

На правах рукописи



Вишняков Василий Сергеевич

**ВОШЕРИЕВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (ХАНТНОРНУСЕАЕ) РОССИИ:
ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ, МОРФОЛОГИЯ,
РАСПРОСТРАНЕНИЕ**

03.02.01 – «Ботаника»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2020

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук

Научный руководитель

доктор биологических наук
Бондаренко Нина Александровна

Официальные оппоненты:

Гайсина Лира Альбертовна

доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Башкирский государственный педагогический университет им. М.Акумуллы», заведующая кафедрой

Патова Елена Николаевна

кандидат биологических наук, доцент, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук», ведущий научный сотрудник

Ведущая организация

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова»

Защита состоится 03 июня 2020 г. в 14:00 на заседании диссертационного совета Д 002.211.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2, зал Учёного совета.

Тел. (812) 372-54-06, факс (812) 372-54-43;

dissovet.d00221101@binran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук.

Автореферат разослан «___» _____ 2020 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук

Сизоненко Ольга Юрьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Вошериевые водоросли – это организмы класса жёлто-зелёных водорослей, имеющие нитчато-сифональные талломы. В современном понимании (Maistro et al., 2016) они образуют два рода: *Vaucheria* de Candolle (~60 видов) и монотипический род *Asterosiphon* Dangeard. Спектр вопросов и проблем, связанных с изучением вошериевых водорослей, весьма широк и имеет определённые практические перспективы. Между тем, эта группа водорослей слабо изучена таксономически и биогеографически. Наибольшие трудности вызывает род *Vaucheria*. Традиционно таксономия рода основывалась на анализе признаков репродуктивной сферы: только наблюдение гаметангиев позволяет описывать виды, в вегетативном состоянии неразличимые. Оформившиеся в XIX веке принципы таксономии заключаются в убеждении в определяющей роли морфологии антеридия для секционного деления рода и морфологии гаметангиев в целом – для выделения таксонов рангом ниже секции. Несмотря на ряд фундаментальных исследований (Kützing, 1856; Вальц, 1865; Heering, 1907, 1921; Blum, 1953, 1971, 1972; Christensen, 1952, 1956, 1968–1970, 1973, 1986a,b; Entwisle, 1987, 1988a,b), многие вопросы систематизации таксономического разнообразия рода до сих пор не нашли однозначного разрешения даже в рамках «классического» метода типов. Номенклатура группы обременена синонимичными, сомнительными и просто забытыми названиями, возможность реабилитации которых постоянно приходится иметь в виду в силу принципа единственности корректного названия для каждого таксона (Turland et al., 2018). Молекулярные методы реконструкций филогенезов пока находят очень ограниченное применение для решения вопросов таксономических отношений (Andersen, Bailey, 2002; Bonilla-Rodriguez et al., 2013; Muralidhar et al., 2014). Понимание географического распространения вошериевых водорослей затрудняется дефицитом надёжных флористических данных и номенклатурной путаницей, когда под одним названием разные исследователи могут принимать в действительности разные виды.

По понятным причинам территория России важна для познания таксономического разнообразия и распространения вошериевых водорослей. Однако отставание исследований по этой группе, ощущаемое в мировом масштабе, особенно заметно в нашей стране, где исследования целенаправленного и систематического характера никогда не имели долгой традиции. Единственная обработка рода *Vaucheria* во «Флоре споровых растений СССР» (Зауер, 1977) была обобщением сведений главным образом из литературы, без ревизии коллекций и вовлечения сколько-нибудь значительного по объёму нового материала.

В наши дни вошериевые водоросли как важные компоненты растительных сообществ водоёмов и водотоков привлекли внимание ряда специалистов (Бобров и др., 2005; Бобров, Чемерис, 2007; Чемерис, Бобров, 2008, 2009; Киприянова, 2013; Свириденко и др., 2013, 2015a,b; Volodina, Gerb, 2017), однако морфологических, таксономических или биогеографических исследований по ним не проводилось. По литературным данным в России можно было насчитать 19 видов рода *Vaucheria*, из них в континентальных водоёмах и на почвах – 14. Такое число представляется много меньшим в сравнении с регионами, флоры вошериевых водорослей которых изучались целенаправленно.

Таким образом, к началу данного исследования без ответов оставались вопросы, сколько вошериевых водорослей может встречаться в России, обитают ли в её пределах какие-нибудь уникальные виды, есть ли региональные различия в таксономическом составе, и если да, то чем они могут быть обусловлены? Всё это определило программу исследования.

Цель – изучить состав, морфологию, общие и особенные черты распространения вошериевых водорослей России.

Задачи:

1. Оценить состояние таксономических исследований группы, провести новые сборы и обработать доступные коллекции.
2. Критически ревизовать таксономический состав, описать и задокументировать морфологию встреченных таксонов.
3. На основе сравнительно-морфологического подхода и принципов номенклатуры решить вопросы правильного применения названий.
4. Провести географический анализ флоры и проследить биотопическую приуроченность видов, выявить региональную специфику распространения видов.
5. Оценить необходимость охраны редких видов.

Методология и методы. Исследовано таксономическое разнообразие вошериевых водорослей, дифференцированное по водным, гидроморфным и наземным биотопам. Тщательное наблюдение биотопов, различающихся по степени и периодичности обводнения, позволило получить хорошие сборы и во многих случаях обнаружить водоросли в фертильном состоянии, что исключало необходимость их культивирования. Морфологическому анализу подверглось около 1230 фертильных популяций. Морфология изучалась с помощью светового микроскопа стандартным морфометрическим методом, задокументирована микрофотографиями и рисунками. Таксономический анализ включал сравнительную оценку изменчивости качественных и количественных таксономических признаков, сравнение с эталонными образцами. Ограничение таксономического исследования анализом морфологии связано с убеждением, что в случае такой слабо изученной группы, как вошерии, выявление морфологически устойчивых форм и как можно более тщательное описание изменчивости таксонов, типы названий которых не выбраны или были утрачены, должны предшествовать анализу таксономических отношений молекулярно-генетическим методом. Вопросы применения названий рассмотрены в контексте правил Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений. Общие и особенные черты распространения водорослей выявлены анализом ареалогических групп и биотопической приуроченности с элементами сравнительно-флористического анализа.

Научная новизна. Водные, гидроморфные и наземные группы биотопов впервые целенаправленно наблюдались в рамках концептуально и методологически единого исследования. Проведена таксономическая ревизия флоры вошериевых водорослей России, выявлено 30 видов и разновидностей. Новыми для страны установлены вид монотипического рода *Asterosiphon* и 15 видов и разновидностей рода *Vaucheria*: *V. alaskana*, *V. birostris*, *V. compacta* var. *dulcis*, *V. coronata*, *V. cruciata*, *V. hercyniana*, *V. lii*, *V. medusa*, *V. megalaversa* sp. nov., *V. orthocarpa*, *V. prolifera* var. *prolifera*, *V. prolifera* var. *reticulospora*, *V. prona*, *V. pseudogeminata*, *V. undulata*. Составлены оригинальные морфологические описания, покрывающие весь изученный материал. На основе анализа новых и литературных данных заново рассмотрены вопросы объёма, номенклатуры, распространения и экологии некоторых таксонов. Два вида предложены к описанию как новые для науки: *V. pseudaversa* sp. nov. и

V. megalaversa sp. nov. Действительно обнаружена номенклатурная комбинация *A. dichotomus* (Kützing) Vishnyakov, ещё одна предложена: *V. nuoljae* (Skuja) comb. et stat. nov. Впервые проанализированы ареалогические группы, биотопическая приуроченность и региональные различия таксономического состава. Впервые показана возможность антропогенной натурализации *V. compacta* var. *dulcis* в изначально замкнутом континентальном бассейне. Приведены новые факты, объясняющие натурализацию этого эстуарного вида работой гидроэлектростанций (ГЭС), которая вызывает значительные по размаху суточные колебания уровней в нижних бьефах, чем симулирует приливно-отливную ритмику в биотопах исторического региона распространения.

Теоретическое значение. Результаты исследования привели к пересмотру бытовавших представлений о таксономическом разнообразии и распространении вошериевых водорослей России. Документированное описание морфологии, исследование эталонных образцов, критический анализ опубликованных данных, обоснование необходимости применения забытых и новых названий прояснили масштаб изменчивости диагностически значимых признаков и стали вкладом в решение таксономических проблем, некоторые из которых возникли ещё в XIX веке. Охват ранее не исследованных регионов позволил уточнить географическое распространение, что оказалось особенно существенно для редких в мировом масштабе таксонов. Пример *V. compacta* var. *dulcis* показал, что натурализация гидробионта может определяться сходством динамических характеристик донорного и реципиентного водоёмов, что расширило общие представления о факторах, способствующих натурализации волжских вселенцев.

Практическое значение. Результаты исследования могут быть использованы в учебном процессе и учитываться специалистами, работающими в области изучения региональных альгофлор, синтаксономии сообществ водных и наземных макроводорослей, биологических инвазий, эффектов зарегулирования рек. Микрофотографии и новый дихотомический ключ позволяют проводить определения видов, восполняя отсутствие современного руководства по вошериевым водорослям России.

Выносимые на защиту положения.

1. Вошериевые водоросли в альгофлоре России представлены не менее чем 30 видами и разновидностями с преобладанием широкоареальных таксонов.
2. Таксономическое разнообразие вошериевых водорослей дифференцировано по биотопам водной и воздушно-наземной сред. В континентальных регионах, различающихся влажностью климатов, водные биотопы имеют более однородный видовой состав, чем гидроморфные и наземные.
3. Современное приращение ареала Волгой у эстуарного вида *Vaucheria compacta* произошло под влиянием зарегулирования стока реки плотинами ГЭС.

Степень достоверности и апробация результатов исследования. Выводы и защищаемые положения основаны на анализе большого альгологического материала, таксономической литературы и наблюдений. Изученные материалы собраны в коллекцию, по числу об-

разцов (843) и представленных таксонов не имеющую аналогов в России, и по запросу доступны для повторного исследования. Результаты морфологических наблюдений задокументированы микрофотографиями и сериями измерений.

По теме диссертационного исследования опубликовано 12 работ, из их 7 статей в рецензируемых журналах (6 – перечня ВАК РФ) и 5 тезисов докладов на конференциях. Результаты представлены на III Международной и IV Всероссийской с международным участием научных конференциях «Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге» (Борок, 24–29 августа 2014 г. устный доклад и пленарный доклад в соавторстве с Р.Е. Романовым и Е.В. Чемерис; Санкт-Петербург, 24–28 сентября 2018 г., устный доклад), V Международном симпозиуме «Инвазии чужеродных видов в Голарктике» (Борок–Углич, 25–30 сентября 2017 г., устный доклад), II (X) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге (22–28 апреля 2018 г., устный доклад), в рамках полевого семинара с элементами научной школы «Гидробиологические исследования болот» (Борок, 7–10 сентября 2017 г., устный доклад «Макроскопические водоросли болотных водоёмов» в соавторстве с Д.А. Филипповым, без публикации тезисов), Всероссийской конференции «Волга и её жизнь» (Борок, 22–26 октября 2018 г., устный доклад «Макроскопические водоросли-вселенцы Верхней Волги» без публикации тезисов), в рамках отчётной сессии ИБВВ РАН 22 марта 2019 г., на Объединённом пленуме Научного совета по гидробиологии и ихтиологии РАН, Гидробиологического общества при РАН и Межведомственной ихтиологической комиссии «Основные итоги и перспективы исследований биоразнообразия и биоресурсов водоёмов России» (Москва, 16 ноября 2019 г. стендовый доклад «Неравномерная работа ГЭС как причина натурализации атлантической водоросли *Vaucheria compacta* в Волге»), а также на заседании альгологической секции Русского ботанического общества в Санкт-Петербурге 11 декабря 2019 г. (доклад по теме диссертации).

Личный вклад соискателя. Концепция исследования (тема, цель, задачи, выбор методов) и его проведение принадлежат автору работы. Автором собрано абсолютное большинство изученных образцов и проведены все определения образцов, переданных другими специалистами. Вклад в получение результатов, оформленных публикациями с соавторами, состоял в определении собранных ими образцов, концептуализации данных, подготовке проектных вариантов рукописей и иллюстраций.

Благодарности. Искренняя благодарность д.б.н. Л.Г. Корневой, заведующей лабораторией альгологии ИБВВ РАН, которой автор обязан возможностью подготовить эту диссертацию. Пример к.б.н. Р.Е. Романова, с которым в течение многих лет автор плодотворно исследовал разные группы водорослей, во многом подтолкнул к обобщению в виде диссертации имевшиеся материалы. Концепция работы была предметом обсуждения с ним ещё на этапе «идей», а его помощь в поиске недоступных литературных источников вообще трудно переоценима. Ещё в студенческие годы интерес автора к этой группе водорослей поддерживался возможностью собирать материал в экспедициях и изучать собственные сборы из Прибайкалья в Лимнологическом институте СО РАН при благожелательном расположении д.б.н. О.А. Тимошкина, научного руководителя д.б.н. Н.А. Бондаренко, а также сотрудников кафедры ботаники Иркутского университета, к.б.н. Т.М. Янчук, к.б.н. А.В. Лишты и Н.В. Якубенко. Автор также признателен всем, кто в разное время оказывал содействие в сборе материала или предоставил образцы для исследования, и особенно соавторам статей. Отдельное спасибо сотрудникам ИБВВ РАН: Р.А. Фёдорову за консультации и помощь с

приобретением микроскопов, к.б.н. Е.А. Белякову и К.И. Прокиной, с помощью которых удалось собрать материал по регионам европейской части страны, к.б.н. Д.А. Филиппову, собиравшему образцы в Вологодской области и на Кавказе, д.г.н. В.В. Законнову, общение с которым позволило лучше осмыслить натурализацию *V. compacta* var. *dulcis* в каскаде водохранилищ Волги и его приспособленность к особым гидродинамическим условиям. За возможность работы с коллекциями автор благодарит к.б.н. Т.А. Михайлову (LE), к.б.н. Е.Н. Патову, А.С. Стенину (SYKO), к.б.н. Е.В. Чемерис (IBIW).

Связь с научными темами. Исследования по этой группе водорослей были начаты по инициативе автора. В начале 2016 г. они получили поддержку Российского фонда фундаментальных исследований, предоставившего грант проекту № 16-34-01139 мол_а «Морфология, систематика и биогеография ряда групп пресноводных охрофитовых водорослей некоторых регионов России». С конца 2016 г. они были продолжены в рамках выполнения госзадания ИБВВ РАН № АААА-А18-118012690096-1 «Разнообразие, структура и продуктивность альгоценозов пресноводных экосистем» (рук. д.б.н. Л.Г. Корнева)

Объём и структура работы. Работа изложена на 384 страницах, структурирована по 8 главам. Список литературы включает 560 наименований (400 на иностранных языках), в том числе реферированные в номенклатурных цитатах. Текст проиллюстрирован 18 рисунками, 15 таблицами, 75 фототаблицами (453 микрофотографии, 8 макрофотографий и репродукций). В приложения вынесены перечень изученных образцов (А) и фототаблицы (Б).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1

ВОШЕРИЕВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ: СОСТОЯНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

В начале главы в историческом аспекте дан обзор различных точек зрения на состав и систематическое положение группы «вошериевые водоросли», которые трактуются в объёме родов *Vaucheria* и *Asterosiphon*. Второй род как *genus incertae sedis* оставляется за пределами семейства *Vaucheriaceae*.

На основе обобщения литературных данных охарактеризованы три основных этапа в развитии таксономии группы. Первые два выделяются в период исключительно морфологического подхода к определению границ таксонов. Наиболее длительный этап начинается в конце XVIII и первые годы XIX веков, когда виды рода *Vaucheria* стали распознавать по органам полового размножения, и длится примерно до начала XX века, когда появляется критическая сводка В. Геринга (Heering, 1907). Он характеризуется большим числом новописаний, однако без основательного теоретического подхода, без анализа значимости тех или иных признаков для выделения новых таксонов. Многие названия произвольно концептуализируются. Отмечаются первые попытки секционного деления рода на основе признаков антеридиев (Я.Я. Вальц, А. Hansgirg). В региональном отношении исследования проводятся в основном в Европе.

На втором, «критическом», этапе, который длится весь XX век, отмечаются попытки реабилитации старых названий путём анализа протологов, исследования классических ме-

стонахождений и типовых материалов (Т.А. Christensen, J.L. Blum). Новые виды описываются с оценкой значимости таксономических признаков, очень часто в результате наблюдения живых культур (А. Rieth, J. Simons, T.J. Entwisle). Описываются новые роды *Vaucheriopsis* Heering и *Pseudodichotomosiphon* Yamada, которые затем ликвидируются. Решается вопрос с признанием стадии «гонгрозирь» в жизненном цикле *Vaucheria* как отдельного вида из рода *Asterosiphon* (P.J.E. Dangeard, A. Rieth). Окончательный вид приобретает секционное деление рода *Vaucheria* на основе морфологических признаков антеридиальной системы и оогониев (W. Heering, A. Rieth, T.J. Entwisle). Появляется множество региональных флористико-таксономических списков, содержащих описания новых таксонов. Больше ясности становится в вопросах синонимии видовых и внутривидовых названий. Тем не менее, ко времени экспансии в таксономию молекулярно-генетических методов вошерии оставались слабо изученной группой с множеством неразрешённых таксономических проблем и перегруженной номенклатурой.

Начало третьего этапа связано с внедрением молекулярных методов реконструкции филогенеза (начало XXI века). Только в двух из трёх известных случаев филогенетические исследования проводились совместно с анализом морфологических признаков. Первые результаты подтвердили монофилию рода *Vaucheria* и во многом – его секционное деление в варианте Т.Дж. Энтвисла. Обнаружены криптические виды, не различимые в рамках традиционного морфологического подхода.

В работе сделан вывод, что использование молекулярных маркеров не оказало ожидаемого революционного влияния на таксономию вошериевых водорослей, однако вызвало необходимость как можно более тщательного анализа различных состояний традиционно используемых морфологических признаков и вовлечение в исследования как можно большего числа правильно определённых образцов.

ГЛАВА 2

СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ВОШЕРИЕВЫХ ВОДРОСЛЕЙ РОССИИ

В главе дан обзор сведений о вошериевых водорослях России начиная с конца XVIII века и до наших дней. Особо выделены работы, которые специально затрагивали морфологию и таксономию вошериевых водорослей, содержали описания новых видов (Rothert, 1896; Иванов, 1897, 1901; Iwanoff, 1900; Hign, 1900). Критически рассмотрена обработка рода *Vaucheria* в 10-м томе «Флоры споровых растений СССР» (Зауер, 1977). Определено, что к началу собственных исследований на территории России указывались 19 видов рода *Vaucheria* из 7 секций, что очень мало в сравнении с другими регионами мира, значительно уступающим по площади, флоры вошериевых водорослей в которых были целенаправленно исследованы. Кроме того, для территории страны исключены ошибочные указания видов, основанные на фонетическом сходстве названий.

ГЛАВА 3

МОРФОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ

В главе даётся общее представление о строении таллома, способах полового и бесполого размножения, адаптациях к обитанию в условиях с переменным обводнением, солёностью, погребению талломов наносами и т.д. Пояснены термины, используемые для обозначения репродуктивных структур и значение последних для таксономии. Рассмотрены случаи изменения внешнего облика, вызванные паразитическими коловратками.

ГЛАВА 4

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основой работы стали собственные сборы автора, проводившиеся в период 2011–2019 гг. В начале главы дана общая характеристика основных групп биотопов, в которых собирались образцы для исследования: водных, гидроморфных (полуводных, полуназемных), почвенных. При выделении соответствующих групп принимались во внимание степень погружённости талломов в воду (полностью погружённые, частично погружённые, полностью не погружённые) и продолжительность их контакта с водой из водоёма или водотока (постоянно, регулярно, эпизодически, никогда). Далее последовательно описаны методы сбора материала и его камеральной обработки, включавшей разбор образцов, временное культивирование, световую микроскопию, микрофотографию, стандартную морфометрию, фиксацию. Таксономическая принадлежность устанавливалась исключительно при работе с фертильным материалом.

На наличие образцов вошериевых водорослей, имеющих отношение к территории России, также были проверены коллекции LE, NS, SYKO, IBIW, IRKU, CWU, NNSU, MSK-A (гербарные акронимы даны по Index Herbariorum) и ряда других организаций. Установлено, что в большинство коллекций эти водоросли не собирали, и даже крупнейший в России гербарий Ботанического института РАН им. В.Л. Комарова (LE) не может предоставить по ним сколько-нибудь значительного материала.

Всего в исследование включены образцы из 33 административных регионов России (Европейская часть, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток). Морфологическому анализу подверглось более 1230 фертильных популяций. Просмотрено около 4000 временных препаратов и получено 9886 фотографических изображений. Создана коллекция вошериевых водорослей, включающая 843 образца.

Таксономическая обработка материала проводилась сравнительно-морфологическим методом, включающим анализ морфологической изменчивости инситу популяций, проверку соответствия изученного материала диагнозам, а в ряде случаев – эталонным образцам, критическое сопоставление полученных данных. Анализ морфологической изменчивости позволял сформировать максимально широкую её картину выявлением крайних и типичных (средних) состояний морфологических признаков и уже по ним судить о таксономической однородности или неоднородности материала. Признаки генеративной сферы (число и размеры гаметангиев, их форма и композиция, степень заполнения ооспорой оогония, скульптура споровых оболочек) принимались во внимание в первую очередь. Признаки вегетативных нитей (диаметр, форма), признаки локализации пигмента в зрелой ооспоре (в центре, по периферии), цвета содержимого зрелых ооспор или их оболочек, наличия слизи вокруг оогониев принимались как дополнительные. Разная устойчивость признаков к изменчивости в некоторых случаях определяла необходимость их совокупного наблюдения для уверенного выделения таксонов.

Хиатус, выявлявшийся при сравнении образцов между собой, рассматривался как вероятное свидетельство таксономической неоднородности материала. Вид принят в качестве терминального таксономического ранга, в котором принимались только устойчиво отличающиеся от известного типа морфы, однако таксономический ранг для вошерий, изначально описанных в ранге разновидности, был сохранён.

Вопросы номенклатуры рассмотрены в соответствии с положениями Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений (Turland et al., 2018).

Изучение распространения включало анализ ареалогических групп, биотопического распределения и сравнение региональных флористических комплексов.

На основе критической характеристики распространения каждого таксона в свете принятых в работе идей о его объёме, номенклатуре, синонимии и надёжно интерпретируемых находок выделено 5 типов ареалов (мультирегиональный, голарктический, палеарктический, европейский, азиатский). Особое внимание уделено антропогенному расширению ареала *V. compacta* var. *dulcis*. Этот вопрос изучен с привлечением данных по экологии в исторической части ареала, колебаниям уровня воды в нижних бьефах гидроузлов и данных непосредственных наблюдений за местонахождениями в Волге.

Биотопическая приуроченность анализировалась с учётом присутствия или отсутствия видов в каждом из биотопов первого и второго уровней группировки (водные биотопы, гидроморфные биотопы: полуводные и полуназемные, почвенные биотопы: почвенные биотопы поблизости эфемерных водоёмов и собственно почвенные биотопы). Сходство биотопов по видовому составу оценивалось в программе PAST, позволяющей кластеризовать матричные данные методом одиночного присоединения с использованием коэффициента Сёрренсена (Дайса).

Региональные флористические комплексы, наиболее полно выявленные в Верхневолжье и южном Прибайкалье, изучались в сравнительном аспекте в части сходства видового состава, анализа групп лидирующих по числу находок видов.

ГЛАВА 5

МОРФОТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР

В исследованных материалах определено 30 видов и разновидностей из родов *Vaucheria* (29) и *Asterosiphon* (1). Глава содержит аннотированный список, включающий 30 найденных видов и разновидностей и 5 видов, которые известны по литературным данным. Обсуждаются вопросы морфологии, таксономии, номенклатуры, точности ранних определений, общего географического распространения и экологии, распространения в пределах России. Для каждого таксона приведена полная номенклатурная цитата, включающая принятое название, его базиним и только основные синонимы (если имеются). Виды рода *Vaucheria* сгруппированы в 8 секций, которые расположены в порядке, намеченном В. Герингом (Heering, 1907): сначала секции с сидячими на нитях гаметангиями, затем секции с генеративными ветвями.

В начале главы приводится новый дихотомический ключ для определения секций и видов рода *Vaucheria*, которые встречаются на территории России.

Род VAUCHERIA de Candolle 1801

Тип: *Vaucheria disperma* de Candolle 1801

= *Ectosperma* Vaucher 1803. = *Vaucheriella* Gaillon 1833. = *Vaucheriopsis* Heering 1921. = *Pseudodichotomosiphon* Yamada.

| | |
|--|---|
| 1 Антеридии с отграничивающими клетками (секция <i>Piloboloideae</i>) | 2 |
| 1* Антеридии без отграничивающих клеток | 7 |
| 2 Виды двудомные | 3 |

| | |
|---|--|
| 2* Виды однодомные | 4 |
| 3 Оогонии с отграничивающими клетками | <i>V. litorea</i> |
| 3* Оогонии без отграничивающих клеток | <i>V. compacta</i> (включая var. <i>dulcis</i>) |
| 4 Виды с андрофорами | <i>V. medusa</i> |
| 4* Виды без андрофоров | 5 |
| 5 Оогонии с множественными папиллами на верхушке | <i>V. coronata</i> |
| 5* Оогонии с одиночными папиллами | 6 |
| 6 Ооспоры широко-эллипсоидные | <i>V. piloboloides</i> |
| 6* Ооспоры шаровидные | <i>V. intermedia</i> |
| 7 Гаметангии формируются на генеративных ветвях | 8 |
| 7* Гаметангии формируются на нитях, сидячие или на коротких ножках | 25 |
| 8 Антеридии цилиндрические, раскрываются одной порой, пора оогония на конце клюва различной длины (секция <i>Racemosae</i>) | 9 |
| 8* Антеридии в дистальной части дельтовидно расширенные, раскрываются (1)2–4(5) порами (секция <i>Vaucheria</i>) | 22 |
| 8** Антеридии булавовидные или пузыревидные, с оболочками, быстро разрушающимися после высвобождения сперматозоидов, пора оогония неразличима | 24 |
| 9 Зрелые ооспоры не полностью выполняют оогонии, оставляя терминальную оогониальную полость | 10 |
| 9* Зрелые ооспоры полностью выполняют оогонии | 13 |
| 10 Генеративные ветви септированы под оформленными гаметангиями, оогонии с ооспорами опадают с генеративной ветви вместе с ножками | 11 |
| 10* Генеративные ветви не септированы, оогонии с ооспорами опадают с генеративной ветви без ножек | 12 |
| 11 Оогонии раскрываются одной порой | <i>V. lii</i> |
| 11* Оогонии раскрываются двумя и более порами | <i>V. riethii</i> |
| 12 Терминальная полость широкая, коническая | <i>V. pseudogeminata</i> |
| 12* Терминальная полость узкая, крючковидная | <i>V. alaskana</i> |
| 13 Генеративная ветвь всегда с 1 оогонием, как бы нависающим над антеридием | 14 |
| 13* Генеративная ветвь с 1–3 оогониями | 15 |
| 13** Генеративная ветвь с (1)3–5(7) оогониями | 19 |
| 14 Оогонии 107–157 мкм дл., ооспоры в зрелом состоянии серые или бледно-коричневые | <i>V. frigida</i> |
| 14* Оогонии 162–225 мкм дл., ооспоры в зрелом состоянии чёрные | <i>V. nuoljae</i> stat. nov. |
| 15 Нити ровные | 16 |

- 15* Нити волнистые *V. undulata*
- 16 Ножки оогониев вверх и(или) горизонтально направленные, ножка антеридия прямая или склоняющаяся к нити 17
- 16* Ножки оогониев горизонтально и вниз направленные, ножка антеридия склоняющаяся к нити *V. prona*
- 17 В зрелых ооспорах пигмент рассредоточен мелкими пятнышками 18
- 17* В зрелых ооспорах пигмент сконцентрирован в центре, ножка антеридия более или менее прямая *V. geminata*
- 18 Ножка антеридия прямая, антеридий возвышается над оогониями или на одном уровне с ними *V. taylorii* (частично)
- 18* Ножка антеридия более или менее склонённая к нити, антеридий на одном уровне с оогониями или ниже их *V. undulata* (частично)
- 19 Оогонии обычно в числе 3–5 20
- 19* Оогонии обычно в числе 2 или 3 21
- 20 Генеративная ветвь расширена в месте возникновения ножек оогониев, оогонии располагаются мутовчато *V. taylorii*
- 20* Генеративная ветвь не расширена в месте возникновения ножек оогониев, оогонии располагаются один под другим *V. racemosa*
- 21 Антеридий возвышается над оогониями, расположен на прямой ножке, нити ровные *V. taylorii* (частично)
- 21* Антеридий на одном уровне с оогониями, расположен на склоняющейся к нити ножке, нити ровные и волнистые *V. racemosa* (частично)
- 22 Оогонии раскрываются двумя и более порами. *V. birostris*
- 22* Оогонии раскрываются всегда одной порой. 23
- 23 Антеридии на изогнутых ножках, оогонии >70 мкм дл. *V. canalicularis*
- 23* Антеридии на прямых ножках, оогонии <70 мкм дл. *V. cruciata*
- 24 Ооспоры широко-эллипсоидные, в анфас круглые, в профиль эллиптические, в зрелом состоянии тёмно-зелёные (секция *Heeringia*) *V. uncinata*
- 24* Ооспоры округлые, в зрелом состоянии серые с красным пигментом, окружены слизью (секция *Hercyniana*) *V. hercyniana*
- 25 Антеридии скрученные и крючковидные, расположены на более или менее длинных ножках (секция *Corniculatae*) 26
- 25* Антеридии продолговато-цилиндрические, сидячие на нитях или на очень коротких ножках 31
- 26 Оболочка зрелых ооспор в поперечном сечении гладкая, оогонии косо-яйцевидные или конусовидные 27
- 26* Оболочка зрелых ооспор в поперечном сечении ламеллированная, оогонии косо-реповидные *V. dillwynii*

| | |
|--|---|
| 27 По отношению к нити оси оогониев занимают горизонтальное положение | 28 |
| 27* По отношению к нити оси оогониев занимают вертикальное положение | 29 |
| 28 Оогонии >130 мкм дл. | <i>V. borealis</i> |
| 28* Оогонии как правило <130 мкм дл. | <i>V. bursata</i> (частично) |
| 29 Оогонии радиально-симметричные, в профиль яйцевидные или конусовидные | 30 |
| 29* Оогонии билатерально-симметричные, в профиль косо-яйцевидные | <i>V. bursata</i> |
| 30 Оогонии 80–144 мкм дл. | <i>V. orthocarpa</i> |
| 30* Оогонии 60–120, редко до 152.5 мкм дл. | <i>V. bursata</i> (частично) |
| 31 Оогонии радиально-симметричные, по отношению к нити оси оогониев занимают вертикальное положение (секция <i>Woroninia</i>) | 32 |
| 31* Оогонии билатерально-симметричные, птицеголовой формы, по отношению к нити оси оогониев занимают горизонтальное и вертикальное положение (секция <i>Tubuligerae</i>). | 33 |
| 32 Виды однодомные, антеридии прижатые к нити и обращены верхушками в сторону ближайшего оогония | <i>V. schleicheri</i> |
| 32* Виды двудомные, антеридии оттопыренные | <i>V. dichotoma</i> |
| 33 Ооспора заполняет оогоний, оставляя периферическую оогониальную полость | 34 |
| 33* Ооспора заполняет оогоний, оставляя дистальную и(или) проксимальную оогониальные полости | 36 |
| 34 Оогонии в числе 1 или 2, резко билатерально-симметричные, клюв оогония крючко-видно изогнут в сторону нити и тела оогония | 35 |
| 34* Оогонии обычно в числе 2–5, радиально-симметричные, клюв оогония ориентирован косо вверх или горизонтально | <i>V. rostellata</i> |
| 35 Оогонии 92.5–152.5 мкм дл. (по горизонтальной оси) | <i>V. pseudaversa</i> sp. nov. |
| 35* Оогонии 180–350 мкм дл. | <i>V. megalaversa</i> sp. nov. |
| 36 Антеридии формируются на нитях апикально, при ооспоре имеется дистальная оогониальная полость | 37 |
| 36* Антеридии латеральные | 38 |
| 37 Оболочка зрелых ооспор в поперечном сечении равномерно слоистая | <i>V. prolifera</i> var. <i>prolifera</i> |
| 37* Оболочка зрелых ооспор в поперечном сечении пронизана тёмными каналами. <i>V. prolifera</i> var. <i>reticulospora</i> | |
| 38 Ооспора плотно контактирует со стенками оогония, оставляя дистальную и проксимальную оогониальные полости, оогонии на коротких ножках | <i>V. fontinalis</i> |
| 38* Ооспора не плотно контактирует со стенками оогония, оогонии сидячие | <i>V. rostellata</i> (частично) |

Представленный ниже конспект отражает структуру главы (астериском помечены новые для России таксоны, подчёркнуты виды, известные только по литературным данным).

Секция *Woroninia* (Solms-Laubach) Heering 1907

Виды однодомные и двудомные с сидячими гаметангиями, не имеющими отграничивающих клеток. Антеридии различной формы, продолговатые, овальные или вздуто-цилиндрические. Гаметангии более или менее радиально-симметричные. В мировой флоре 7 морских и солоноватоводных видов, из которых 3 сообщались для России.

V. dichotoma (Linné) Martius 1817

V. schleicheri De Wildeman 1895

V. velutina C. Agardh 1824 = *V. thuretii* Woronin 1869

Секция *Piloboloideae* (Walz) Heering 1907

Виды однодомные и двудомные. Гаметангии формируются на нитях или генеративных ветвях. Антеридии вздуто-цилиндрические с одной апикальной и часто с несколькими латеральными порами и с одиночными полыми отграничивающими клетками. Оогонии различной формы (шаровидные, грушевидные, согнуто-грушевидные, колбовидные), формируются на нитях апикально или латерально, без отграничивающих клеток или с ними, у большинства видов раскрываются одиночными апикальными порами. В мировой флоре 13 видов, распространённых вдоль пологих морских побережий, в лиманах и эстуариях. Три вида сообщались из Чёрного и Белого морей. Обнаружены 4 вида, один из которых представлен разнообразностью.

**V. compacta* var. *dulcis* Simons 1974

**V. coronata* Nordstedt 1879

V. intermedia Nordstedt 1879

V. litorea C. Agardh 1823

**V. medusa* Christensen 1952

V. piloboloides Thuret 1854

Секция *Corniculatae* (Walz) Heering 1907

Виды однодомные. Гаметангии сидячие или на коротких ножках, формируются непосредственно на нитях. Антеридиальная система крючковидно согнутая, антеридии цилиндрические или слабо вздутые дистально, раскрываются на верхушке простой порой. Оогонии билатерально или радиально симметричные, раскрываются одной порой. Пустые клетки, отграничивающие гаметангии, отсутствуют. В мировой флоре 8 видов и 3–5 разновидностей, которые различаются формой и размерами оогониев, текстурой споровых оболочек, формой антеридия, сохранностью его стенки после опорожнения. Один вид является обитателем верхней части морской литорали, в то время как остальные распространены главным образом в пресноводных и почвенных биотопах. Для России сообщались 3 вида. Обнаружены 2 вида.

V. borealis Hirn 1900

V. bursata (O.F. Müller) C. Agardh 1811 = *V. sessilis* (Vaucher) de Candolle 1805 = *V. repens* Hassall 1843

V. dillwynii (Weber et Mohr) C. Agardh 1811 = *V. pachyderma* Walz 1865

**V. orthocarpa* Reinsch 1887 ≡ *V. sessilis* f. *orthocarpa* (Reinsch) Heering 1907

Секция *Tubuligerae* (Walz) Heering 1907

Виды однодомные. Гаметангии сидячие на нитях, своими вершинами ориентированы друг к другу. Антеридии трубковидные. Оогонии нередко птицеголовой формы, сильно рас-

ширенные в средней части, с разнообразно ориентированными по отношению к нити клювами, одиночные или в группах, в которых расположены в ряд один за другим. Ооспоры выполняют оогонии не полностью, широко эллипсоидные. Секция объединяет 8–10 видов, у части которых выделены разновидности и формы. За отличительные признаки между видами принимаются взаиморасположение мужских и женских гаметангиев, тип симметрии оогониев, форма оогониальной полости после формирования ооспоры, а в некоторых случаях и скульптура споровых оболочек. Виды обитают на влажных почвах, отмелях и в водоёмах, главным образом пресных, реже солоноватых, но типично морских среди них нет. В России обнаружено 6 таксонов (5 видов и 1 разновидность).

V. fontinalis (Linné) Christensen 1968 = *V. ornithocephala* C. Agardh 1817

**V. megalaversa* Vishnyakov, sp. nov., nom. prov.

**V. prolifera* Dangeard 1939

**V. prolifera* var. *reticulospora* Rieth 1978

V. pseudaversa Vishnyakov sp. nov., nom. prov. = *V. aversa* Hassall sensu auct., p. p.

**V. rostellata* Kützing 1834 = *V. aversa* Hassall 1843

Секция *Vaucheria*

Виды однодомные. Гаметангии объединённые на латеральных или терминальных генеративных ветвях. Генеративная ветвь оканчивается ножкой антеридия, ниже которой формируются ножки двух оогониев, ориентированных своими клювами вверх и в сторону антеридия. Антеридии с 2–4 (очень редко с 1 или 5) латеральными порами. Секция включает 3 вида и несколько разновидностей, различающихся морфологией антеридиальной системы, оогониев, а также взаиморасположением гаметангиев. Виды пресных водоёмов и влажных почв, иногда засоленных местообитаний. Приводятся сведения по 3 видам.

**V. birostris* Simons 1974

V. canalicularis (Linné) Christensen 1968 = *V. woroniniana* Heering 1907

**V. cruciata* (Vaucher) de Candolle 1805 = *V. debaryana* Woronin 1880

Секция *Racemosae* (Walz) Entwisle 1988

Виды однодомные с гаметангиями, организованными на генеративных ветвях. Антеридии одиночные, на ножках, крючковидно согнутые, раскрываются на верхушке простой одиночной порой. Оогонии билатерально симметричные. Пустые клетки, отграничивающие гаметангии, отсутствуют. Эта секция принята в более узком объёме (ср.: Entwisle, 1988a), секция *Heeringia* сохранена. В мировой флоре описано 25–30 видов, которые распространены в пресных водоёмах и на влажных почвах, и только два вида приспособлены к обитанию в приливно-отливной зоне морей и на маршевых лугах. В России 10 видов.

**V. alaskana* Blum 1953

V. frigida (Roth) C. Agardh 1824 = *V. terrestris* auct., p. p. max.

V. geminata (Vaucher) de Candolle 1805

**V. lii* Rieth 1959 (вид потенциально может включать *V. riethii* Simons 1978)

V. nuoljae (Skuja) Vishnyakov, comb. et stat. nov., nom. prov.

**V. prona* Christensen 1970 = *V. hamata* auct., p. p.

**V. pseudogeminata* Dangeard 1939

V. racemosa (Vaucher) de Candolle 1805 = *V. walzii* Rothert 1896

V. taylorii Blum 1971

**V. undulata* Jao 1936

Секция *Heeringia* Blum 1971

Секция включает однодомные виды, гаметангии которых организованы на генеративных ветвях. Антеридии коротко-цилиндрические, их оболочки быстро разрушаются после опорожнения через отверстие на вершине. Оогонии эллипсоидные, сжато-сферические, не имеют клюва и выраженного выступа. В мировой флоре 2 вида. В России известен 1 наиболее распространённый вид.

V. uncinata Kützing 1856 = *V. arrhyncha* Heidinger 1908 ≡ *Vaucheriopsis arrhyncha* (Heidinger) Heering 1921

Секция **Hercynianae* Rieth 1980

Гаметангии формируются парами непосредственно на верхушках симподиально ветвящихся генеративных ветвей. Антеридии высвобождают сперматозоиды без образования поры после ослизнения оболочки. Оогонии почти шаровидные, формируются позднее антеридиев, не имеют специального отверстия для оплодотворения, которое происходит только после ослизнения его оболочки, т.е. за его пределами. Секция включает 1 вид.

**V. hercyniana* Rieth 1974

Род **ASTEROSIPHON* Dangeard 1940

Тип: **Asterosiphon dichotomus* (Kützing) Vishnyakov 2019

Таллом с центральным бесцветным ризоидом и надземной фотосинтезирующей частью, состоящей из радиально распластанных по почве приподымающихся нитей, которые формируют тонкие аксессуарные ризоиды. Нити дихотомически ветвятся, постепенно расширяются к концам и по мере роста, обычно в базипетальном направлении, подразделяются поперечными перегородками, под которыми формируются акинеты. Акинеты высвобождаются путём разрыва оболочки таллома или становятся апланоспорангиями. Апланоспоры многочисленны, шаровидные, высвобождаются либо непосредственно через разрыв стенки апланоспорангия, либо окружаются прозрачной слизью и выталкиваются через широкое округлое отверстие. Род монотипический.

Вид, не принятый в настоящей работе. *V. megaspora* Iwanoff 1897.

С высокой вероятностью конспецифичный *V. racemosa* вид.

Морфология встреченных таксонов в целом хорошо соответствует современным концепциям 30 видов и разновидностей. Новыми для России являются 16 таксонов: *Asterosiphon dichotomus* и 15 видов и разновидностей рода *Vaucheria*. Два вида, *V. pseudaversa* sp. nov. и *V. nuoljae*, можно считать условно новыми, поскольку они были известны с российской территории под другой номенклатурой. Не были обнаружены 3 морских вида вошерий, известные по литературным данным с берегов Крыма и Якутии, и 2 редких вида континентальных водоёмов и почв, *V. borealis* и *V. dillwynii*, современное присутствие которых в пределах России вызывает сомнения, неразрешимые до появления новых находок. Из них только *V. borealis* можно считать достоверно известным, поскольку одно из синтипных местонахождений относится к пределам России, в то время как в случае *V. dillwynii* риск признания достоверными ошибочных определений устранить невозможно. С критическим учётом литературных данных разнообразие вошериевых водорослей в России к настоящему времени можно оценивать 35 таксонами (из них 34 – вошерии). Это составляет ~40% от описанного в мире разнообразия. Сравнение с литературными данными по другим крупным, но неплохо изученным регионам мира, какими предстают только зарубежная Европа, США, Китай (главным образом северо-восточные провинции) и юго-восток Австралии, откуда известно

по 27–46 видов и разновидностей, показывает, что число 35 вполне объективно отражает таксономический состав вошериевых водорослей России.

В России виды рода *Vaucheria* относятся к 8 секциям как их определил Т.Дж. Энтвисл (Entwisle, 1988a) за одним исключением: секцию *Heeringia* необходимо сохранить отдельно от секции *Racemosae*. При этом критическое изучение морфологических особенностей гаметангиев указывает на возможность ликвидации секции *Hercynianae* и включения единственного её вида в секцию *Heeringia*.

Наблюдение новых материалов позволило расширить представления о диапазонах варьирования количественных признаков и описать ранее неизвестные варианты качественных признаков, что уточнило морфологические характеристики некоторых таксонов. Так, для *V. alaskana*, *V. bursata*, *V. taylorii* установлены бóльшие значения размеров оогониев; у *V. uncinata* найдены ооспоры с сильно утолщёнными оболочками; у *A. dichotomus* прослежено варьирование ширины вегетативного таллома и акинет как в большую, так и меньшую стороны; для *V. hercyniana* впервые задокументированы ооспоры вогнутой формы; у *V. alaskana*, *V. birostris* отмечена спиральность нитей; у *V. racemosa* найдены оогонии, неполностью выполненные ооспорами.

По результатам сравнительно-морфологического анализа предложены новые таксономические решения.

В материалах из Сибири и Европейской территории России были обнаружены крупноспоровые морфы, очень близкие *V. frigida*. Они соответствовали *V. terrestris* var. *nuoljae* Skuja и *V. terrestris* var. *major* Rieth (Skuja, 1964; Rieth, 1965). Эти разновидности принципиально различались между собой только структурой мезоспория: у *V. terrestris* var. *major* он считался гладким, у var. *nuoljae* – морщинистым. После анализа протологов, а также сравнения новых образцов, названия *V. terrestris* var. *nuoljae* и var. *major* предложено рассматривать как относящиеся к одному таксону. Ввиду хиатуса по значениям размеров ооспор, выявляющегося при сравнении с *V. frigida*, этот таксон был принят в новом видовом ранге: *V. nuoljae* (Skuja) comb. et stat. nov., nom. prov.

Вторым по значимости исследованием было разделение комплекса морфотипов *V. aversa* с признанием трёх самостоятельных видов. Существование нескольких устойчивых морф (Rieth, 1963c; Blum, 1972) само по себе вызывало необходимость таксономической ревизии этого вида, однако таких попыток до сих пор не предпринималось. На основе анализа протологов и аутентичного материала *V. rostellata* в LE было показано, что *V. aversa* в изначальном понимании и *V. rostellata* – это названия одного и того же вида с множественными радиально-симметричными оогониями. Вошерия с типичными признаками *V. rostellata* (*V. aversa* sensu stricto) была встречена однажды в материале из Краснодарского края, в то время как в большинстве изученных материалов из Поволжья и Прибайкалья не было найдено ни одного образца, хотя бы отдалённо близкого *V. rostellata*: оогонии характеризовались резко проявляющейся дорсивентральностью, с клювами, в виде хоботков направленных в сторону нити и тела оогония. Часто они располагались поодиночке между двумя или тремя антеридиями. Реже группу гаметангиев составляли один оогоний и один антеридий, обращённые друг к другу, или по два оогония, расположенных между двумя антеридиями. Изменчивость основных количественных признаков в материалах с Европейской территории России соответствовала диапазону известных в литературе значений, однако в большинстве материалов из Прибайкалья их значения много превышали известные. Они резко выделялись своим «гигантизмом»: диаметр нитей достигал 250 мкм, оогонии были в среднем 265 мкм дл., 249 мкм выс., антеридии – в среднем 125 мкм дл., 42 мкм шир.

и ооспоры – в среднем 170 мкм в диам. Качественно и количественно разные состояния одних и тех же диагностических признаков позволили разделить комплекс морф, традиционно называемых «*V. aversa*», на 3 вида: *V. rostellata* (*V. aversa sensu stricto*), *V. pseudaversa* sp. nov. и *V. megalaversa* sp. nov.

Анализ протологов *V. taylorii* и *V. undulata* показал, что в случае этих видов требуются более интенсивные таксономические исследования. *V. taylorii* – вид, имеющий родственников, которые были описаны много ранее из Европы и Нового Света, однако его отношения с ними прояснить невозможно из-за недостатка данных. Название *V. undulata* в настоящее время применяется к разным вошериям, которые отличаются от изначально описанной в Китае. В соответствующих частях главы рассмотрены вопросы их морфологической изменчивости и отношения с похожими видами. При этом сделан вывод, что использование названий *V. taylorii* и *V. undulata* к вошериям с надёжно описанной морфологией пока обеспечивает сводимость данных разных авторов.

В главе также рассмотрены вопросы номенклатуры. Показано, что часть названий видов, разновидностей и секций не соответствует требованиям действительного обнародования (не соблюдены требования к языку описания, указанию типа). Валидизация *Asterosiphon dichotomus* осуществлена цитированием корректного базинима в контексте решения вопроса о дате действительного обнародования родового названия и выбора *A. dichotomus* типом рода (Vishnyakov, 2019c).

ГЛАВА 6

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВОШЕРИЕВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ РОССИИ

Ареалогические группы

В этой подглаве изучена структура ареалогических групп – одна из важных характеристик флоры, отражающая пути проникновения видов на занятую флорой территорию и до некоторой степени – закономерности её формирования.

Установлено, что ареалы большинства встречающихся в России вошериевых водорослей мультирегиональные: они захватывают несколько континентов, чаще всего три, а в их пределах – несколько природных зон. Виды с такими ареалами составляют 65.7% общего числа: *A. dichotomus*, *V. alaskana*, *V. bursata*, *V. canalicularis*, *V. cruciata*, *V. dichotoma*, *V. dillwynii*, *V. fontinalis*, *V. frigida*, *V. geminata*, *V. lii*, *V. prolifera* var. *prolifera*, *V. prona*, *V. pseudaversa* sp. nov., *V. pseudogeminata*, *V. racemosa*, *V. schleicheri*, *V. taylorii*, *V. uncinata*, *V. undulata*. Из морских видов это *V. litorea*, *V. piloboloides*, *V. velutina*. Обычно в их отношении используются термины «субкосмополиты» или «космополиты», однако эти виды имеют явно несплошное распространение, характеризуюсь большими дизъюнкциями.

12 видов имеют более или менее компактные ареалы, расположенные в Голарктике. Это число составляют 5 видов с ареалами в Северной Америке и Европе, имеющими дизъюнкцию по северной Атлантике: *V. compacta* var. *dulcis*, *V. intermedia*, *V. coronata*, *V. prolifera* var. *reticulospora*, *V. rostellata*. Два вида, *V. birostris* и *V. nuoljae*, имеют палеарктические ареалы, распространены в континентальных районах Европы и Северной Азии. Четыре вида известны только из Европы. *V. borealis*, *V. medusa* – это главным образом североευропейские виды. Ареал *V. hercyniana* находится в Центральной и Восточной Европе, а ареал *V. orthocarpa* захватывает ещё и Северную Африку. *V. megalaversa* sp. nov. известен только из Азии, и это пока единственный уникальный для России представитель рода. Близость его местонахождений к государственным границам позволяет предполагать существование вида и за

их пределами. Вероятно, этот вид произошёл в горных олиготрофных водотоках Сибири или Дальнего Востока.

В рамках настоящего исследования впервые на территории России были обнаружены 16 видов и разновидностей, что само по себе расширило бытовавшие представления об их ареалах. Особенно существенно это для таксонов, ранее достоверно известных всего из двух-трёх местонахождений (например, *V. prolifera* var. *reticulospora*, *V. hercyniana*).

Между тем, в свете таксономических преобразований, а именно более узкого определения объёма таксона, ареалы некоторых видов предстали не такими обширными, как предполагалось ранее. Пример – комплекс «*V. aversa*», подразделённый на 3 вида. По представленным в диссертации данным получилось, что *V. rostellata*, или *V. aversa sensu stricto*, – это вид, распространённый в приатлантических регионах Европы и Северной Америки, в России найден только в Причерноморье. *V. pseudaversa* sp. nov. имеет мультирегиональный ареал, а его гигантский родственник, *V. megalaversa* sp. nov., распространён только в Азии. Эти особенности географического распространения оставались бы скрытыми, если этот комплекс морфотипов трактовался бы как один полиморфный вид.

После проведённых исследований можно считать опровергнутыми ранние представления о широком распространении в России *V. dichotoma* и *V. geminata*. В случае *V. dichotoma* несомненные или вызывающие доверие находки относятся только к аридным и семиаридным регионам юга европейской части и юга Западной Сибири. В случае *V. geminata* стало понятно, что объективному пониманию его распространения мешает ошибочное отождествление с ним *V. canalicularis* – вида с похожей организацией генеративных ветвей, но имеющего двухпоровые антеридии и способного к бесполому размножению апланоспорами.

Преобладание мультирегиональных элементов рассматривается наиболее вероятным свидетельством аллохтонного формирования флоры вошериевых водорослей России.

Биотопическая приуроченность

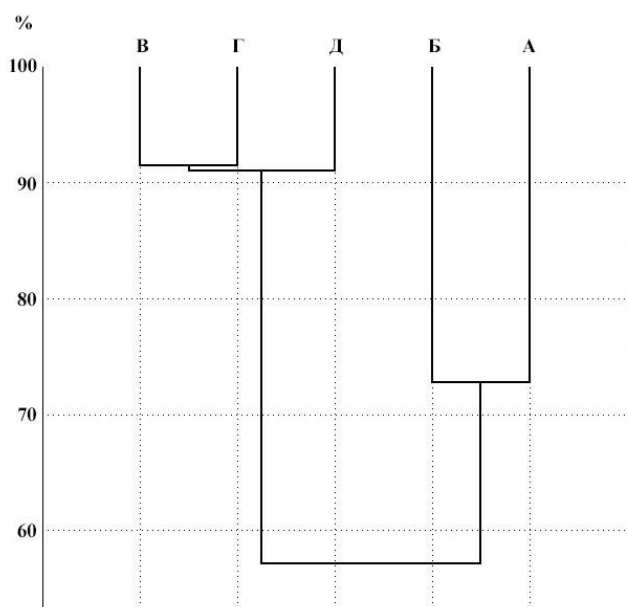


Рисунок 1. Дендрограмма таксономического сходства (%) разнотипных биотопов: А – водные, Б – полуводные, В – полуназемные, Г – почвенные биотопы на месте или поблизости эфемерных водоёмов, Д – почвенные биотопы, не связанные с водоёмами.

Анализ биотопической приуроченности показал, что значительная часть встречающихся в России видов способна к обитанию в биотопах, различающихся по степени и периодичности обводнения. В каждом типе (подтипе) биотопов можно встретить сопоставимое число видов (и разновидностей): 15 – в водных, 18 – в полуводных, 17 – в полуназемных, 18 – в почвенных биотопах на месте или поблизости эфемерных водоёмов, 15 – в почвенных биотопах, не связанных с водоёмами. Максимальное число зарегистрировано в полуводных и влажных наземных биотопах, формирующихся на месте или поблизости эфемерных водоёмов. Тот факт, что в каждом типе (подтипе) биотопов встречается половина и более от общего числа зарегистрированных видов (30) может интерпретироваться как свидетельство слабой специфичности вошериевых водорослей по отношению к биотопам, контрастирующим степенью и режимом

увлажнения. Между тем, истинно амфибиальными, успешно осваивающими как водные, так и наземные биотопы, определено только 6 видов: *V. bursata*, *V. canalicularis*, *V. cruciata*, *V. frigida*, *V. geminata* и *V. uncinata*. Визуализированный дендрограммой анализ сходства видового состава основных типов биотопов выявил существенную дифференциацию видов на два основных комплекса, тяготеющих к биотопам либо водной, либо воздушно-наземной сред (рисунок 1).

Первый комплекс объединяет виды водных и полуводных биотопов (рис. 1: А, Б) и составлен только вошериями. Погружёнными в воду обычно растут *V. nuoljae*, *V. fontinalis*, *V. megalaversa* sp. nov., *V. orthocarpa*. Уникальными для водных биотопов являются представители секции *Woroninia*, для полуводных – виды секции *Piloboloideae*, приуроченные к берегам морей и эстуариев. Совместная кластеризация групп водных и полуводных биотопов свидетельствует о том, что виды, приспособленные к обитанию в водной среде, только в условиях избыточной влажности или частого регулярного обводнения субстрата могут вступать в контакт с воздухом, не теряя при этом жизнеспособности.

Второй комплекс составляют виды биотопов, связанных формированием больше с наземной средой: это почвы и полуназемные биотопы (рис. 1: В, Г, Д). Маркирующими весь этот комплекс являются *A. dichotomus*, *V. birostris*, *V. prolifera* (с разновидностью), *V. lii*, *V. alaskana*, *V. pseudogeminata*, *V. undulata* и *V. hercyniana*. Группа видов почвенных биотопов, формирующихся без какой-либо связи с водоёмами или водотоками, выделяется в нём при уровне сходства 92%, но не имеет уникальных представителей. Конечную группу формируют виды полуназемных биотопов и виды почвенных биотопов с временными скоплениями воды. Это отражает сильную гомогенизацию их таксономического состава в условиях хотя бы эпизодически случающегося обводнения. Характерными видами выступают только *V. alaskana* и *V. birostris* – типичные вошерии сезонно образующихся отмелей и высохших скоплений талых или дождевых вод.

Таким образом, анализ биотопической приуроченности показал сосуществование в пределах территории двух видовых комплексов: водного, включающего также виды полуводных местообитаний, и наземного.

Региональные различия

Региональные особенности состава и биотопического распределения проанализированы в рамках рабочей гипотезы о климатозависимом распространении. Выделены основные факторы климата: влажность и теплообеспеченность, от которых может зависеть распространение вошериевых водорослей – организмов, очень чувствительных к высыханию субстрата. Для сравнения взяты только два крупных природных региона, Прибайкалье и Верхневолжье, в которых исследован наиболее широкий спектр водных и наземных биотопов и максимально полно выявлен таксономический состав, что позволило рассматривать данные по ним как репрезентативные для регионов большего масштаба – континентальных районов Сибири и Средней полосы России соответственно (суммарно из них исследовано 1041 фертильная популяция). Другие регионы исключены из сравнительного анализа, поскольку исследования в них не захватывали всего спектра биотопов, и констатируемые различия по числу зарегистрированных видов отражают неравномерность усилий по сбору образцов.

В начале этой подглавы кратко охарактеризованы природно-климатические условия сравниваемых регионов, акцентированы различия в годовом количестве осадков.

Всего в Прибайкалье обнаружено 15 видов, в Верхневолжье – 23 вида и разновидности. 13 видов являются общими для двух регионов. Большое богатство «европейской» флоры в

основном обеспечено таксонами второго видового комплекса, которые приурочены к наземным биотопам: *A. dichotomus*, *V. prolifera* с разновидностью, *V. lii*, *V. pseudogeminata*, *V. undulata*, *V. hercyniana*. Также можно сказать, что «сибирская» флора представляет собой обеднённый вариант «европейской».

Ранжированием видов по числу находок ожидалось выявить лидирующие во флорах виды, аутэкологические характеристики которых могут иметь значение для понимания условий формирования региональных флор. В диссертации приведена полная таблица, представляющая региональные списки, таксоны в которых ранжированы по числу находок (здесь в сокращённом варианте, таблица 1).

Таблица 1

| Распределение таксонов по числу находок в сравниваемых регионах (первые 10 позиций) | | | | | |
|--|---------------------------------------|---------------|-------------|-------------------------|---------------|
| Верхневолжье | | Число находок | Прибайкалье | | Число находок |
| 1 | <i>V. bursata</i> | 142 | 1 | <i>V. bursata</i> | 152 |
| 2 | <i>V. prona</i> | 85 | 2 | <i>V. racemosa</i> | 92 |
| 3 | <i>V. frigida</i> | 68 | 3 | <i>V. canalicularis</i> | 72 |
| 4 | <i>V. racemosa</i> | 56 | 4 | <i>V. frigida</i> | 36 |
| 5 | <i>V. canalicularis</i> | 53 | 5 | <i>V. cruciata</i> | 21 |
| 6 | <i>V. geminata</i> | 31 | 6 | <i>V. megalaversa</i> | 15 |
| 7 | <i>V. undulata</i> | 27 | 7 | <i>V. alaskana</i> | 13 |
| 8 | <i>V. compacta</i> var. <i>dulcis</i> | 26 | 8 | <i>V. nuoljae</i> | 11 |
| 9 | <i>V. pseudogeminata</i> | 23 | 9 | <i>V. fontinalis</i> | 9 |
| 10 | <i>V. cruciata</i> | 21 | 10 | <i>V. prona</i> | 8 |

Показано, что в обоих регионах лидируют по 4 одинаковых амфибиальных вида и только в Верхневолжье это число дополняет *V. prona* – вид, развивающийся в почвенных биотопах и гидроморфных биотопах, длительно теряющих связь с водоёмами. В условиях Сибири *V. prona* резко теряет свои позиции, с 8 находками опускаясь на 10 место.

Также было прослежено, что одинаковые по типологии биотопы в сравниваемых регионах населены разным числом таксонов (табл. 2). В Верхневолжье наиболее богаты гидроморфные и почвенные биотопы, и в последних отмечаются 15 видов (с разновидностью), в то время как в Прибайкалье на почвы могут выходить только 6 видов.

Таблица 2

| Число видов в аналогичных биотопах сравниваемых регионов | | | | | |
|--|--------------|-----------|-------------|--------------|-----------|
| Верхневолжье | | | Прибайкалье | | |
| водные | гидроморфные | почвенные | водные | гидроморфные | почвенные |
| 11 | 19 | 15 | 11 | 12 | 6 |

Оценка уровня флористического сходства трёх основных типов биотопов выявила наиболее однородный состав в водных биотопах обоих регионов: 9 общих видов при невысоком богатстве обеспечили максимальное значение коэффициента Сёренсена – 0.82 (табл. 3: А–Г). Снижение сходства видового состава прослежено при ослаблении влияния водного фактора: соответственно для гидроморфных биотопов коэффициент равен 0.65 (Б–Д), для почвенных биотопов – 0.57 (В–Е). В Прибайкалье наблюдалось снижение сходства в ряду трёх групп биотопов: 0.78 (Г–Д) > 0.56 (Д–Е) > 0.47 (Г–Е), в то время как в Верхневолжье наиболее сходны по составу оказались гидроморфные и почвенные биотопы: 0.76 (Б–В) > 0.6 (А–Б) > 0.46 (А–В).

Таблица 3

Значения коэффициента Сёренсена и числа общих видов в сравниваемых биотопах ключевых регионов исследования

| | А | Б | В | Г | Д | Е |
|---|------|------|------|------|------|---|
| А | | 9 | 6 | 9 | 7 | 4 |
| Б | 0.6 | | 13 | 8 | 10 | 6 |
| В | 0.46 | 0.76 | | 5 | 6 | 6 |
| Г | 0.82 | 0.53 | 0.38 | | 9 | 4 |
| Д | 0.61 | 0.65 | 0.44 | 0.78 | | 5 |
| Е | 0.47 | 0.48 | 0.57 | 0.47 | 0.56 | |

Под диагональю приведены значения коэффициента сходства, над диагональю – числа общих видов; буквенные обозначения: А, Г – водные биотопы, Б, Д – гидроморфные биотопы, В, Е – наземные биотопы соответствующих регионов (А–В – Верхневолжье, Г–Е – Прибайкалье).

В диссертации дана экологическая интерпретация этих различий. Предположено, что сравнительно однородный состав вошериевых водорослей в водных биотопах разных регионов – это частный случай широкого распространения растений водоёмов ввиду специфики физических свойств воды как среды обитания, поскольку давно замечено, что водоёмы в значительной степени смягчают региональные температурные и иные различия, а это облегчает распространение водных растений на огромные расстояния. Это объясняет высокое сходство на уровне водных биотопов сравниваемых регионов и постепенное ослабление флористических связей при движении в ряду от водных биотопов к почвенным. Водная среда в силу своих буферных свойств благоприятствует видам, составляющим первый флористический комплекс (см. выше). Между тем, с постепенным осушением биотопов возрастает специфичность их состава.

Сильные флористические связи водных и гидроморфных биотопов в Прибайкалье могут быть связаны с засушливым и неустойчиво-влажным климатом, господствующим над континентальными районами Сибири, который ограничивает доступность для вошерий наземных биотопов. Биотопы, формирующиеся по границе водной и воздушно-наземной сред, заселяются в основном теми же видами, которые распространены в водоёмах. Они могут нормально развиваться только при достаточном запасе влаги в гидрогенном грунте, оказавшемся в контакте с воздухом (например, на отмелях в межень), или в понижениях берегового рельефа (например, в просянках берегов), или в тени от зарослей трав, где приземный воздух достаточно богат влагой. Неудивительно поэтому, что основная масса местонахождений вошерий в Прибайкалье открыта на берегах водоёмов, сохраняющих более или менее постоянный характер. Мелкие и быстро высыхающие водоёмы типа неглубоких скоплений талых или дождевых вод довольно редко заселяются вошериями из-за кратковременности их существования. Распространение вошериевых водорослей на почвы Прибайкалья отмечается редко, в основном для амфибиальных видов в тех районах, где выпадает больше осадков.

В отличие от Прибайкалья в бассейне Верхней Волги основное богатство вошериевых водорослей сосредоточено в гидроморфных и почвенных биотопах и именно эти биотопы показывают наибольшие флористические связи. В связи с этим фактом можно предположить, что на гомогенизацию состава биотопов, которые формируются в наземно-воздушной

среде, влияет уже атмосферная влага, а не просто близость к водоёмам. Иными словами, если достаточная для нормального развития водных и амфибиальных вошерий влажность обеспечивается постоянным или хотя бы кратковременным обводнением, то в случае почвенных вошерий она может быть обеспечена только регулярными и обильными жидкими осадками (дождь, морось, роса) и высокой влажностью воздуха.

Таким образом, в Верхневолжье, как и в Прибайкалье, водный фактор смягчает контраст условий и тем самым влияет на биотопическое распределение вошериевых водорослей, но в каждом случае он выступает трансформированным из-за местных климатических условий.

ГЛАВА 7

АНТРОПОГЕННОЕ РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА *VAUCHERIA COMPACTA*

В главе рассмотрен уникальный случай антропогенного изменения ареала у североатлантического вида *V. compacta*, который представлен на территории России разнообразностью, распространённой преимущественно в эстуариях.

Глава начинается с рассмотрения первых находок вида за пределами нативного ареала в каскаде водохранилищ Волги и приведения наблюдений, доказывающих натурализацию вида в них. В 2017–2019 гг. вид был обнаружен в Ярославской обл. (г. Углич, г. Рыбинск, д. Назарово, г. Гутаев, г. Ярославль, п. Волга Ярославского р-на, с. Туношна, пгт Некрасовское), Нижегородской обл. (г. Балахна), в Волгоградской обл. (г. Волгоград) и на берегах Финского залива, который составляет часть нативного ареала (Санкт-Петербург, Ленинградская обл.). Находки в водохранилищах Волги оказались самыми континентальными из всех известных, удалены по прямой на 800–1600 км от основного ареала и принадлежали бассейну, естественно-исторически разобщённому с морями Атлантического океана. *V. compacta* var. *dulcis* стал рассматриваться чужеродным для водохранилищ Волги, поскольку возникновению волжских популяций естественной ситуации должны были препятствовать водораздельные поверхности, изолирующие бассейн реки от Мирового океана (Vishnyakov, 2017; Вишняков, 2018в).

В диссертации проведен анализ распределения местонахождений *V. compacta* var. *dulcis*, который свидетельствует о приуроченности вида к верхним зонам нижних бьефов плотин, которые характеризуются более напряжённым уровнем режимом из-за неравномерной работы ГЭС в суточном и недельном режимах. Местонахождения в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища (Углич), на речном участке Чебоксарского водохранилища (Балахна) и в Волге в Волгограде попадают под влияние Угличской, Нижегородской и Волгоградской ГЭС соответственно. На речной участок Горьковского водохранилища в зоне влияния Рыбинской ГЭС приходится 9 местонахождений, из которых 7 приурочены к берегам непосредственно Волги. Размах возможных колебаний уровня воды в нижних бьефах этих плотин значителен и может достигать 2.5 м, что симулирует приливно-отливные явления в нативной части ареала. В главе дан подробный анализ гидрологической обстановки в нижних бьефах соответствующих плотин с привлечением данных литературы (Буторин, 1969; Грин, 1971; Гидрометеорологический..., 1975; Эдельштейн, 1998; Беркович, 2012; и др.). Кроме того, в результате наблюдений выявлено ещё три фактора, которые могут контролировать распространение вида в волжской части ареала: морфология берегов и доступность подходящих грунтов, степень зарастания берегов прибрежно-водными растениями и антропогенное нарушение растительности берегов. По результатам обсуждения этих и других вопросов в диссертации представлена модель инвазии.

Экосистема-донор: Балтийское море.

Экосистема-реципиент: речные участки волжских водохранилищ с напряжённым режимом колебания уровней воды из-за работы ГЭС.

Ресурс приспособительных реакций: широкая экологическая амплитуда вида, эвригалинность, активное бесполое размножение, быстрый рост дернин, устойчивость к загрязнению воды.

Вектор расселения: изначально транспорт балластных вод, саморасселение из натурализовавшихся популяций.

Время вселения: вероятно, 60-е гг. XX века, совпало с интенсификацией судоходства по Волго-Балтийскому водному пути.

Приобретённый ареал: ленточный, дизъюнктивный, стабильный.

Эффект вселения: стабилизация грунтов, задержка семян влаголюбивых трав.

Появление вошерии в Волге объяснено концепцией свободных ниш экосистемы-реципиента (Биологические..., 2004). Проведённое исследование впервые позволило говорить, что натурализация гидробионта может быть обусловлена сходством динамических характеристик водоёма-донора и водоёма-реципиента. В контексте экологической биогеографии это исследование дало новый пример резкого изменения ареалов пресноводными и галотолерантными водорослями в исторически обозримый период. *V. compacta* var. *dulcis* выделяется из всех водорослей-вселенцев необычной причиной натурализации, а также тем, что в новоприобретённой части ареала вид сохраняет анцестральную экологическую характеристику – способность к обитанию только в зонах влияния суточных колебаний уровня воды.

ГЛАВА 8

ПРОБЛЕМЫ ОХРАНЫ РЕДКИХ ВИДОВ

Диссертация оканчивается главой, в которой объектом исследования стала редкость вошериевых водорослей. Выделены разные формы редкости (сиффузная, диффузная), при этом сделан вывод, что в группе вошериевых водорослей редкость надо считать реальным явлением, требующим внимания в созологическом отношении.

Поскольку в практике выявления нуждающихся в охране видов первоочередного внимания заслуживают виды, созологическая оценка которым дана в других регионах, проанализировано состояние вошериевых водорослей в красных книгах и красных списках Германии, Австрии, Венгрии, Словакии, Украины, Норвегии, Бангладеш, Австралии, Ленинградской и Омской областей России. Затем рассмотрены общие проблемы охраны эфемерно появляющихся водорослей с конкретными примерами за годы наблюдений в Прибайкалье и Верхневолжье. Сделан вывод, что защита биотопов от антропогенного влияния не может считаться эффективным методом охраны.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Ревизия таксономического состава вошериевых водорослей на основе морфологического подхода показала, что они представлены в России бóльшим числом видовых и внутривидовых таксонов, чем представлялось ранее (35 против 19). По оригинальным данным установлено 30 видов и разновидностей из родов *Asterosiphon* и *Vaucheria*, включая 16 новых для страны. Встречающиеся в России виды рода *Vaucheria* относятся к 8 секциям.

2. Морфология встреченных таксонов в целом хорошо соответствует изначальным диагнозам или поздним дополняющим описаниям. Расширены представления о диапазонах варьирования количественных признаков, описаны ранее неизвестные варианты качественных признаков, что уточнило морфологические характеристики некоторых таксонов.

3. Предложены новые таксономические решения. Анализ типового материала *V. rostellata* позволяет восстановить применение этого названия к вошерии с множественными радиально-симметричными оогониями, широко известной как *V. aversa*. Морфы, имеющие одиночные или парные дорсивентральные оогонии, должны быть приняты как самостоятельные виды. Наблюдением за скульптурой зрелых ооспор в материалах из Сибири и севера Европейской территории России обоснована синонимизация *V. terrestris* var. *major* и *V. terrestris* var. *nuoljae*. Таксон под этими названиями предложено рассматривать в новом ранге.

4. Рассмотрение вопросов номенклатуры показало, что часть принятых в работе названий по разным причинам не соответствуют требованиям действительного обнародования: *Hercyniana*, *V. compacta* var. *dulcis*, *V. hercyniana*, *V. lii*, *V. prolifera* var. *reticulospora*. Три названия являются провизорными: *V. megalaversa*, *V. pseudaversa*, *V. nuoljae*. Комбинация *Asterosiphon dichotomus* (Kützing) Vishnyakov валидизирована в контексте решения вопроса о правильности выбора *A. dichotomus* типом рода и датирования названия рода 1940 г.

5. Новые находки скорректировали представления об ареалах вошериевых водорослей главным образом в сторону их расширения. При этом опровергнуто мнение о широком распространении в России *V. dichotoma* и *V. geminata*. Для *V. compacta* var. *dulcis* показано антропогенное приращение ареала Волгой в результате неравномерной работы ГЭС.

6. Флора вошериевых водорослей России сформирована на основе мультирегиональных и голарктических видов с широкими экологическими амплитудами. Распространение вошериевых водорослей определяется экологически и может быть климатозависимым.

7. Анализ вопросов, связанных с охраной редких видов, не даёт оснований для причисления вошериевых к охраняемым объектам флоры. Индивидуальные меры, связанные с запретом нарушения биотопов, не могут считаться целесообразными для охраны эфемерно появляющихся водорослей.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК РФ (включая статьи из баз Scopus и Web of Science):

Вишняков, В.С. 2015. Морфология и распространение новых для России видов *Vaucheria* (Xanthophyceae). *Ботанический журнал* 100(9): 909–927.

Вишняков, В.С. 2016. *Vaucheria birostris* (Xanthophyceae), новый для России редкий вид из Верхнего Приангарья. *Ботанический журнал* 101(3): 287–293.

Вишняков, В.С., Романов, Р.Е. 2017. *Vaucheria schleicheri* (Xanthophyceae) в Азиатской России: новые находки и проблемы охраны вида. *Ботанический журнал* 102(1): 87–97.

Vishnyakov, V.S. 2019. Representatives of genera *Botrydium* Wallroth and *Vaucheria* De Candolle (Xanthophyceae) in the South of Baikal Region (Russia). *International Journal on Algae* 21(1): 25–42 (версия: Вишняков, В.С. 2018. Виды родов *Botrydium* Wallroth и *Vaucheria* De Candolle (Xanthophyceae) юга Прибайкалья (Россия). *Альгология* 28(4): 461–476).

Vishnyakov, V.S. 2019. Validation of the name *Asterosiphon dichotomus* (Xanthophyceae). *Phytotaxa* 404(7): 297–300.

Вишняков, В.С. 2019. *Vaucheria medusa* (Xanthophyceae) – новый для России вид из Финского залива. *Ботанический журнал* 104(5): 797–802.

Публикации в других изданиях:

Вишняков, В.С. 2019. Местонахождения вошерий (*Vaucheria*, Xanthophyceae) в Иркутской области и Республике Бурятия. *Труды Института биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН* 85(88): 44–58.

Вишняков, В.С. 2014. Находки вошерий (*Vaucheria*, Xanthophyceae) в Южном Прибайкалье и Верхнем Поволжье. В сб.: *Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге*: Материалы докладов 3 Международной научной конференции (24–29 августа 2014 г., Борок). Ярославль, с. 34–36.

Романов, Р.Е., Чемерис, Е.В., **Вишняков, В.С. 2014.** Макроскопические водоросли континентальных водных экосистем. Streptophyta: Charales, Rhodophyta, Xanthophyta: *Vaucheria*. В сб.: *Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге*: Материалы докладов 3 Международной научной конференции (24–29 августа 2014 г., Борок). Ярославль, с. 96–98.

Vishnyakov, V.S. 2017. *Vaucheria compacta* (Xanthophyceae), an Atlantic coastal macroalga newly found in the Volga River. In: *Invasion of alien species in Holarctic (Borok-5)*: Abstracts of the V International Symposium. Yaroslavl: Filigran, p. 140.

Вишняков, В.С. 2018. Вошериевые водоросли России: некоторые результаты и перспективы исследований. В сб.: *Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге*: Материалы докладов IV Всероссийской научной конференции с международным участием (24–28 сентября 2018 г., г. Санкт-Петербург). СПб.: Реноме, с. 94–98.

Вишняков, В.С. 2018. *Vaucheria compacta* (Xanthophyceae) – новый для России атлантический вид, недавно найденный в Волге и Финском заливе. В сб.: *Материалы IV (XII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге 22–28 апреля 2018 года*. СПб.: БИН РАН, с. 19.