор урановых вод. – Ботанический журнал. 78 (7): 29–37.

Ефремов А.Н., Свириденко Б.Ф. 2009. Флора и растительность водных объектов Имеретинской низменности (Северо-Западный Кавказ). – Сборник научных трудов биологического факультета. Сургут: 12–24.

Бекишева И.В., Свириденко Б.Ф., Зарипов Р.Г., Свириденко Т.В., Самойлова Г.В., Ефремов А.Н. Флористические находки в Омской области и в Ханты-Мансийском автономном округе. – Бюл. МОИП. Отдел биологический. 2009. 14 (3): 63–65.

Финиченко Е.Н., Дмитриев В.В., Свириденко Б.Ф. 2009. Метод спутниковой фитоиндикации для исследования трансгрессии водоемов Западной Сибири. – Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 6 (2): 466–473.

Ефремов А.Н., Голованова Е.В., Свириденко Б.Ф., Литау В.В., Лифляндский А.Э., Соловьев Н.Н. 2011. Комплексная оценка современного экологического состояния биогеоценозов Имеретинской низменности (на примере объектов инженерной инфраструктуры). – Инженерные изыскания. 1: 44–51.

Свириденко Б.Ф., Ефремов А.Н., Самойленко З.А. 2010. Состояние популяций пиона уклоняющегося *Raemonia anomala* (Raeoniaceae) на северной границе распространения в Западной Сибири. – Вестник ТГУ. 3 (11): 38–48.

Ефремов А.Н., Свириденко Б.Ф. 2011. Ценокомплекс *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) южной части Западно-Сибирской равнины. – Вестник СПбГУ. Серия Биология. 2: 28–38.

Ефремов А.Н., Свириденко Б.Ф. 2012. Ресурсы *Stratiotes aloides* (Hydrocharitaceae) в долинах рек бассейна Среднего Иртыша. – Растительные ресурсы. 8 (2): 202–207.

Свириденко Б.Ф., Евженко К.С., Ефремов А.Н., Токарь О.Е., Свириденко Т.В., Окуловская А.Г. 2012. Широотно-зональное распределение зигнемовых водорослей (Zygnematales) на Западно-Сибирской равнине. – Вестник СПбГУ. Серия Биология. 4: 38–50.

Boedeker C., Sviridenko B.F. *Cladophora koktschetaensis* from Kazakhstan is a synonym of *Aegagropila linnaei* (Cladophorales, Chlorophyta) and fills the gap in the disjunct distribution of a widespread genotype. – Aquatic Botany. 2012. 101: 64–68.

Свириденко Б.Ф., Евженко К.С., Ефремов А.Н., Токарь О.Е., Свириденко Т.В., Окуловская А.Г. 2013. Фитоценоотическое значение зигнемовых водорослей (Zygnematales) на Западно-Сибирской равнине. –

Вестник Томского государственного педагогического университета. 8 (136): 35–42.

Ефремов А.Н., Пликина Н.В., Самойлова Г.В., Свириденко Б.Ф., Евженко К.С., Переладова Ю.А. 2013. Флористические находки в Омской области и Ямало-Ненецком автономном округе. — Бюл. МОИП. Отдел биологический. 118 (3): 81–84.

Свириденко Б.Ф., Ефремов А.Н., Свириденко Т.В. 2013. Новые для альгофлоры Республики Саха (Якутия) виды макроскопических водорослей (*Zygnematales*, *Vaucheriales*). — Вестник Северо-восточного федерального университета. 10 (3): 17–22.

Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Евженко К.С., Ефремов А.Н., Токарь О.Е., Окуловская А.Г. 2013. Род *Vaucheria* (Xanthophyta) на Западно-Сибирской равнине. — Ботанический журнал. 98(12): 1488–1498.

Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Ефремов А.Н., Токарь О.Е., Евженко К.С. 2013. Элодея канадская *Eloдея canadensis* (Hydrocharitaceae) на Западно-Сибирской равнине. — Вестник ТГУ. Биология. 3 (23): 46–55.

Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Евженко К.С., Ефремов А.Н. 2014. Видовой состав и распространение зигнемовых водорослей (*Zygnematales*) на Западно-Сибирской равнине. — Ботанический журнал. 99 (11): 1224–1237.

Свириденко Т.В., Свириденко Б.Ф., Токарь О.Е., Ефремов А.Н. 2014. Распространение, экология и ценотическое значение *Chara vulgaris* L. emend. Wallr. (Charophyta) на Западно-Сибирской равнине. — Вестник ТюмГУ. Медико-биологические науки. 6: 27–37.

Ефремов А.Н., Пликина Н.В., Евженко К.С., Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В. 2014. Флористические находки в Омской области. — Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 119 (6): 71–74.

Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Евженко К.С., Ефремов А.Н. 2015. Находка *Vaucheria aversa* Hass. (*Vaucheriales*, *Xanthophyta*) на Западно-Сибирской равнине. — Вестник СПбГУ. Биология. 1: 66–69.

Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Мурашко Ю.А., Булатова Е.В. 2015. Находка зеленой водоросли *Percursaria percursa* (Ag.) Borg (Ulvaceae, Chlorophyta) на юге Западно-Сибирской равнины. — Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 11: 22–31.

Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В. 2015. Экобиоморфы видов урути (*Myriophyllum*) и роголистника (*Ceratophyllum*) на Западно-Сибирской равнине. — Материалы Всеросс. конф. “Современные проблемы ботаники, микробиологии и природопользования в Западной Сибири”. Сургут: 27–29.

Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Евженко К.С. 2015. Находки зигнемовой водоросли *Spirogyra subcolligata* (Spirogyraceae, Zygnematales) в России. — Биология внутренних вод. 3: 14–17.

Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Мурашко Ю.А. 2016. Находка *Chaetophora incrassata* (Hudson) Hazen (Chlorophyta) на Западно-Сибирской равнине. — Вестник СурГУ. Биологические науки. 3: 20–28.

Ефремов А.Н., Свириденко Б.Ф. 2016. О распространении редких гидрофитов в Омской области. — Ботанический журнал. 101 (8): 923–927.

Свириденко Т.В., Свириденко Б.Ф., Мурашко Ю.А., Котельная Я.И. 2016. Первая находка *Nitella syncarpa* (Thuiller) Chevallier (Nitellaceae, Charophyta) на Западно-Сибирской равнине. — Вестник ТюмГУ. Экология и природопользование. 2 (1): 61–69.

Свириденко Т.В., Свириденко Б.Ф., Ефремов А.Н., Мурашко Ю.А. 2016. Первые находки *Spirogyra daedalea*, *S. dictyospora*, *S. rugulosa* (Zygnematales) на Западно-Сибирской равнине. — Вестник СПбГУ. Серия 3. Биология. 2: 100–106.

Свириденко Б.Ф., Мурашко Ю.А., Свириденко Т.В., Ефремов А.Н. 2016. Толерантность гидромакрофитов к активной реакции, минерализации и жесткости воды в природных и техногенных водных объектах Западно-Сибирской равнины. — Вестник Нижневартского государственного университета. 2: 8–17.

Ефремов А.Н., Пликина Н.В., Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Самойлова Г.В., Холодов О.Н. 2016. Флористические находки в Омской области. — Бюл. МОИП. Отдел биологический. 121 (3): 74–77.

Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Мурашко Ю.А., Кравченко И.В. 2017. Содержание нефтепродуктов в экотопах гидромакрофитов Западно-Сибирской равнины (Тюменская и Омская области). — Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. 1: 25–30.

Свириденко Б.Ф., Мурашко Ю.А., Свириденко Т.В., Ефремов А.Н., Токарь О.Е. 2017. Содержание тяжелых металлов в экотопах гидромакрофитов Западно-Сибирской равнины. — Вестник Сургутского государственного университета. 4 (18): 81–96.

Ефремов А.Н., Пликина Н.В., Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В. 2017. Флористические находки в Омской и Новосибирской областях. — Бюл. МОИП. Отдел биологический. 122 (3): 75–77.

Свириденко Б.Ф., Мурашко Ю.А., Свириденко Т.В., Ефремов А.Н., Токарь О.Е. 2018. Содержание железа в воде экотопов гидромакрофитов Западно-Сибирской равнины (Тюменская и Омская области). — Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. 1: 56–61.

Свириденко Б.Ф. 2018. Экобиоморфа пузырчатки обыкновенной *Utricularia vulgaris* L. (Lentibulariaceae) на Западно-Сибирской равнине. Вестник Нижневартского государственного университета. 3: 10–18.

Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Мурашко Ю.А. 2018. Распространение, экология и ценотические связи полушника щетилистного *Isoetes setacea* в Ханты-Мансийском автономном округе — Югре. — Вестник Нижневартского государственного университета. 3: 18–26.

Ефремов А.Н., Пликина Н.В., Бочков Д.А., Гизатулин Р.Р., Михальцов А.И., Свириденко Б.Ф., Теплоухов В.Ю., Холодов О.Н., Свириденко Т.В. 2021. Дополнение к флористическим находкам редких видов в Омской области (2015–2020 гг.). — Бюл. МОИП. Отдел биологический. 126 (6): 48–51.

Свириденко Б.Ф. 2022. Экобиоморфа ряски трехдольной *Lemna minor* L. на Западно-Сибирской равнине. — Евразийское Научное Объединение. 1 (83): 48–51.

Свириденко Б.Ф. 2022. Золотистая шурка *Merops apiaster* в Омской области (по наблюдениям 2021–2022 годов). — Русский орнитологический журнал. 31 (2259): 5518–5524.

Ефремов А.Н., Свириденко Б.Ф., Чжи Чжун Ли, Местерхази А., Нгансоп Чатчуанг Э., Тома Ц., Гришина В.С., Мурашко Ю.А. 2023. Род *Hydrocharis* L. (Hydrocharitaceae): экология сообществ, толерантность к абиотическим факторам. — Биология внутренних вод. 3: 1–12.

Свириденко Б.Ф. 2023. Граница области гнездования золотистой шурки *Merops apiaster* в Омской области. — Русский орнитологический журнал. 32 (2282): 1006–1008.

Efremov A.N., Filonenko A.V., Sviridenko B.F. Anatomy and morphology of reproductive organs of *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae). — Inland Water Biology. 2015. 8 (4): 334–344.

Efremov A.N., Sviridenko B.F. 2008. The ecobiomorph of water soldier *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) in the Western Siberian Part of its range. — Inland Water Biology. 1 (3): 225–230.

Efremov A.N., Sviridenko B.F. Seasonal and spatial dynamics of the *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) plants. — Botanica Serbica. 2012. 36 (1): 59–62.

Efremov A.N., Sviridenko B.F., Murashko Y.A., Bolo-tova Y.V., Toma C. 2019. Coenocomplex and Ecological Features of *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle (Hydrocharita-

ceae) in Northern Eurasia. — Inland Water Biology. 12 (1): 57–67.

Efremov A.N., Sviridenko B.F., Toma C., Mesterházy A., Murashko Y.A. 2019. Ecology of *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) in Eurasia. — Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants. 2019. 253: 116–126.

Langangen A., Sviridenko B.F. 1995. *Chara baueri* A. Br., a charophyte with a disjunct distribution. — Cryptogamie, Algologie. 16 (2): 125–132.

Sviridenko B.F., Sviridenko T.V. 2003. Distribution and ecology of Charophyta in the Northern Kazakhstan. — Acta Micropalaeontologica Sinica. 20 (2): 139–146.

Sviridenko B.F., Sviridenko T.V., Yevzhenko K.S. Discovery of *Spirogyra subcolligata* Bi (Spirogyraceae, Zygnematales) in Russia. — Inland Water Biology. 2015. 8(3): 218–221.

ПУБЛИКАЦИИ О Б.Ф. СВИРИДЕНКО

Свириденко Борис Федорович — В кн.: Первый университет Югры. Екатеринбург: изд-во Конус. 2009: 174.

Свириденко Борис Федорович — В кн.: Энциклопедия Омской области; [в 2 т. / Правительство Омской обл.; редкол.: В.Н. Русаков (гл. ред.) и др.]. Т. 2: М — Я. Омск: Омское книжное изд-во, 2010: 310–311.

Свириденко Борис Федорович — В кн.: Энциклопедия города Омска; [в 3 т. / под ред. И.А. Кольца, Г.А. Павлова, А.П. Толочко]. Кн. 2. Омск: ООО “Издатель-Полиграфист”, 2011: 367.

Свириденко Борис Федорович — В кн.: Сургутский государственный университет. 20 лет развития: прошлое, настоящее, будущее. Екатеринбург: Изд-во Со-крат. 2013: 215.

Свириденко Борис Федорович — В кн.: Знаменательные и памятные даты Омского Прииртышья, 2023 / сост. Ю.Ю. Михайлова, О.В. Шевченко, И.И. Ямчукова. Омск. 2022: 189–190.

HYDROBOTANIST BORIS FEDOROVICH SVIRIDENKO (ON THE 70TH ANNIVERSARY)

O. E. Tokar^{a,#}, A. N. Efremov^{b,##}, N. V. Plikina^{c,###}, Yu. S. Mamontov^{d,####}, and K. S. Evzhenko^{e,#####}

^aTyumen State University
Lenina Str., 1, Ishim, 627750, Russia

^bResearch Center for Fundamental and Applied Problems of Bioecology and Biotechnology,
Ulyanovsk State Pedagogical University
Lenina Sq., 4/5, Ulyanovsk, 432071, Russia

^cOmsk State Pedagogical University
Tukhachevsky Emb., 14, Omsk, 644099, Russia

^dTsitsin Main Botanical Garden of RAS
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia

^ePolyus Krasnoyarsk
Belinsky Str., 2B, Severo-Yeniseisky, Krasnoyarsk Territory, 663282, Russia

[#]e-mail: tokarishim@yandex.ru

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

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

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

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