

РЕВИЗИЯ *VAUCHERIA* SECT. *TUBULIGERAE* (XANTHOPHYCEAE) В РОССИИ

© 2021 г. В. С. Вишняков

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
пос. Борок, Ярославская обл., 152742, Россия
e-mail: aeonium25@mail.ru

Поступила в редакцию 21.10.2020 г.
После доработки 01.04.2021 г.
Принята к публикации 07.04.2021 г.

В настоящей работе представлены новые данные по секции *Tubuligerae* рода *Vaucheria* в России. Объем секции расширен описанием двух новых видов — *V. pseudaversa* sp. nov. и *V. megalaversa* sp. nov. Восстановлено забытое название *V. rostellata* вида, широко известного как *V. aversa*. В России секция представлена 6 таксонами (5 видами и 1 разновидностью), из которых 4 приводятся впервые (*V. megalaversa*, *V. prolifera*, *V. prolifera* var. *reticulospora*, *V. rostellata*), 1 является условно новым (*V. pseudaversa*) и 1 был известен ранее под другими названиями (*V. fontinalis*). Составлены морфологические описания, характеризующие изученные материалы, приведены сведения по синонимике, таксономии, распространению и экологии.

Ключевые слова: *Vaucheria*, новые виды, новые находки, морфология, распространение, Россия

DOI: 10.31857/S0006813621070103

Vaucheria DC. — один из самых крупных родов желтозеленых водорослей (Xanthophyceae), который описан в 1801 г. (Candolle, 1801) и в настоящее время включает ~60 видов, распространенных в морских, пресноводных и влажных наземных местообитаниях. Представители рода во многих случаях легко распознаются невооруженным глазом, однако точное определение требует тщательных микроскопических исследований для обнаружения гаметангиев, признаки которых традиционно используются для описания секций, видов и внутривидовых таксонов.

Настоящая работа нацелена на ревизию таксономического разнообразия секции *Tubuligerae* (Walz) Heering в России. Эта секция традиционно включала виды с сидячими продолговато-цилиндрическими латеральными антеридиями, прорывающимися на вершине неправильной щелью (Walz, 1865; Heering, 1907), но потом была расширена за счет включения видов с коротко-цилиндрическими и почти мешковидными антеридиями, которые ранее следовало относить либо к *Pseudanomalae* Jao et Ley, либо к *Globiferae* (Heidinger) Heering (Entwisle, 1988). Секция объединяет 7–10 видов, у части которых выделены разновидности и формы. За отличительные признаки принимаются расположение гаметангиев, тип симметрии оогониев, форма оогонимальной

полости после формирования ооспоры, а в некоторых случаях и скульптура спорных оболочек (в группе *V. prolifera* Dang.). Виды обитают на влажных почвах, отмелях и в водоемах, главным образом пресных, реже солоноватых; но типично морских среди них нет. Для России были известны только *V. fontinalis* (L.) T.A. Chr. (как *V. ornithocephala* C. Agardh) и *V. aversa* Hassall (Zauer, 1977). Наши исследования последних восьми лет привели к обнаружению этих и других видов секции и существенно поменяли представления об их распространении.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в основном на сборах, проведенных в 2012–2020 гг. на территории Вологодской, Воронежской, Иркутской, Нижегородской, Ярославской областей, Краснодарского края, Республик Адыгея и Бурятия. На наличие интересных водорослей тщательно осматривались разнотипные водные, гидроморфные и почвенные биотопы. В ряде случаев снимались такие абиотические показатели, как pH и электропроводность воды с помощью портативных анализаторов фирм Hanna Instruments Ltd. и Gain Express Holdings Ltd. Материал собирался в чистые емкости, предотвращающие сдавливание и загрязне-

ние; в наземных биотопах водоросли обычно срезались ножом вместе с верхним слоем грунта. Материал по возможности изучался в живом состоянии и обрабатывался в течение ближайших двух дней, и тогда фиксация проводилась уже после того, как он был разобран и определен. В остальных случаях материал сразу фиксировался во избежание порчи. Для водных форм использовался 4%-ный формалин или 70%-ный этанол, наземные формы высушивались на воздухе или в сушильном шкафу при комнатной температуре, но часть их пропитывалась фиксатором для лучшей сохранности гаметангиев. Материал предварительно исследовался на наличие репродуктивных структур с использованием стереомикроскопа фирмы Opto-Edu Co Ltd. при увеличении до $\times 50$, при этом сухой материал размачивался. При подготовке к микроскопированию на большем увеличении материал тщательно отмывался от частиц грунта и перифитона, проводилось растворение карбонатов. Из каждого образца изготавливалось по 4–10 (до 30) временных водных или полупостоянных глицериновых препаратов, для чего каждый образец опробовался с нескольких мест. Препараты изучались с использованием лабораторного светового микроскопа (Opto-Edu Co Ltd.) в диапазоне увеличений $\times 40$ –1000. Результаты наблюдений документировались микрофотографиями с использованием фотокамер и программы ImageView. Изученные образцы сохранены в коллекции, которая находится в лаборатории альгологии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (IBIW). Дополнительно изучались гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE) и IBIW.

Таксономическая обработка материала основана на анализе протоколов названий XIX века (Kützing, 1834; Hassall, 1843, 1845), последующих таксономических работ (Kützing, 1845, 1849, 1856; Walz, 1865; Oltmanns, 1895; Götz, 1897; Birckner, 1912; и др.) и сравнительном изучении морфологии. Кроме того, изучались эталонные образцы – эксикаты серий “*Algarum aquae dulcis Germanicarum*” и “*Algae aquae dulcis exsiccatae*” по изданиям, хранящимся в LE. Во внимание в первую очередь принимались признаки генеративной сферы, дифференциальное значение которых общепризнано для видов: число и размер гаметангиев, их форма и расположение, степень заполнения ооспорой оогония, скульптура спорных оболочек (Entwisle, 1988). Для анализа количественных признаков у каждого образца выполнялось по 10–15 случайных измерений нескольких основных параметров: диаметр вегетативных нитей, длина и ширина (диаметр) антеридиев, оогониев, ооспор, иногда толщина оболочек

ооспор. Измерения параметров гаметангиев и ооспор производились только в тех случаях, когда в профиль четко просматривались их дорсальная и вентральная стороны. У ооспор широко-эллипсоидной формы, анфас круглых, а в профиль эллиптических, точному измерению доступен только диаметр. Измерение ширины (толщины) таких ооспор производилось при легком надавливании на покрывное стекло со сдвигом, когда ооспоры могли занять профильное расположение. Хиатус, или перерыв, признака, выявившийся при сравнении образцов между собой, рассматривался как вероятное свидетельство таксономической неоднородности материала. Невозможность найти носителей промежуточного состояния признака давала основание описать новые виды. Протоколы новых названий составлены по правилам и рекомендациям Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений (Turland et al., 2018). Голотипы помещены в коллекцию IBIW, изотипы – в LE.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Vaucheria DC., 1801, Bull. Sci. Soc. Philomath. Paris, 3(51): 20.

Тип (лектотип): *V. disperma* DC. (Silva, 1952: 256).

Sect. *Tubuligerae* (Walz) Heering, 1907, Jahrb. Hamburg. Wiss. Anstalten, 24: 132.

≡ *Vaucheria* [без указания ранга, “группа”] *Tubuligerae* Walz, 1865, Univ. Izv., Kiev, 11: 21.

Тип (лектотип): *V. sericea* Lyngb. (Entwisle, 1988: 56).

Виды однодомные. Гаметангии сидячие на нитях, антеридии своими вершинами ориентированы к оогониям. Антеридии трубковидные, латеральные или апикальные. Оогонии обычно птицеголовой формы, сильно расширенные в средней части, с разнообразно ориентированными по отношению к нити клювами, одиночные или в группах, в которых расположены в ряд один за другим. Ооспоры заполняют оогонии полностью, широко эллипсоидные. В России обнаружено 6 таксонов (5 видов и 1 разновидность), из них 2 вида описываются в данной работе как новые. Ниже дается ключ к их определению.

1. Ооспора заполняет оогоний, оставляя периферическую оогонияльную полость 2

– Ооспора заполняет оогоний, оставляя дистальную и(или) проксимальную оогонияльные полости 4

2. Оогонии в числе 1 или 2, резко билатерально-симметричные, клюв оогония крючковидно изогнут в сторону нити и тела оогония 3

– Оогонии обычно в числе 2–5, почти радиально-симметричные, клюв оогония ориентирован косо вверх или горизонтально **1. *V. rostellata***

3. Оогонии 92.5–152.5 мкм дл. (по горизонтальной оси) **2. *V. pseudaversa***

– Оогонии 180–350 мкм дл. **3. *V. megalaversa***

4. Антеридии апикальные, при ооспоре имеется дистальная оогониальная полость 5

– Антеридии латеральные 6

5. Оболочка ооспор в поперечном сечении равномерно слоистая **4. *V. prolifera***

– Оболочка ооспор в поперечном сечении пронизана темными каналами. **5. *V. prolifera* var. *reticulospora***

6. Ооспора плотно контактирует со стенками оогония, оставляя дистальную и проксимальную оогониальные полости, оогонии на коротких ножках **6. *V. fontinalis***

– Ооспора неплотно контактирует со стенками оогония, оогонии сидячие **1. *V. rostellata* (частично)**

1. *V. rostellata* Kütz., 1834, Alg. Aq. Dulc. Germ. Dec., 12: № 117. (рис. 1)

= *V. aversa* Hassall, 1843, Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 1, 11: 429. ≡ *V. ornithocephala* var. *aversa* (Hassall) Kütz., 1849, Sp. Alg.: 488.

Тип: не обозначен; типовый материал тиражирован в эксикатах. Вид описан из Германии: “In stagnis prope Wurzen, in Saxonia. Martio 1834”.

Морфология части типового материала из LE (рис. 1, 1–3). Нити ровные 80–90 мкм в диам. Антеридии сидячие или на едва заметных ножках, трубковидные, прижатые к нити или приподнимающиеся, 118–130 × 41–43 мкм. Оогонии в группах по 2–5, сопровождаются двумя антеридиями, радиально-симметричные, с коротко оттянутыми верхушками (клювами), ориентированными косо вверх или горизонтально, 165–186 × 105–120 мкм. Ооспоры широко эллипсоидные, в зрелом состоянии красновато-коричневые, 99–124 мкм в диам., ~80 мкм толщ. После образования ооспоры остается периферическая оогониальная полость. Морфология образца из Краснодарского края (рис. 1, 4–7) в целом близка автентичным. Нити 70–100 мкм в диам., антеридии 105–122.5 × 42.5–45 мкм, оогонии 190–220 × 130–141.25 мкм, ооспоры 117.5–132.5 мкм в диам.

Изученные образцы. Россия, Краснодарский край, Туапсинский р-н, р. Нечепсуха в пос. Новомихайловский, у левого берега перед пешеходным мостом, временная протока, в которую разгружаются родники, редко, 23 VII 2019, *Vishnyakov, Belyakov V-469*. Германия, Саксония. In stagnis prope Wurzen, in Saxonia. Martio 1834. Alg. Aq. Dulc. Germ. Dec. 12, 1834, № 117 (LE!).

Размеры оогониев и ооспор в образце из России несколько превышают таковые в автентичных образцах. Эти различия могут быть связаны с небольшими выборками материала, явно недостаточными для полноценных морфометрических исследований. Так, в нашем образце V-469 обилие фертильных нитей интересующего вида было очень низким. Эксикаты в LE были невелики, и, поскольку изучение гербарных образцов *Vaucheria* неизбежно носит деструктивный характер, мы тоже были ограничены в материале. Однако выявленные значения в целом попадают в диапазон ранее известных для *Vaucheria* с такой же морфологией (например, Rieth, 1963 – только данные для образцов из Форгарца; Raida et al., 2020; в обоих случаях как *V. aversa*).

Название *V. rostellata* было обнародовано в 12-й части серии эксикат “Algarum aquae dulcis Germanicarum” (Kützing, 1834). В последующих работах (Kützing, 1845, 1849) описание было изменено, но не сопровождалось рисунками, по которым морфологию вида было бы легче интерпретировать. В 1843 и 1845 гг. были опубликованы работы А.Н. Hassall (Hassall, 1843, 1845), в которых был описан *V. aversa* и приведен рисунок. Рисунки *V. rostellata* впервые были обнародованы только более 20 лет спустя со времени первого описания в литографической серии “Tabulae phycologicae” (Kützing, 1856: 21, fig. 58: 4). На них показаны фрагменты нитей с семью оогониями и одиночными оогониями.

В LE найдены эксикаты “Algarum aquae dulcis Germanicarum” в разобранном состоянии. Они представляют собой разделенные гербарные листы, которые наклеены на картон, либо помещены в конверты, проштампованные сокращением названия серии “Alg. aq. dulc. Germ.”. Все они имеют типографские этикетки нумерованных видовых названий. Два эксиката *V. rostellata* выпуска 1834 г. снабжены одинаковыми этикетками с № 117. Один имеет подпись руки, видимо, самого автора вида: “Saxonia Kützing 1834”, другой, с наклейкой “Herbarium Horti Petropolotani”, снабжен рукописным описанием, дословно соответствующим протологу. Микроскопирование эксикат *V. rostellata* убедило, что содержащиеся в них образцы представляют именно вид с множественными оогониями (наблюдались в группах до 5) почти радиальной симметрии, с ко-

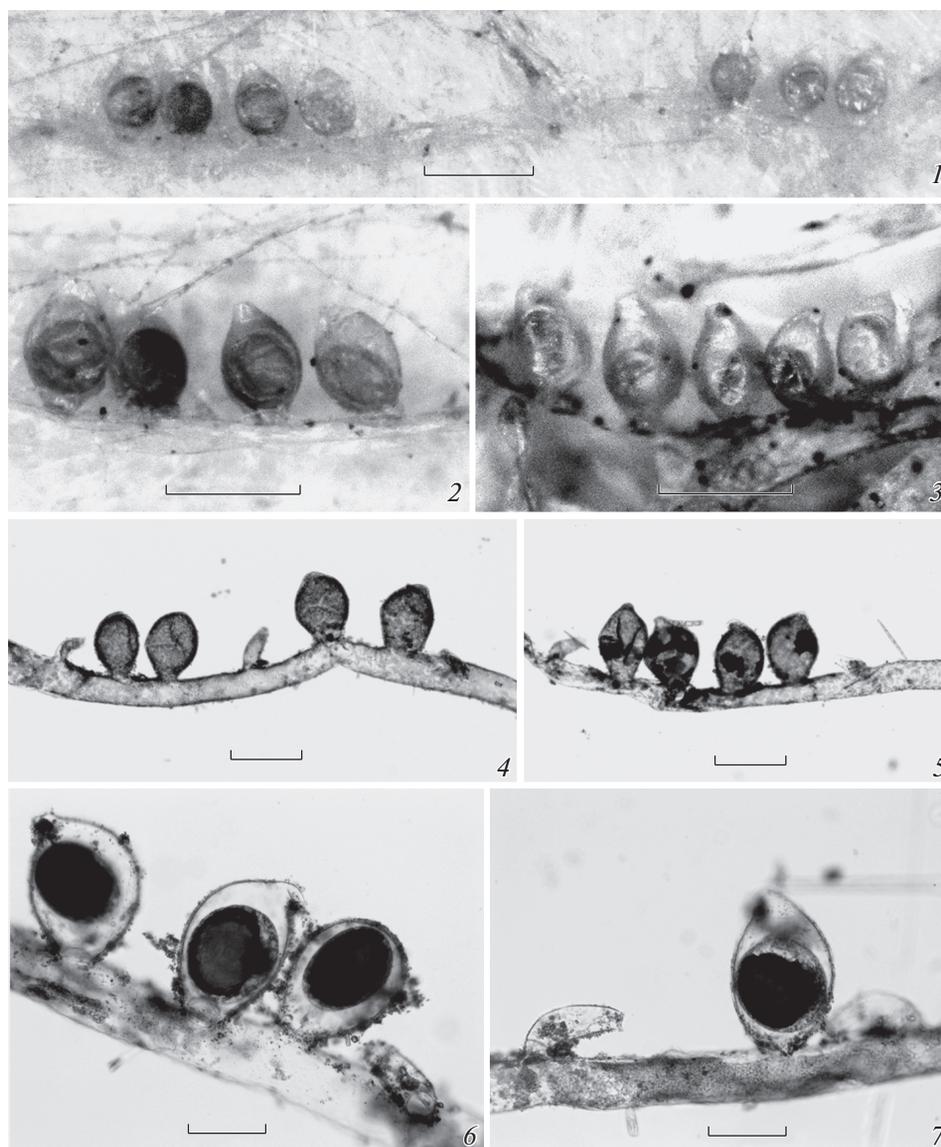


Рис. 1. Морфология *Vaucheria rostellata*.

1–3 – эксикат № 117 Alg. aq. dulc. Germ. 1834, LE; 4–7 – образец из р. Нечепсуха, Краснодарский край, V-469. Масштабные линейки: 1 – 250 мкм, 2–5 – 200 мкм, 6, 7 – 100 мкм.

Fig. 1. Morphology of *Vaucheria rostellata*.

1–3 – exsiccate specimen № 117 Alg. aq. dulc. Germ. 1834, LE; 4–7 – specimen from the Nechepsukha River, Krasnodar Territory, V-469. Scale bars: 1 – 250 μm , 2–5 – 200 μm , 6, 7 – 100 μm .

роткими клювами, ориентированными косо вверх (рис. 1, 1–3). Они хорошо соответствовали рисункам из “*Tabulae phycologicae*” (Kützing, 1856).

Я.Я. Вальц (Walz, 1865), по-видимому, не знал о существовании эксикат 1834 г., полагая, что *V. rostellata* был описан в 1849 г. в “*Species Algaeum*”; поэтому он свел название *V. rostellata* в синонимы *V. aversa*. Он также первым обратил внимание на неадекватность описания *V. rostellata* в части одиночных оогониев. Критическое сравне-

ние протологов *V. rostellata* и *V. aversa* и позднее опубликованных работ позволяет согласиться с мнением, что это названия одного и того же вида. Мы полагаем, что неадекватность ранних описаний и длительное отсутствие рисунков стали причинами забвения *V. rostellata*, а авторитет работы Вальца – закрепления за видом неприоритетного названия.

Между тем, анализ проблемы определения этого вида показал, что уже с конца XIX века название *V. aversa* стали применять к морфам с била-

терально-симметричными оогониями, длина которых измеряется уже по горизонтальной оси, а клювы в виде коротких хоботков изогнуты в сторону нити и к вентральной стороне оогониев (Oltmanns, 1895; Götz, 1897). Исследователи, в XX веке затрагивавшие проблему таксономии *V. aversa*, были склонны интерпретировать различия по форме оогониев следствием полиморфизма. Удивительно, что форма оогониев не воспринималась как таксономически значимый признак. J.L. Blum (1972) констатировал только два типа оогониев в изученных им американских коллекциях, отмечая, что те или иные образцы являют морфологию только одного типа или обоих вместе. Между тем, конкретные образцы, которые имели бы оогонии сразу двух типов, он не процитировал. Много внимания вопросу полиморфизма у *V. aversa* уделил A. Rieth (1963), который в связи с обнаружением морфы с резко билатеральными оогониями во Внутренней Монголии дополнительно представил результаты своих исследований образцов из Немецкого среднегорья. Им была составлена схема перехода от одного типа оогониев к другому, рисунки для которой получены из различных литературных источников (Rieth, 1963: 291; воспроизведены в: Zauer, 1977: Plate 18). И хотя Rieth отмечал устойчивый характер отличий между разными популяциями по форме оогониев, он посчитал невозможным таксономически поделить этот вид. Между тем, он обратил внимание на то, что морфы с билатерально-симметричными оогониями с загнутыми в сторону нити клювами, какие он наблюдал в Китае и Германии, отличаются от *V. aversa* в понимании его автора. Л.М. Зауер (Zauer, 1977), имея в виду данные этих авторов, тоже поддержал идеи полиморфизма оогониев и возможности встретить их разные типы в одной популяции.

Насколько известно, V. Birckner (1912) был первым, кто указал на морфу с билатерально-симметричными оогониями как на отдельный вид, понимая при этом, что *V. rostellata* и *V. aversa* — это названия одного и того же вида с радиально-симметричными оогониями. Исследовав не только состояние вопроса, но и новые материалы из европейской части России и Сибири, мы находим необходимым поддержать это мнение и восстановить применение приоритетного названия *V. rostellata* только к морфе с радиально-симметричными оогониями; морфы с билатерально-симметричными оогониями описываются ниже как новые виды.

Примечание. *V. rostellata* сходен с *V. fontinalis*, на что ранее обращали внимание (Rieth, 1963). Оба вида характеризуются многочисленными оогониями, сгруппированными в ряд обычно по 2–5. Между тем, эти виды резко отличаются раз-

мерами нитей и оогониев, а также формой последних: у *V. rostellata* они сидячие, широкие в основании, к верхушкам внезапно суженные.

Распространение. Европа (во всех случаях как *V. aversa*): Германия (Rieth, 1963: fig. 4; Heering, 1907: fig. 61, образец из Киля; Krieg et al., 1988: 618, fig. 3), Польша (Krzyk, 2001: 170, fig. 2: 13, 4: 2; Żelazna-Wieczorek, 2002: 132, fig. 4–6), Украина (Raida et al., 2020), Франция (Heering, 1907: fig. 61, образец из Нормандии), Великобритания (фотографии в AlgaeBase; Guiry, Guiry, 2020); Северная Америка: США — ХанOVER (как *V. aversa*, Blum, 1972: fig. 31: b). Не вызывающие сомнений находки в ряде стран Западной, Центральной Европы и в одном штате США выявляют дизъюнктивный ареал вида, находящийся в умеренных широтах приатлантических регионов. Несмотря на то, что вошерии с названием *V. aversa* неоднократно указывались для России (анализ литературы дан в: Vishnyakov et al., 2020), среди них не было экземпляров с морфологией *V. rostellata*. Таким образом, это новый для России вид, пока известный из единственного местонахождения в Причерноморье.

Экология. Пресные и солоноватые воды. В эстуарии р. Эльба этот вид встречается в пресноводной и олигогалинной зонах прилива (Krieg et al., 1988). Экология вида в континентальных биотопах изучена слабо. Имеющиеся сведения позволяют считать *V. rostellata* характерным для водоемов широкого диапазона минерализации воды. В Польше основными местообитаниями выступают мелкие пресные водоемы, наполняющиеся талыми водами, а также переувлажненные почвы и отмели, на которых он образует плотные частично погруженные в воду маты (Żelazna-Wieczorek, 2002). В новом местонахождении в р. Нечепсуха вид был приурочен к берегу временной протоки, в которую разгружаются мелкие родники. Ближе к основному руслу электропроводность воды составляла 400 мкСм/см, pH — 8.17. Таломы в этих условиях были сильно инкрустированы карбонатами.

2. *V. pseudaversa* Vishnyakov, sp. nov. (рис. 2)

— *V. aversa* auct.

Description. Filaments moderately branched, 30–95 µm in diam. Gametangial group consists of either solitary oogonium and 1 (2, rarely 3) antheridia directed their apices to oogonium, or 2 oogonia turned to the opposite sides and accompanied with 2 antheridia. Antheridia sessile or born on a very short peduncles, appressed to the filament, short-cylindrical, somewhat tapering towards the apex and opening with a wide aperture, 42.5–77.5 × 21.25–30 µm. Oogonia globose in lateral view, bilaterally symmetrical, with apex reflexed towards the filament, 92.5–175 × 93.75–155 µm. Oospores ellipsoidal (round in front

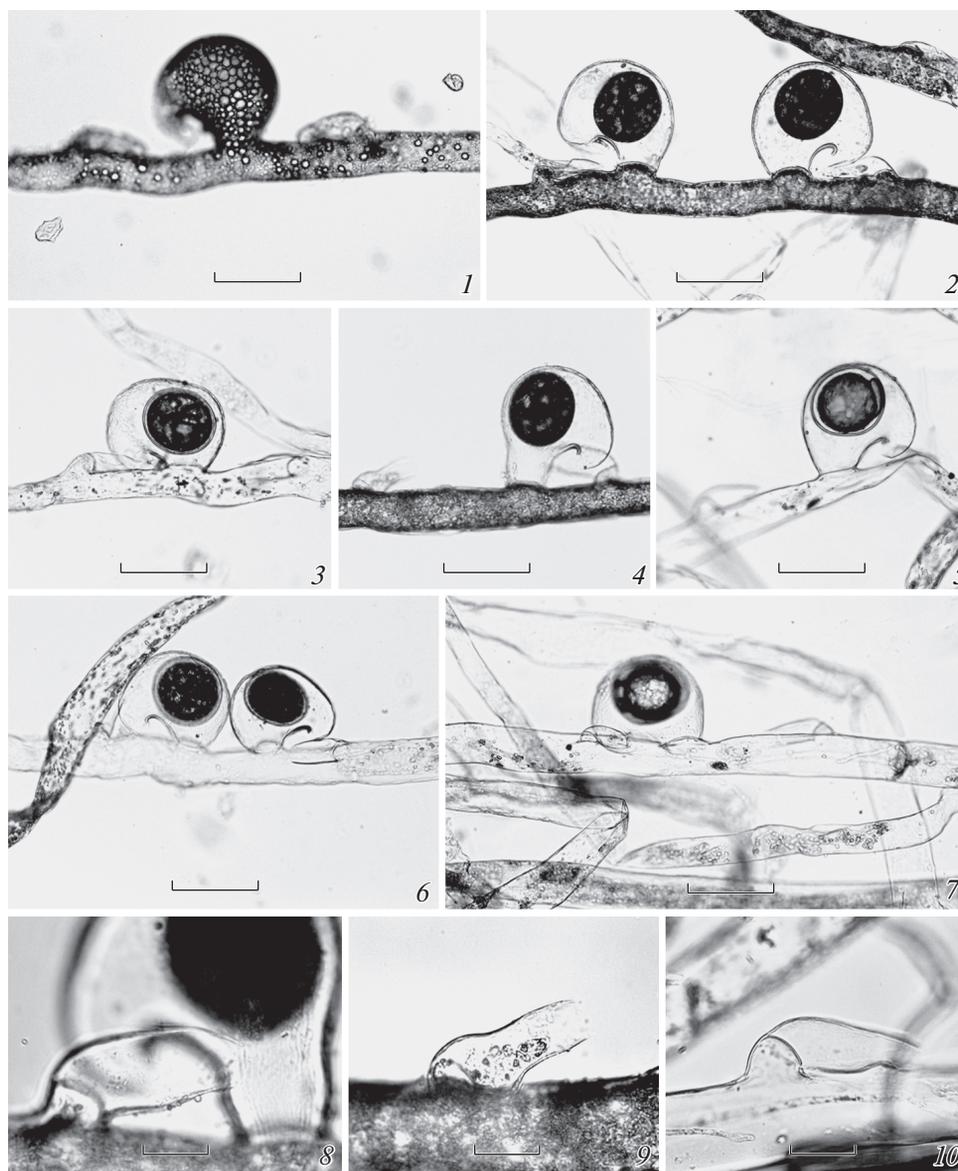


Рис. 2. Морфология *Vaucheria pseudaversa* sp. nov.

1–7 – гаметангиальные группы из 1 (2) оогониев и 2 антеридиев; 8–10 – антеридии. 1 – образец с почвы, Борок, V-336; 2–4, 6, 8, 9 – типовой образец, берег р. Дорогуча, V-322-1; 5, 7, 10 – образец с почвы, Хакусы, V-590. Масштабные линейки: 1–7 – 100 мкм, 8–10 – 30 мкм.

Fig. 2. Morphology of *Vaucheria pseudaversa* sp. nov.

1–7 – gametangial groups consisting of 1 (2) oogonia and 2 antheridia; 8–10 – antheridia. 1 – specimen from soil, Borok, V-336; 2–4, 6, 8, 9 – type specimen, bank of the Dorogucha River, V-322-1; 5, 7, 10 – specimen from soil, Khakusy, V-590. Scale bars: 1–7 – 100 μm , 8–10 – 30 μm .

view, broadly elliptical in lateral view), 67.5–102.5 \times 57.5–87.5 μm , leaving a peripheral oogonial cavity, light brown with scattered spots of red pigment when mature. Oospore wall thin, ~2.5 μm thick, with rugose internal layer. Asexual reproduction unknown.

The new species differs from *V. rostellata* in arrangement of gametangial groups and shape of oogonia. In the latter, oogonia are nearly radially symmetrical, fusiform and weakly reflexed proximally, with

apex directed away from filament; oogonia usually arise in series up to 7 and accompanied with 1 or 2 antheridia.

Type: Russia, Nizhniy Novgorod Region, Vorotynskiy district, upstream of the Dorogucha River near Kuzmiyar, 56.389755°N, 45.474392°E, riverbank, on clayey-sand substrate and wet soil, 5 IX 2018, *Vishnyakov V-322-1*, IBIW. The type presents a part of forma-

lin-fixed gathering. Fertile filaments from the type are depicted in fig. 2, 2–4, 6.

Isotype: *V*-322-2, LE.

Etymology. The species is named after the morphologically similar species, *V. rostellata*, widely known under its heterotypic synonym, *V. aversa*; prefix *pseudo-* means *false*.

Изученные образцы: Россия. Вологодская обл. Верховое болото у дер. Петряево, *V*-295 (Vishnyakov et al., 2020). Воронежская обл., Новоусманский р-н, болото Клюквенное-1, по краю болота на влажной замшелой ветоши под сабельником и осоками, 15 VIII 2019, *Vishnyakov, Prokina, Eremeev V*-577. Нижегородская обл. Правобережье р. Керженец, *V*-320, *V*-321; там же, Камско-Бакалдинская группа болот, *V*-322, *V*-323 (Vishnyakov et al., 2020). Ярославская обл., Борисоглебский р-н, канава у дороги Углич-Борисоглебск, район д. Павлово, лужа-остаток летнего эфемерного водоема, на сырой глинистой почве под болотником и ситником, 17 IX 2017, *Vishnyakov, Belyakov V*-116; там же, Брейтовский р-н, лес в окр. дер. Бор-Дорки, сырая низина со следами лосей, 14 IX 2018, *Vishnyakov V*-70, *V*-441; там же, Некоузский р-н, ручей (правый приток р. Сутка), около дороги между пос. Волга и пос. Шестихино, на сыром глинистом грунте, 14 VI 2015, *Vishnyakov, Belyakov V*-344; там же, на сырой почве, заросшей *Riccia*, 18 VI 2017, *Vishnyakov, Belyakov V*-424; там же, колеи старой грунтовой дороги к Барскому пруду за прачечной в пос. Борок, на сырой почве, листовом опаде березы и липы и в тонком слое воды, 14 VIII 2017, *Vishnyakov V*-232, *V*-425, *V*-426, *V*-438; там же, на сильно влажной гумусированной почве, 24 V 2018, *Vishnyakov V*-336; там же, колея лесной грунтовой дороги к водохранилищу в пос. Борок (ближе к “Рыбинке”), на сырой слабо замшелой почве, 29 VII 2017, *Vishnyakov V*-230; там же, обводненная колея второй лесной грунтовой дороги к водохранилищу в п. Борок, 29 VII 2017, *Vishnyakov V*-229; там же, местность “Кресты”, берег первого ручья в месте пересечения с дорогой на дер. Кузьма-Демьян, на влажной оголенной почве, мягком аллювии, растительной ветоши, 4 VI 2019, *Vishnyakov, Kuznetsova V*-50, *V*-52; там же, Переславский р-н, южный берег оз. Савельево, “коврики” на нарушенном сыром торфянистом грунте, с молодыми растениями *Ranunculus sceleratus*, 17 IX 2017, *Vishnyakov, Belyakov V*-343, *V*-392. Республика Бурятия, Северо-Байкальский р-н, курорт Хакусы, грунтовая дорога в кедрово-сосновом лесу на спуске к термальному источнику, ниже маленького родника, на влажной нарушенной почве с хвоей, 31 VIII 2019, *Vishnyakov V*-590. Финляндия, Аландские острова. Fenniae in stagno parvo ad Godby in Alandia, 17 IX 1894, Dr. K.E. Hirn, Alg. aq. dulc. exsic. 1903, 33: № 1583 (LE!).

Как и предыдущий, этот вид был широко известен под названием *V. aversa*. Нити умеренно ветвящиеся, 30–95 мкм в диам. Гаметангиальная группа состоит из одиночного оогония и 1 (2, реже 3) антеридиев, обращенных своими верхушками к оогонию; или гаметангиальную группу составляют 2 отвернутых друг от друга оогония, на которые приходится 2 антеридия. Антеридии сидячие или на очень коротких ножках, прижатые к нити, коротко-цилиндрические, несколько сужающиеся по направлению к верхушке, раскрываются широким отверстием, 42.5–77.5 × 21.25–30 мкм. Оогонии сбоку округлые, резко билатерально-симметричные, с загнутым книзу клювом, 92.5–175 × 93.75–155 мкм. Ооспоры эллипсоидные (анфас круглые, сбоку широкоэллиптические), 67.5–102.5 мкм × 57.5–87.5 мкм, оставляют периферическую оогониальную полость; в зрелом состоянии светло-коричневые с рассеянными пятнами красного пигмента. Оболочка зрелых ооспор тонкая, ~2.5 мкм толщ., иногда изнутри заметно морщинистая. Бесполое размножение неизвестно. В отличие от *V. rostellata* оогонии *V. pseudaversa* характеризуются резко проявляющейся дорсивентральностью, их клювы в виде хоботков направлены в сторону нити и тела оогония. Различна также организация гаметангиев: у *V. rostellata*, как правило, оогонии более многочисленны (до семи в ряд), в то время как у *V. pseudaversa* их не бывает больше двух.

Примечание. Типичные для вида признаки – одиночные оогонии, на каждый из которых приходится по два антеридия, и наличие периферической оогониальной полости – узнаются у водоросли, описанной из Уругвая как *V. pulchella* Arechavaleta (Arechavaleta, 1883: 26, fig. 6: 7). P. Magnus (1883) был первым, кто посчитал это название возможным синонимом либо *V. aversa*, либо *V. sericea* (= *V. fontinalis*). Тожественность этого вида *V. aversa* предполагалась и позднее (Heering, 1907; Blum, 1972), однако местонахождение типа *V. pulchella* остается неизвестным, поэтому уверенно понять, что он собой представляет, невозможно.

Распространение. Субкосмополит (во всех случаях приводился как *V. aversa*). Европа: Франция (Corillion, 1953: 66, fig. 5–8), Германия (Behre, 1961: 202, fig. 1: 4; Rieth, 1963: fig. 3), Латвия (Skuja, 1931), Молдавия (Zhilkina, 2008), Финляндия (наст. сообщение); Азия: Индия (Santra, Adhya, 1976: fig. 2), Бангладеш (Islam, 1976: fig. 1–12), Китай (Rieth, 1963: fig. 2; Wang, Bao, 1991: fig. 1: 1), Япония (Yamagishi, 1959: 76, fig. 12, 13); Северная Америка: США (Blum, 1972: fig. 31: a, c; Pecora, 1980: 388, fig. 3; Schneider et al., 1999: 238, fig. 1–3); Австралия и Новая Зеландия (Sarma, 1974: 87, fig. 1, 3, 18, 19; Entwisle, 1988: 57, fig. 105–107).

V. pseudaversa был определен в эксикате № 1583 серии “Algae aquae dulcis exsiccatæ” (Wittrock et

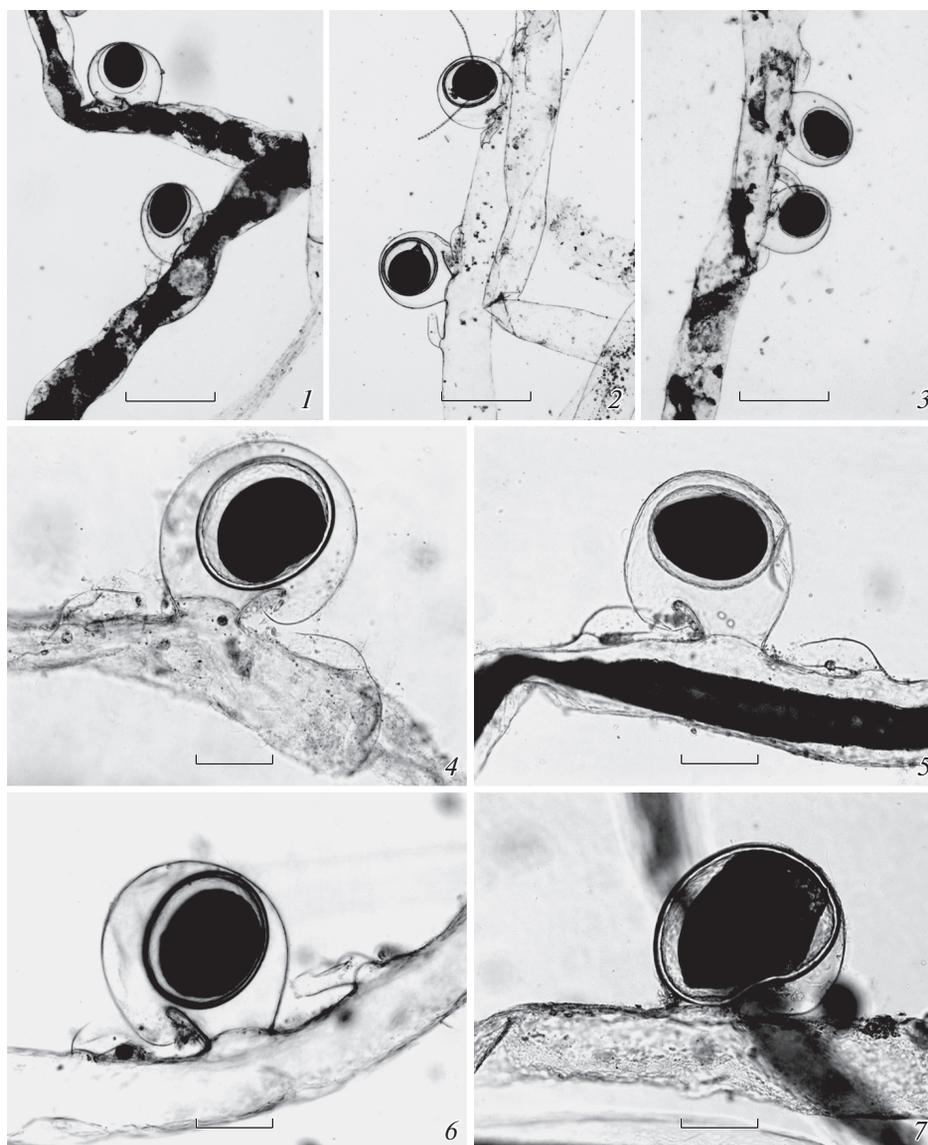


Рис. 3. Морфология *Vaucheria megalaversa* sp. nov.

1–7 – гаметангиальные группы из 1 оогония и 2 антеридиев, ооспоры оставляют периферическую оогонийную полость, кроме аномальных (7). 1, 2, 5, 7 – типовой образец, р. Бол. Котинка, V-508-1; 3, 4, 6 – образец с той же реки, V-497. Масштабные линейки: 1–3 – 300 мкм, 4–7 – 100 мкм.

Fig. 3. Morphology of *Vaucheria megalaversa* sp. nov.

1–7 – gametangial groups with 1 oogonium and 2 antheridia, oospores leave peripheral oogonial cavity, except abnormal oospores (7). 1, 2, 5, 7 – type specimen, Bolshie Koty River, V-508-1; 3, 4, 6 – specimen from the same river, V-497. Scale bars: 1–3 – 300 μ m, 4–7 – 100 μ m.

al., 1903), материал для которого происходил с Аландских островов Финляндии. К. Hirn, собравший этот материал, определил его изначально как *V. uncinata* Kütz. и *V. dillwynii* (Weber et Mohr) С. Agardh. Однако его основу составляет именно описанный здесь вид лишь с небольшой примесью ооспор другого вида, похожих по форме на те, что известны у *V. racemosa* (Vauch.) DC. Очевидно, по сидячим гаметангиям этот вид был ошибочно принят за *V. dillwynii*. Позднее Hirn (1900: 86) пе-

реопределил этот материал (“*Al. Godby* par Finström: in stagno”) как *V. aversa*, приведя этот вид еще для двух пунктов, в частности, р. Кемь в Карелии (“*Kp. Kem: in lacuna exsiccata*”). Поскольку он не отметил морфологической гетерогенности цитированных сборов, то появляется основание полагать, что все они, включая карельский, содержали вид с билатерально-симметричными резко дорсивентральными оогониями, который описан здесь как новый.

В России вошерии с морфологией *V. pseudaversa* (во всех случаях как *V. aversa*) достоверно указывались из Вологодской, Нижегородской (Vishnyakov et al., 2020), Ленинградской (Zauer, 1963) и Омской областей (Sviridenko et al., 2015), поэтому вид является новым для России условно. Находки в Ярославской, Воронежской областях и в Бурятии публикуются впервые.

Экология. Вид приурочен к влажным почвам, небольшим пресным водоемам и родникам регионов с умеренным и субтропическим климатом. Много находок было в Ярославской обл. в избыточно влажное лето 2017 г., когда вид встречался на нарушенной сырой почве в лесах, по берегам водоемов и в регулярно обводняемых колеях грунтовых дорог. Особого внимания заслуживает выявленная приуроченность вида к сфагновым болотам, загорфованным берегам озер и болотных рек — биотопов, в которых вошерии встречаются исключительно редко. Т.Д. Entwisle (1988) экспериментально показал, что морфа с билатерально-симметричными оогониями, соответствующая *V. pseudaversa*, является галофобной.

3. *V. megalaversa* Vishnyakov, sp. nov. (рис. 3)

— *V. aff. aversa* Hassall (Vishnyakov, 2019).

Description. Filaments moderately branched, 105–250 µm in diam. Gametangial group usually consists of solitary oogonium and 2 antheridia directed their apices to oogonium; rarely, gametangial group consists of 2 oogonia accompanied with 2 antheridia. Antheridia sessile or born on very short pedicels, cylindrical, somewhat tapering toward the apex, open with a wide pore, 87.5–162.5 × 35–62.5 µm. Oogonia sessile or based on short pedicels, globose in lateral view, sharp bilaterally symmetrical, with apex reflexed towards the filament, 180–350 × 157.5–300 µm. Oospores ellipsoidal, 115–268 µm in diameter, 122–165 µm thick, leaving peripheral oogonial cavity, almost black when mature. Oospore wall strongly thickened, 2.5–8.75 µm, with rugose internal layer. Asexual reproduction unknown.

The new species differs from *V. pseudaversa* by larger filaments, gametangia and oospores, although the both are morphologically similar in shape of gametangia and their arrangement.

Type: Russia, Irkutsk Region, Irkutskiy district, Bolshie Koty River, 51.906770°N, 105.073014°E, 5 IX 2012, *Vishnyakov V-508-1*, IBIW. The type presents a part of formalin-fixed gathering. Fertile filaments from the type are depicted in fig. 3, 1, 2, 5, 7.

Isotype: *V-508-2*, LE.

Etymology. The epithet reflects high morphological similarity with the species widely identified as *V. aversa*, which is described above as *V. pseudaversa*;

prefix *megal-* means *large* and it is intended to reflect enormous size of filaments, gametangia and oospores.

Изученные образцы. Иркутская обл., Иркутский р-н. Река Бол. Котинка в пос. Бол. Коты, 300–400 м от устья, 21 VI 2012, *Vishnyakov V-771*; там же, 23 VII 2012, *Vishnyakov V-830*; там же, 500 м от устья, левый короткий приток, 27 VII 2012, *Vishnyakov V-812*; там же, правый короткий приток, 250 м от устья, 26 VII 2012, *Vishnyakov V-739*; там же, 5 IX 2012, *Vishnyakov V-508*; там же, галечник по правому берегу р. Бол. Котинка, 350 м от устья, 27 VII 2012, *Vishnyakov V-497*, *V-754*; там же, ручей Жилище в пос. Бол. Коты, 30 м от устья, рядом с кладбищем, на урезе по берегам и в русле среди валунов, 23 VII 2012, *Vishnyakov V-723*; там же, 12 VII 2017, *Vishnyakov V-499*; там же, р. Черная в окр. пос. Бол. Коты, 150–200 м от устья, в небольшом зарастающем рукаве, 25 VII 2012, *Vishnyakov V-724*; там же, Слюдянский р-н, р. Тибельти в с. Тибельти, на сыром песке под мостом, 24 IX 2013, *Vishnyakov V-641*; там же, р. Мал. Быстрая, в небольшом отмежевавшемся рукаве около моста в месте пересечения трассой на Монды, 24 IX 2013, *Vishnyakov V-506*, *V-507*. Магаданская обл., Ольский р-н, р. Угликанка между пос. Ола и Гадля, на незамерзающем перекате в 4 км от Олы (дальше моста), 19 I 2014, *Mochalova* (IBIW!); там же, правый берег р. Ола, ручей, впадающий в Олу напротив устья Ланковой (“клепкинский прижим”), на каменистом дне на глубине 40–50 см, 9 II 2013, *Mochalova* (IBIW!). Республика Бурятия, Кабанский р-н, хребет Хамар-Дабан, 51°24'08.2"N 104°49'39.7"E, левый приток р. Мамай, недалеко от устья, 4 IX 2018, *Romanov V-318*, LE (дублет), изначально определен Р.Е. Романовым как *Vaucheria cf. aversa*; там же, Тункинский р-н, р. Хабухай в с. Зактуй, в воде у берегов и на сыром грунте под мостом, 22 IX 2013, *Vishnyakov V-511*, *V-776*.

Этот вид с необычайно крупными нитями и гаметангиями ранее определялся как *V. aff. aversa* с признанием потенциальной самостоятельности (Vishnyakov, 2019). Ввиду значительных отличий по важным диагностическим признакам от *V. rostellata* и *V. pseudaversa* он описан здесь как новый. Морфология *V. megalaversa* наиболее полно изучена по материалам из Прибайкалья, где были найдены массовые фертильные популяции. Нити умеренно ветвящиеся, 105–250 мкм в диам. Оогонии одиночные, в группах с двумя антеридиями; редко гаметангиальную группу составляют два оогония, на которые приходится два антеридия. Антеридии ползучие, сидячие или на очень коротких ножках, коротко-цилиндрические, несколько сужающиеся по направлению к верхушке, 87.5–162.5 × 35–62.5 мкм, раскрываются ши-

роким отверстием. Оогонии резко билатерально-симметричные, с загнутыми вниз и в сторону нити клювами, 180–350 мкм дл. (по горизонтальной оси), 157.5–300 мкм выс. Ооспоры эллипсоидные, 115–268 мкм в диам., 122–165 мкм толщ. После формирования ооспоры образуется периферическая оогонияльная полость. Оболочка зрелых ооспор сильно утолщенная, 2.5–8.75 мкм, изнутри морщинистая. Бесполое размножение неизвестно. Образцы из не замерзающих в зимний период рек Магаданской обл. были преимущественно стерильными. Они определены как *V. megalaversa* по крупным нитям (105–165 мкм в диам.), оогониям более 200 мкм в поперечнике (размеры двух оогониев с интактными стенками – 205 и 240 мкм) и ооспорам 165–200 мкм в диам.

Аномалии иногда сопровождают формирование ооспор, которые могут в редких случаях почти полностью заполнять оогонии, и тогда периферическая полость сильно редуцируется до терминальной, остающейся в клюве оогония (рис. 3, 7).

Морфологически наиболее близким видом выступает *V. pseudaversa*, однако от него *V. megalaversa* отличается более крупными нитями и гаметами: количественные значения этих признаков не перекрываются. От *V. rostellata* вид отличается не только размерами нитей и гаметами, но и формой оогониев.

Распространение. Вид пока известен только из Азиатской России: Иркутская обл., Республика Бурятия, Магаданская обл. Вполне возможно, новый вид более широко распространен в биотопах, аналогичных уже известным, в северо-восточной Сибири, Монголии и на Дальнем Востоке. В настоящее время больше всего местонахождений известно в Прибайкалье: в водотоках Приморского хребта в непосредственной близости от Байкала (реки Бол. Котинка, Черная, руч. Жилище), в водотоках бассейна р. Иркут в Тункинской котловине (реки Мал. Быстрая, Тибельти, Хабухай) и в р. Мамай на хребте Хамар-Дабан. Местонахождения компактно расположены рядом с южной оконечностью Байкала и удалены друг от друга по прямой на 57–170 км.

Ввиду того, что ближайшие к Прибайкалью интерпретируемые находки *V. aversa* были известны только в Западной Сибири (Sviridenko et al., 2015), северо-восточном Китае (Rieth, 1963; Wang, Bao, 1991), северной Индии (Santra, Adhya, 1976) и все они должны быть отнесены к *V. pseudaversa*, было высказано предположение, что этот вид (как *V. aff. aversa*; Vishnyakov, 2019) может викарнировать других представителей комплекса “*V. aversa*” в районе Байкала. Однако недавняя находка *V. pseudaversa* в районе Хакусского термального

источника на северо-восточном берегу Байкала (см. выше) изменила это предположение. Теперь показано, что в Байкальский регион заходят оба вида, при этом *V. megalaversa* распространен в водотоках горного типа, а *V. pseudaversa* – на влажной почве, как и в других частях своего обширного ареала.

Распространяется ли ареал *V. megalaversa* на Северную Америку – вопрос, возникающий в связи с находкой довольно крупной и похожей *Vaucheria* в Висконсине, США (как *V. aversa*, Prescott, 1970), для которой даны наибольшие значения основных количественных признаков: нити 65–100 мкм в диам., оогонии 180–250 × 100–125 мкм, ооспоры 80–120 мкм в диам. Однако, изученные нами материалы характеризовались в целом еще большими значениями в части размеров нитей и оогониев, особенно резко выделяясь крупными ооспорами. Хиатус по этому важному признаку между популяциями из Азии и Северной Америки остается незаполненным.

Экология. Вид встречается в водных и избыточно влажных гидроморфных биотопах (отмели с мягкими илистыми грунтами), приурочен к чистым щелочным (рН 8–8.5) маломинерализованным (около 60 мг/л) водотокам горного типа с преимущественно дождевым питанием; к таким относится и типовое местонахождение (Bashenkhaeva et al., 2005). Часто поселяется на участках с замедленным течением, у берегов на сыром грунте и на замшелых галечниках. Образует сообщества, в которых с высоким обилием могут быть встречены *V. bursata* (O.F. Müll.) C. Agardh, *V. nuoljae* (Skuja) Vishnyakov и *V. racemosa*.

4. *V. prolifera* Dang., 1939, C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris, Ser. D, 208 (4): 297, fig. A–E. (рис. 4)

Тип: не обозначен; вид описан из Франции.

Нити редко дихотомически ветвящиеся, вначале тонкие бесплодные, но постепенно расширяющиеся в толстые фертильные, 12.5–32.5 мкм в диам. (рис. 4, 1). Гаметангии возникают на концах нитей или их коротких боковых отростков. Гаметангиальную группу в типичном случае составляют один антеридий и один оогоний, обращенные друг к другу и расположенные на одной стороне нити (рис. 4, 3). В исключительно редких случаях формируются два оогония, и тогда они занимают противоположные стороны. Формирование антеридиев непосредственно на концах нитей временно терминирует их рост, который часто возобновляется рядом, и нарастание нитей продолжается симподиально. Антеридии сидячие или на очень коротких ножках, цилиндрические или раздутые, сильно изгибаются в обратную сторону, оставаясь прижатыми к нити, 28.75–37.5 × 15–17.5 мкм. По-

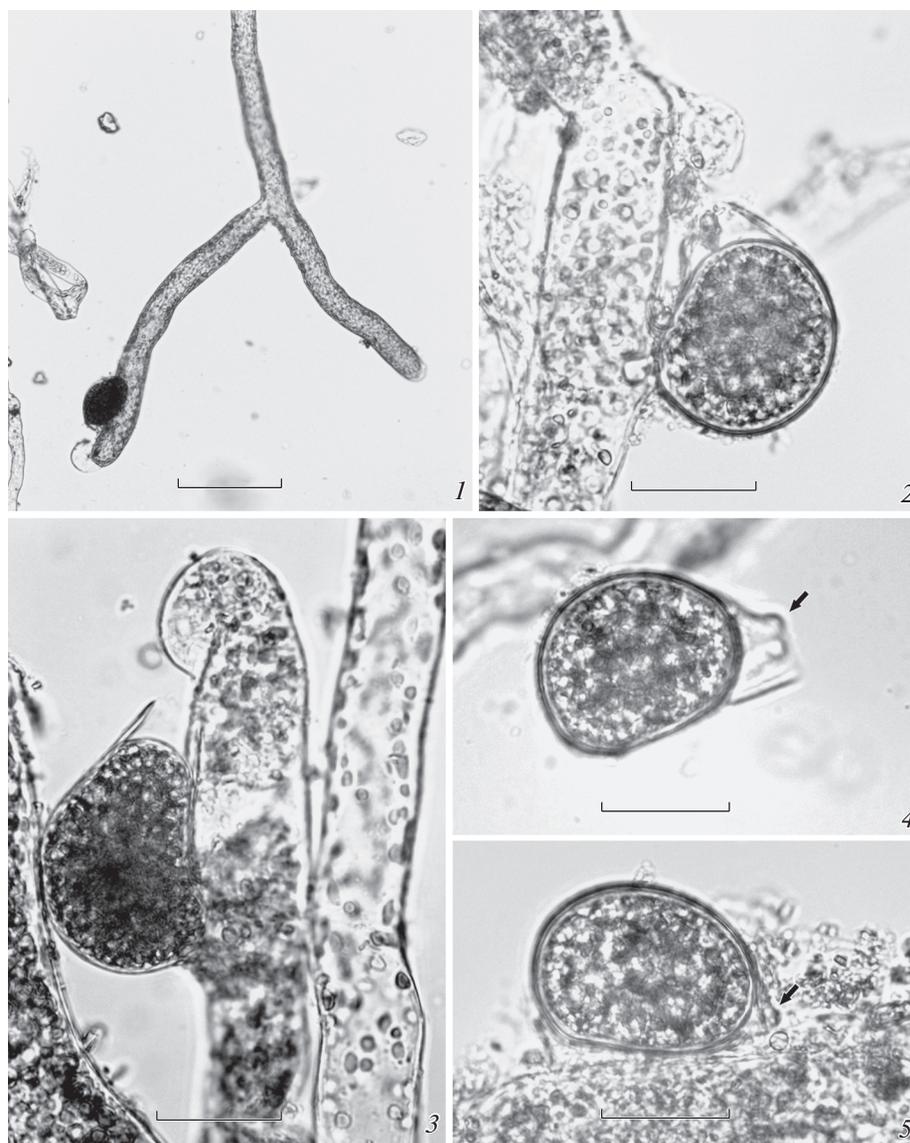


Рис. 4. Морфология *Vaucheria prolifera*.

1–3 – гаметангиальные группы из 1 оогония и 1 антеридия, возникающие на концах нитей, стрелкой (2) показан антеридий с нарушенной стенкой; 4, 5 – зрелые ооспоры, терминальная оогонияльная полость показана стрелками (4, 5). 1–3 – образец V-409; 4, 5 – образец V-176. Масштабные линейки: 1 – 100 мкм, 2–5 – 30 мкм.

Fig. 4. Morphology of *Vaucheria prolifera*.

1–3 – gametangial groups consisting of 1 oogonium and 1 antheridium; 4, 5 – mature oospores, terminal oogonial cavity is indicated by arrows (4, 5). 1–3 – specimen V-409; 4, 5 – specimen V-176. Scale bars: 1 – 100 μm , 2–5 – 30 μm .

сле выхода сперматозоидов оболочка антеридиев быстро разрушается (рис. 4, 2). Оогонии без ножки, возникают на небольшом выступе, резко дорсивентральные (вентральная сторона слабо вогнутая или плоская, дорсальная – резко выпуклая в средней части), с продленной верхушкой, на которой раскрываются широкой порой, вентральной стороной прижаты к нити, 55–70 \times 35–47.5 мкм. Отношение длины оогониев к ширине 1.38–1.83. Ооспоры не полностью заполняют оогонии, оставляя иногда довольно значитель-

ных размеров клев (рис. 4, 4), в зрелом состоянии светло-коричневые с рассеянными пятнами красноватого пигмента, сильнее концентрирующимися в центре, 46.25–57.5(62.5) \times 35–47.5 мкм. Отношение длины ооспор к ширине 1.15–1.62. Оболочка зрелых ооспор тонкая, гладкая, ~2 мкм толщ. По мере созревания ооспоры опадают с нити, оставаясь под оболочкой гаметангия (рис. 4, 4, 5).

Изученные образцы. Вологодская обл., Верховажский р-н, 1.2 км западнее дер. Дресвянка,

вблизи болота Лишкино, 60°23'15"N, 41°38'09"E, лесная дорога, вдоль колеи, заполненных водой, глинистый грунт, 30 VI 2019, *Philippov, Komarova V-293*. Ярославская обл., Некоузский р-н, стенка дренажной канавы по ул. Советская в с. Нов. Некоуз, у парка, на голой сырой глинистой почве, 21 V 2018, *Vishnyakov V-409*; там же, 1 VI 2018, *Vishnyakov V-186, V-402*; там же, высохшая лужа на тропе вдоль ихтиологического канала в пос. Борок, на сыром грунте под разреженными зарослями болотника, 3 VIII 2018, *Vishnyakov V-133*; там же, местечко Андреевское, спуск к Ильди, на утоптанной слабо замшелой почве под лопухом и снытью, 4 VI 2019, *Vishnyakov V-26*. Республика Адыгея, Майкопский р-н, окр. станицы Даховская, дорога к скале Чертов Палец, 44°14'23.0"N, 40°14'03.3"E, в колеях притененной грунтовой дороги, 30 VIII 2020, *Vishnyakov, Prokina, Eremeev V-857*; там же, в месте ближе к Савранской канатной дороге, 44°15'01.0"N 40°12'24.4"E, в колеях притененной грунтовой дороги, 30 VIII 2020, *Vishnyakov, Prokina, Eremeev V-858*.

Объем вида составляют представители *Vaucheria* с гладкой и скульптурированной оболочкой зрелых ооспор, имеющие небольшие различия по форме антеридиев (Rieth, 1969, 1974, 1978). По антеридиям роговидной формы (рис. 4, 1, 3) образцы V-186, V-402, V-409 можно относить к *V. prolifera* f. *corniculata* Rieth. В других образцах морфология антеридиев осталась точно не изученной — их стенки либо деградировали к моменту сбора, либо были сильно повреждены при фиксации.

Распространение. Редкий мультирегиональный вид. Европа: Франция (Dangeard, 1939), Испания — Канарские острова (Linne von Berg, Kowallik, 1996), Великобритания (Johnson, Merritt, 2002), Дания (Christensen, 1952), Австрия (Simons, 1978; Linne von Berg, Kowallik, 1996), Нидерланды (Luykx, 1976), Германия (Rieth, 1974, 1978; Linne von Berg, Kowallik, 1996), Польша (Amirowicz, 1983); Африка: Алжир (Gauthier-Lièvre, 1955), Марокко (Gayral, Sasson, 1959); Северная Америка: США, атлантические штаты (Blum, 1972; Pecoira, 1980), Куба (Rieth, 1969); Австралия (Christensen, 1987; Entwisle, 1988). Фрагменты ареала занимают умеренные и субтропические области. Новый для России вид, найден в Ярославской, Вологодской областях и в Республике Адыгея, встречается очень редко.

Экология. Типичные биотопы — обнажения влажной почвы, притененные травами или деревьями, берега водоемов, местами эпизодического притока пресных или солоноватых вод (вид встречен на маршевых лугах при солености почвенного раствора 4‰ (Pecoira, 1980)). Экспериментально подтверждена толерантность вида к

солености среды в пределах 2–6.5‰ (Entwisle, 1988). Новые местонахождения вида в России — это редко используемые лесные грунтовые дороги или свежевырытые дренажные каналы.

5. *V. prolifera* var. *reticulospora* Rieth, 1978, Arch. Protistenk., 120(3): 284, fig. 1: a–l, Taf. 1: 1–11. (рис. 5)

Разновидность описана из культивируемого образца почвы, который был собран у дорожной лужи в горах Гарца в ноябре 1976 г. (“Hab.: Harz Mountains, near Tanne”, Rieth, 1978), при этом какой-либо фиксированный образец не был специально обозначен в качестве голотипа. В связи с этим возникает вопрос о соответствии названия одному из условий действительного обнаружения (Turland et al., 2018: Art. 40.1). Мы полагаем, что обозначению типа удовлетворяет описание единственного сбора (Turland et al., 2018: Art. 40.2), из которого впоследствии был изолирован новый таксон. Отсутствие образцов в GAT, где работал Rieth, а также в JE, где был размещен его альгологический реестр (K. Pistrick, J. Hentschel, личные сообщения), подтверждает наше предположение, что материал, в частности препараты, с которых могли выполняться рисунки, не был подготовлен для длительного хранения и впоследствии утрачен; в JE хранится только папка с карандашными рисунками и записями измерений, сделанными 7–13 марта 1977 г. Вполне вероятно поэтому, что уже ко времени подготовки описания оригинальный материал состоял целиком из иллюстраций, поскольку только они были включены в протокол. В связи с этим, руководствуясь Кодексом (Turland et al., 2018: Art. 9.3, 9.12), мы предлагаем лектотипифицировать название одной из иллюстраций оригинального материала, которая использовалась в протоколе (Rieth, 1978: fig. 1: c); она показывает как признаки вида (характерная композиция апикально возникающих гаметангиев, симподиальное нарастание нити), так и собственный признак разновидности — скульптурированную оболочку зрелой ооспоры. Согласно реестру в JE, в котором она обозначена цифрой “1”, она выполнена 10 марта 1977 г.

Lectotype, designated here (illustration): Rieth, 1978, Arch. Protistenk., 120(3): fig. 1: c.

Морфология *V. prolifera* var. *reticulospora* в целом соответствует типовой разновидности (рис. 5, 1–4). Нити 12.5–31.25 мкм в диам. Антеридии 28–32.5 × 13.75–17.5 мкм. Оогонии 55–72.5 × 40–51.25 мкм. Отношение длины оогониев к ширине 1.21–1.59. Ооспоры частично заполняют оогонии, оставляя небольшую терминальную полость, 48.75–65 × 40–51.25 мкм шир. Отношение длины ооспор к ширине 1.12–1.44. Оболочка зре-

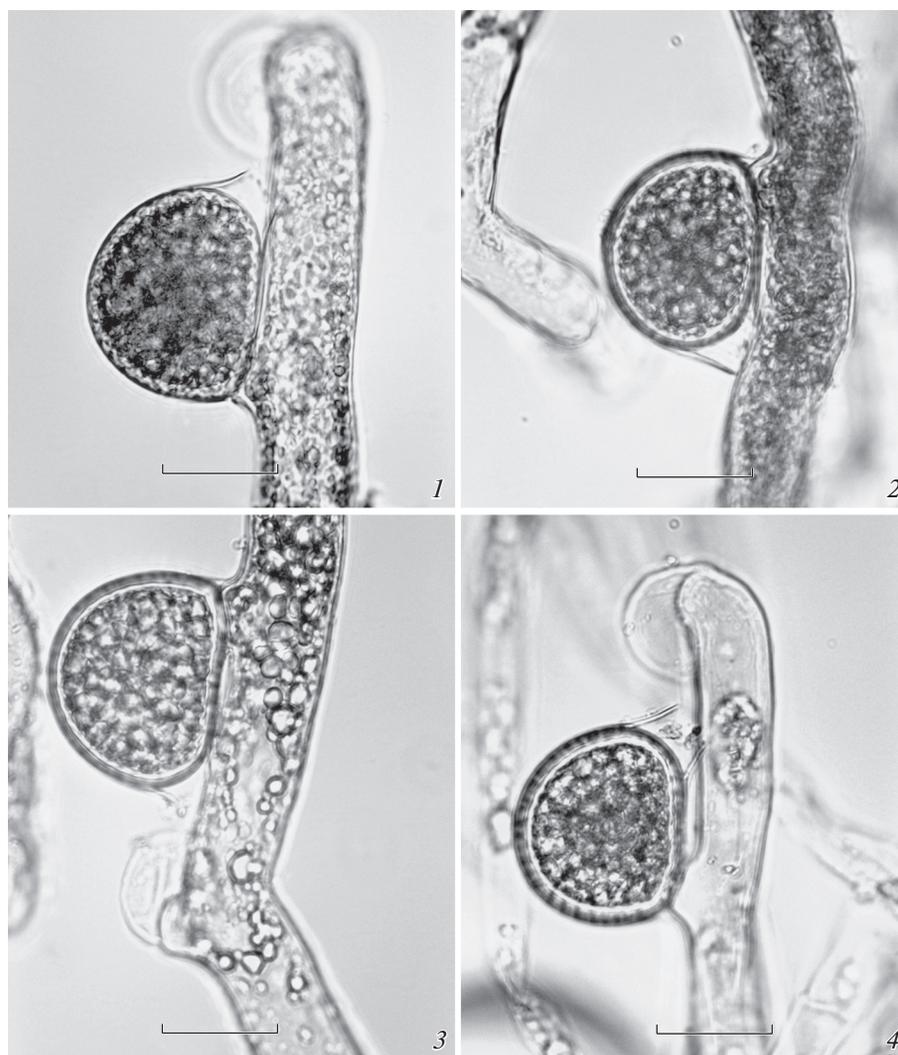


Рис. 5. Морфология *Vaucheria prolifera* var. *reticulospora*.

1–4 – гаметангиальные группы из 1 оогония и 1 антеридия. 1, 3, 4 – почвы пос. Борок, V-336; 2 – почва дер. Дубец, V-440. Масштабные линейки: 30 мкм.

Fig. 5. Morphology of *Vaucheria prolifera* var. *reticulospora*.

1–4 – gametangial groups consisting of 1 oogonium and 1 antheridium. 1, 3, 4 – soils of Borok, V-336; 2 – soil of Dubets, V-440. Scale bars: 30 μ m.

лых ооспор 3–4.9 мкм толщ., в поперечном сечении скульптура оболочки проявляется как темные пронизывающие каналы (рис. 5, 4). Бесполое размножение апланоспорами.

Изученные образцы. Ярославская обл., Брейтовский р-н, лес за полем у дер. Дубец, на затененной грунтовой дороге к водохранилищу, на сырой слабо замшелой почве, 14 IX 2018, *Vishnyakov V-440*; там же, Некоузский р-н, колеи грунтовых дорог к Барскому пруду за прачечной в п. Борок, на сильно влажной гумусированной почве, 24 V 2018, *Vishnyakov V-336*; там же, на влажной нарушенной почве под липой, 13 VII 2019, *Vishnyakov V-313*.

Распространение. Редкая разновидность. Европа: Германия (Rieth, 1978); Северная Америка: США – Миссисипи (Pесога, 1980). Впервые в России обнаружена в трех местонахождениях в Ярославской обл.

Экология. По данным А. Rieth (1980) разновидность можно найти на почве поблизости мелких дождевых водоемов и дорожных луж в сосновых лесах. До некоторой степени сходны условия, в которых она обнаружена в России: избыточно влажная гумусированная или глинистая почва поблизости лужиц в следах от колес в смешанных лиственных лесах с липой и березой. Сборы фертильного *in situ* материала были сделаны весной, летом и осенью, что, таким образом, не подтвер-

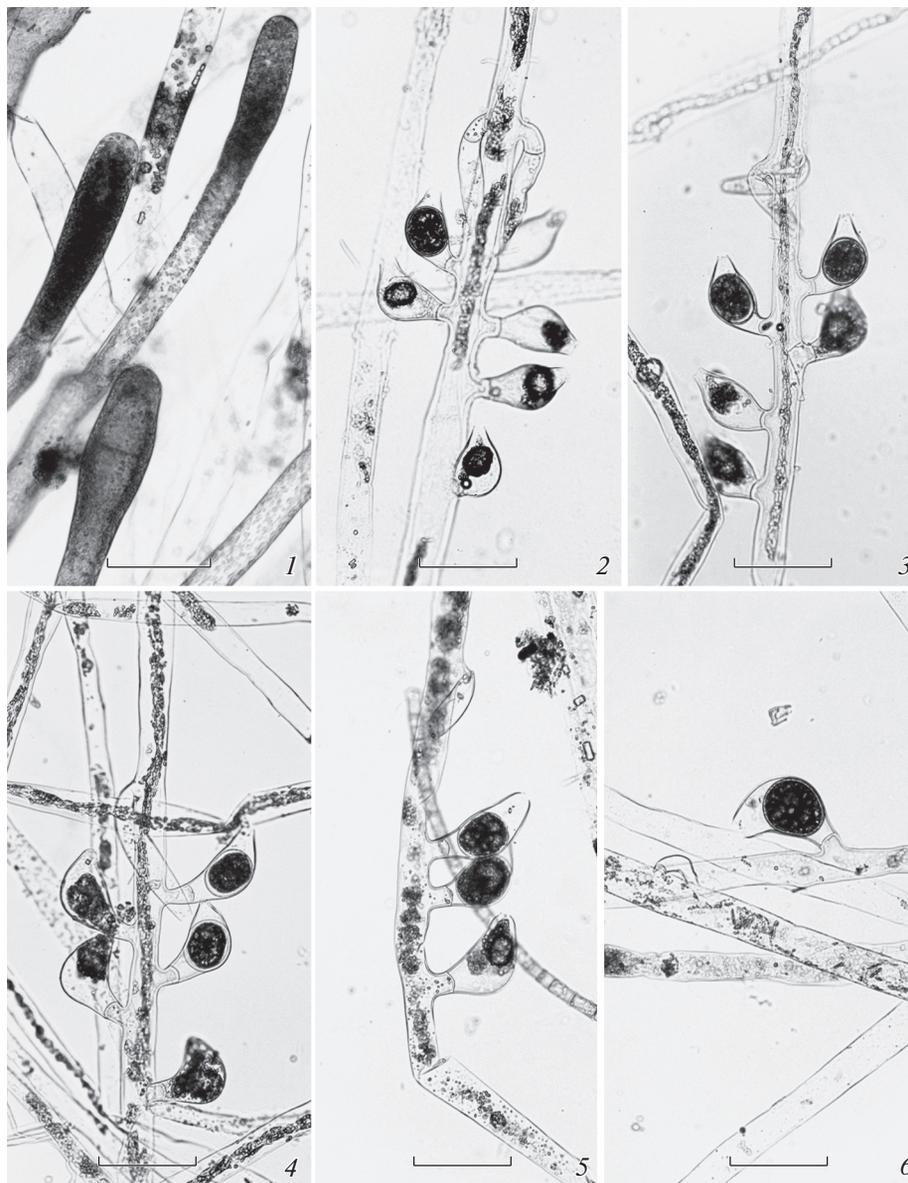


Рис. 6. Морфология *Vaucheria fontinalis*.

1 – зооспорангии; 2–6 – гаметангиальные группы с различным числом оогониев и антеридиев. 1 – р. Шумаровка, V-549; 2–4 – р. Тальцинка, V-485; 5, 6 – р. Кая, V-493. Масштабные линейки: 100 мкм.

Fig. 6. Morphology of *Vaucheria fontinalis*.

1 – zoosporangia; 2–6 – gametangial groups different in numbers of oogonia and antheridia. 1 – Shumarovka River, V-549; 2–4 – Tal'tsinka River, V-485; 5, 6 – Kaya River, V-493. Scale bars: 100 µm.

ждает мнения о *V. prolifera* var. *reticulospora* как о *Vaucheria*, размножающейся половым путем только весной (Rieth, 1980). Разновидность находили на маршевом лугу, но в зоне выше нормального уровня прилива (Ресога, 1980). Таким образом, *V. prolifera* var. *reticulospora* повторяет черты экологии, известные для типовой разновидности.

6. *V. fontinalis* (L.) T.A. Chr., 1968, Brit. Phycol. Bull., 3: 465, fig. 1–4. (рис. 6)

≡ *Conferva fontinalis* L., 1753, Sp. Pl.: 1164.

Лектотип (иллюстрация): Dillenius, 1742: 14, fig. 2: 3 (Christensen, 1968: 465).

= *V. ornithocephala* C. Agardh, 1817, Syn. Alg. Scand.: 49.

= *V. sericea* Lyngbye, 1819, Tent. Hydrophytol. Danicae: 78, fig. 21: B.

= *V. polysperma* Hassall, 1843, Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 1, 11: 429.

Нити слабо или умеренно ветвящиеся, 17.5–42 мкм в диам. Антеридии одиночные (рис. 6, 4–6)

или парные (рис. 6, 2, 3), в последнем случае нередко расположены на диаметрально противоположных сторонах нити, прижаты или отстоят от нее, почти сидячие или на коротких прямых или горизонтально изогнутых ножках, трубковидные, 62.5–135 × 21.25–30 мкм. Оогонии 65–100 × 40.5–52.5 мкм, сгруппированы по (1)2–8 на одной или противоположных сторонах нити (примерно под углом 180°), на коротких или продленных ножках, каждый раскрывается на верхушке довольно широкой порой. Ооспоры не полностью заполняют оогонии, оставляя полости в проксимальной и дистальной частях, почти шаровидные, 48.75–75.5 × 40.5–52.5 мкм, в зрелом состоянии светло-коричневые с диффузно рассеянными пигментными пятнами. Бесполое размножение синзооспорами. Зооспорангии апикальные, слабо-булавовидные или вздуто-цилиндрические, 172.5–200 × 52.5–55 мкм (рис. 6, 1).

Изученные образцы. Вологодская обл. Реки Кьяма и Шима (IBIW!), р. Вотча, *V-309* (Vishnyakov et al., 2020). Иркутская обл., Ангарский р-н, р. Мегет ниже пруда у дер. Шароны, в русле на быстрине между камнями, 31 VII 2014, *Vishnyakov V-690*; там же, Иркутский р-н, р. Кая за рабочим пос. Маркова, в перифитоне камней около а/м моста, в слабо текущей воде, 1 IX 2015, *Vishnyakov V-493*; там же, р. Большая в рабочем пос. Бол. Речка, под сваей пешеходного моста, в слабо проточной воде, 4 X 2013, *Vishnyakov V-494*; там же, р. Тальцинка в нижнем течении, на камнях на быстрине, 4 X 2013, *Vishnyakov V-485*; там же, Черемховский р-н, ручей Пьяный у дороги на с. Олот, на камнях на быстрине, 27 VII 2014, *Vishnyakov V-701*; там же, Шелеховский р-н, ручей, вытекающий из старицы р. Олха в пос. Бол. Луг, напротив детдома, в бетонной трубе под дорогой, на быстрине, 6 VII 2012, *Vishnyakov V-743*; там же, ручей в с. Олха в окр. ж/д ст. Олха, крупная дернина в застойной воде у берега, 9 V 2013, *Vishnyakov V-734*; там же, правая протока р. Олха в с. Олха ниже деревянного моста, в слабо проточной воде на камнях, 22 V 2015, *Vishnyakov V-770*; там же, ручей на окраине пос. Пионерск около объездной дороги, массовыми скоплениями в углублении перед бетонной трубой, 31 VII 2014, *Vishnyakov V-791*, *V-792*. Краснодарский край, город-курорт Геленджик, р. Хотецай в хуторе Джанхот, нижнее течение, между камнями в медленно текущей воде, электропроводность 690 мкСм/см, pH 8.3, 22 VII 2019, *Vishnyakov, Belyakov V-461*. Санкт-Петербург. Ручей в г. Сестрорецк, *V-84* (Vishnyakov et al., 2020). Ярославская обл., Некоузский р-н, р. Латка под а/м мостом дороги на с. Лацкое, на камнях в русле, 16 VI 2016, *Vishnyakov V-374*; там же, р. Шумаровка у дороги на Брейтово, на бетонной плите под мостом на стремнине, массово, $t =$

$= 7.2^{\circ}\text{C}$, электропроводность 304 мкСм/см, pH 7.84, 7 V 2017 [гаметангии в культуре 22 V 2017], *Vishnyakov V-549*; там же, Рыбинский р-н, р. Карановская у дер. Мартюнино, в месте пересечения с дорогой Рыбинск–Шашково–Тутаев, в воде на бетонных плитах, в трубах под мостом, в местах орошения струями воды, массово, электропроводность 513 мкСм/см, 24 V 2019, *Vishnyakov, Belyakov, Tikhonov V-29*, *V-30*.

V. fontinalis – очень изменчивый и полиморфный вид. Выделялось до 8 внутривидовых таксонов главным образом на основе формы оогониев и числа последних в составе гаметангиальной группы; все они были описаны в составе *V. ornithocephala* и *V. polysperma* (Guiry, Guiry, 2020). Наблюдения за изменчивостью вида в изученных материалах позволили признать нецелесообразность выделения внутривидовых таксонов у *V. fontinalis*.

Примечание. Критическим для определения является описанный из Китая *V. bilateralis* Jao (Jao, 1936), сходный с *V. fontinalis* по диаметру вегетативных нитей и форме оогониев. За собственный его признак была принята организованность гаметангиев по обе стороны нити. Между тем, в некоторых популяциях *V. fontinalis* этот признак тоже прослеживается (например, Krzyk, 2001: 170, fig. 2: 4–6, fig. 4: 1), и он часто отмечался в изученных материалах, особенно сибирских (рис. 6, 2, 3). С.-С. Jao дал отличительный диагноз своего вида от *V. ornithocephala* (это название впоследствии было установлено синонимом *V. fontinalis*; Christensen, 1968: 463). Между тем, в литературе, существовавшей к моменту описания *V. bilateralis*, расположение гаметангиев по обе стороны нити не акцентировалось, и С.-С. Jao, возможно, просто не учитывал этого. Другим критическим видом можно считать североамериканский *V. jonesii* Prescott (Prescott, 1938), напоминающий *V. fontinalis* по форме и композиции заполняющими оогонии.

Распространение. Довольно редкий мультирегиональный вид, известный в ряде стран Европы, Азии, Африки, Северной и Южной Америк. Распространение вида в России было проанализировано в связи с недавними находками в Вологодской, Иркутской областях и Санкт-Петербурге (Vishnyakov, 2019; Vishnyakov et al., 2020). Вид был достоверно известен из немногих местонахождений на севере европейской части, в Сибири – только из Прибайкалья. Находки в Ярославской обл. и Краснодарском крае публикуются впервые.

Экология. Вид встречается в водоемах и водотоках широкого диапазона минерализации воды. Часто проявляет себя как реофил, обнаруживаясь

в эпилитоне или метафитоне небольших рек и ручьев иногда с очень сильным течением (Whitford, 1943). Крупные по площади сообщества *V. fontinalis* наблюдались на перекатах малых водотоков (реки Тальцинка, Латка, ручей Пьяный), а также в местах искусственного сужения русел, на уступах, где создаются условия, близкие водопадным (реки Шумаровка, Карановская). В застойной воде встречается в виде рыхлых ватообразных скоплений (ручьи в Пионерске, Олхе, р. Кая). *V. fontinalis* выносит сильное затенение и выделяется приуроченностью к биотопам с низкой температурой воды (Johnson, Merritt, 2002). Температурный оптимум вида, оцениваемый по самым высоким значениям скорости фотосинтеза, составляет 10°C (Necchi, 2004), и это значение выявлено в тропической популяции, обнаруженной при более высокой температуре воды *in situ*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе восстановлено забытое название *V. rostellata*, а объем секции *Tubuligerae* расширен описанием двух новых видов, *V. pseudaversa* и *V. megalaversa*. В России секция представлена 6 таксонами (5 видами и 1 разновидностью), из которых 4 приводятся нами впервые (*V. megalaversa*, *V. prolifera* и его разновидность, *V. rostellata*), 1 является условно новым (*V. pseudaversa*) и 1 был известен ранее под другими названиями (*V. fontinalis*). Новые находки расширили представления об ареалах этих таксонов. Между тем, в результате более узкого определения объема таксона в группе морф “*V. aversa*”, ареалы некоторых видов следует считать не такими обширными, как предполагалось ранее. По представленным здесь данным получилось, что *V. rostellata*, или *V. aversa sensu stricto*, — это вид, ограниченный приатлантическими регионами Европы и Северной Америки (в России найден только в Причерноморье). *V. pseudaversa* имеет мультирегиональный ареал, но с большими дизъюнкциями в Азии, а похожий на него *V. megalaversa* распространен только в Сибири и на Дальнем Востоке. Эти особенности географического распространения оставались бы скрытыми, если бы этот комплекс морф традиционно трактовался как один полиморфный вид.

Встречающиеся в России виды секции *Tubuligerae* очень разнообразны по экологическим предпочтениям. Они встречаются в водоемах, разнообразных гидроморфных биотопах и на влажных почвах. Водными видами являются *V. fontinalis* и *V. megalaversa*, только изредка встречающиеся в гидроморфных биотопах; в таких случаях их талломы контактируют с воздухом, оставаясь погруженными в избыточно влажный грунт. Исходя из

литературных данных по экологии *Vaucheria*, имеющих морфологию *V. rostellata* и *V. pseudaversa*, можно заключить, что эти виды способны обитать в более широком спектре биотопов. Однако в России *V. rostellata* известен только из водоема родникового типа, а *V. pseudaversa* встречался главным образом на влажных почвах, реже — на сфагновых болотах или на отмелях водоемов. *V. prolifera* и его разновидность — это наземные таксоны, обитающие на влажных почвах вблизи временных водоемов.

В заключение следует отметить, что один вид секции, *V. pseudaversa*, охраняется в России на региональном уровне. Под названием *V. aversa* он включен в Красную книгу Ленинградской обл. (Красная..., 2018) как уязвимый по причине ограниченности в распространении вид, а в Красную книгу Омской обл. (Красная..., 2015) — как редкий вид с неопределенным статусом. Причиной охраны в обоих случаях послужила высокая степень редкости, оцененная по единичным, а в случае Ленинградской обл., и довольно давним находкам. Между тем, факторы, создающие угрозу его выживанию, остаются доподлинно неизвестными. В рамках этого исследования не было обнаружено оснований для включения видов секции в число охраняемых, однако правильным будет отнесение их к категории “недостаточно данных” (DD).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен к.б.н. Р.Е. Романову, к.б.н. Д.А. Филиппову и А.С. Комаровой за представленные образцы, к.б.н. Е.А. Белякову, к.б.н. К.И. Прокиной, Н.Г. Еремееву, д.б.н. О.А. Тимошкину, д.б.н. В.В. Тахтееву за возможность принять участие в экспедициях, Dr. K. Pistrick и Dr. J. Hentschel за информацию о наследии Альфреда Рита, к.б.н. И.В. Соколовой и к.б.н. А. Н. Сенникову за консультации по вопросам номенклатуры.

Работа выполнена в рамках госзадания ИБВВ РАН № АААА-А18-118012690096-1. В 2016–2017 гг. отдельные результаты были получены при реализации проекта Российского фонда фундаментальных исследований № 16-34-01139.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Amiowicz A. 1983. *Vaucheria* species in the neighborhood of Cracow. — *Fragm. Flor. Geobot.* 29 (3–4): 465–474.
- Arechavaleta J. 1883. Los *Vaucheria* Montevideanos. — *Anales del Ateneo del Uruguay.* 4 (17): 18–28.
- [Bashenkhayeva et al.] Башенхаева Н.В., Томберг И.В., Иошиока Т. 2005. Характеристика аллохтонного органического вещества в воде малых притоков за-

- падного побережья оз. Байкал. — В кн.: Фундаментальные проблемы изучения и использования воды и водных ресурсов. Иркутск. С. 393–395.
- Behre K. 1961. Die Algenbesiedlung der Unterweser unter Berücksichtigung ihrer Zuflüsse. — Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven. 7 (2): 71–263.
- Birckner V. 1912. Die Beobachtung von Zoosporenbildung bei *Vaucheria aversa* Hass. — Flora. 104: 167–171. [https://doi.org/10.1016/S0367-1615\(17\)31525-2](https://doi.org/10.1016/S0367-1615(17)31525-2)
- Blum J.L. 1972. Vaucheriaceae. — In: North American flora. Series II. Part 8. New York. 64 p.
- Candolle A.P. de 1801. Extrait d'un rapport sur les conferves. — Bull. Sci. Soc. Philom. Paris. 3 (51): 17–21.
- Christensen T.A. 1952. Studies on the genus *Vaucheria*. I. A list of finds from Denmark and England with notes on some submarine species. — Bot. Tidsskr. 49: 171–188.
- Christensen T.A. 1968. *Vaucheria* types in the Dillenian herbaria. — Brit. Phycol. Bull. 3 (3): 463–469. <https://doi.org/10.1080/00071616800650051>
- Christensen T.A. 1987. Some collections of *Vaucheria* (Tribophyceae) from south-eastern Australia. — Aust. J. Bot. 35: 617–629. <https://doi.org/10.1071/BT9870617>
- Corillion R. 1953. Sur deux *Vaucheria* rares pour le Nord-Ouest de la France. — Bull. Soc. Sci. Bretagne. 28: 65–66.
- Dangeard P.J.L. 1939. Sur les algues *Vaucheria* observées dans la région du Sud-Ouest et sur une nouvelle espèce de ce genre. — C. r. hebdom. Seanc. Acad. Sci., Paris, Ser. D. 208 (4): 297–299.
- Dillenius J.J. 1742 [“1741”]. Historia muscorum. Oxford. 576 p.
- Entwisle T.J. 1988. A monograph of *Vaucheria* (*Vaucheriaceae*, Chrysophyta) in south-eastern mainland Australia. — Aust. Syst. Bot. 1 (1): 1–77. <https://doi.org/10.1071/SB9880001>
- Gauthier-Lièvre L. 1955. Le genre *Vaucheria* en Afrique du Nord. — Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord. 46 (7–8): 301–331.
- Gayral P., Sasson A. 1959. Résultats de recherches sur la flore algale d'une mare temporaire du Maroc. — Rev. Alg., Nouv. Sér. 4 (3): 152–160.
- Götz H. 1897. Zur Systematik der Gattung *Vaucheria* DC. speciell der Arten der Umgebung Basels. — Flora. 83: 88–134.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2020. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway: <https://www.algaebase.org>
- Hassall A.H. 1843. Descriptions of British freshwater Confervae, mostly new, with observations on some of the genera. — Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 1. 11: 428–437. <https://doi.org/10.1080/03745484309442466>
- Hassall A.H. 1845. A history of the British freshwater algae, including descriptions of the Desmidiaceae and Diatomaceae. Vol. II. London. 24 p. + pl. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4747>
- Heering W. 1907. Die Süßwasseralgen Schleswig-Holsteins und der angrenzenden Gebiete der Freien und Hansestadt Lübeck und des Fürstentums Lübeck mit Berücksichtigung zahlreicher Gebiete bisher nicht beobachteten Gattungen und Arten. 2 Teil: Chlorophyceae (Allgemeines—Siphonales). — In: Mitteilungen aus den Botanischen Staatsinstituten in Hamburg: Beich. zum Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten 24. Hamburg. P. 105–235.
- Hirn K.E. 1900. Finnländische Vaucheriaceen. — Meddeland. Soc. Fauna Fl. Fenn. 26: 85–90.
- Islam A.K.M.N. 1976. Addition to the species of *Vaucheria* in Bangladesh. — The Dacca University Studies, Part B. 24 (1): 59–62.
- Jao C.-C. 1936. Studies on the freshwater algae of China II. Vaucheriaceae from Szechwan. — Sinensia. 7: 730–747.
- Johnson L.R., Merritt R. 2002. Order Vaucheriales. — In: The freshwater algal flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae. Cambridge. P. 261–270.
- [Krasnaya...] Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира. 2018. СПб. 848 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Омской области. 2015. Омск. 636 с.
- Krieg H., Eller T., Kies L. 1988. Verbreitung und Ökologie der *Vaucheria*-Arten (Tribophyceae) des Elbe-Ästuars und der angrenzenden Küste. — Helgoländer Meeresunters. 42 (3): 613–636. <https://doi.org/10.1007/BF02365631>
- Krzyk A. 2001. New localities of several species of *Vaucheria* (Xanthophyceae) in Poland. — Polish Bot. J. 46 (2): 169–174.
- Kützing F.T. 1834. Algarum aquae dulcis Germanicarum, collegit Fridericus Traugott Kützing. Decas 11–12. Halle. № 101–120.
- Kützing F.T. 1845. Phycologia germanica. Nordhausen. 340 p.
- Kützing F.T. 1849. Species algarum. Leipzig. 922 p.
- Kützing F.T. 1856. Tabulae phycologicae oder Abbildungen der Tange. Vol. VI, fasc. 2. Nordhausen: 35 p. + pl. 50–100.
- Linne von Berg K.-H., Kowallik K.V. 1996. Biogeography of *Vaucheria* species from European freshwater/soil habitats: implications from chloroplast genomes. — Hydrobiologia. 336: 83–91. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0908-8_7
- Luykx R.W. 1976. *Vaucheria prolifera* Dangeard op de dijk in polder „Het Noorden” op Texel. — Gorteria. 8 (1): 16–19.
- Magnus P. 1883. Los *Vaucheria* Montevideanos. By J. Archavaleta. (Aus Anales del Ateneo del Uruguay. 2. Jahrg. T. IV. Nr. 17. 1883. p. 18. Mit 2 col. Tafeln 5 u. 6.). — Bot. Zeit. 38: 627–628.

- Necchi O. 2004. Photosynthetic responses to temperature in tropical lotic macroalgae. — *Phycol. Res.* 52 (2): 140–148.
<https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.2004.tb00322.x>
- Oltmanns F. 1895. Ueber die Entwicklung der Sexualorgane bei *Vaucheria*. — *Flora*. 90: 388–420.
- Pecora R.A. 1980. Observations on the genus *Vaucheria* (Xanthophyceae, Vaucheriales) from the Gulf of Mexico. — *Gulf Res. Rep.* 6 (4): 387–391.
<https://doi.org/10.18785/grr.0604.06>
- Prescott G.W. 1938. A new species and a new variety of the algal genus *Vaucheria* De Candolle with notes on the genus. — *Trans. Amer. Micr. Soc.* 57 (1): 1–10.
<https://doi.org/10.2307/3222798>
- Prescott G.W. 1970. Algae of the western Great Lakes area. Dubuque. 977 p.
- [Raida et al.] Райда О.В., Бурова О.В., Ольшанський І.Г. 2020. Нова знахідка *Vaucheria aversa* Hass. (Ochrophyta, Xanthophyceae) в Україні. — *Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи)*. 12 (1): 105–110.
- Rieth A. 1963. Die Algen der chinesisch-deutschen biologischen Sammelreise durch Nord- und Nordostchina 1956 I. Die Vaucheriaceen. I. Teil. — *Limnologica*. 1 (4): 287–313.
- Rieth A. 1969. Beiträge zur Kenntnis der Vaucheriaceen. XV. Über *Vaucheria prolifera* Dangeard (1939) in Kuba und die Beziehungen dieser Art zu *Vaucheria jaoi* Ley (1944). — *Arch. Protistenk.* 111: 252–263.
- Rieth A. 1974. Beiträge zur Kenntnis der Vaucheriaceen XVII. Über *Vaucheria prolifera* Dangeard 1939 aus dem Harz. — *Kulturpflanze*. 22: 45–60.
<https://doi.org/10.1007/BF02070662>
- Rieth A. 1978. Beiträge zur Kenntnis der Vaucheriaceae XIX. Der Formenkreis von *Vaucheria prolifera* Dangeard 1939. — *Arch. Protistenk.* 120 (3): 278–286.
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(78\)80003-7](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(78)80003-7)
- Rieth A. 1980. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Band 4. Xanthophyceae. 2 Teil. Jena. 147 p.
- Santra S.C., Adhya T.K. 1976. Vaucheriaceae of Eastern Himalayas (India). — *Nova Hedw.* 27 (3–4): 655–659.
- Sarma P. 1974. Additions to the freshwater algae of New Zealand II. Some *Vaucheria* from Slipper Island. — *Tane*. 20: 86–100.
- Schneider C.W., Lane C.E., Norland A. 1999. The freshwater species of *Vaucheria* (Tribophyceae, Chrysophyta) from Connecticut. — *Rhodora*. 101: 234–263.
- Silva P.C. 1952. A review of nomenclatural conservation in the algae from the point of view of the type method. — *Univ. Calif. Publ. Bot.* 25: 241–323.
- Simons J. 1978. *Vaucheria riethii* nov. spec., *V. undulata* Jao und weitere *Vaucheria*-Funde aus dem Triebental, Österreich. — *Arch. Protistenk.* 120 (4): 393–400.
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(78\)80030-X](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(78)80030-X)
- Skuja H. 1931. Die Algenflora von Insel Mortizholm im Usmaitensee. — *Arbeiten des Naturforscher-Vereins zu Riga, Neue Folge*. 19: 1–20.
- [Sviridenko et al.] Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Евженко К.С., Ефремов А.Н. 2015. Находка *Vaucheria aversa* Hass. (Vaucheriales, Xanthophyta) на Западно-Сибирской равнине. — *Вестник Санкт-Петербург. ун-та. Сер. 3. Биол.* 1: 66–69.
- Turland N.J., Wiersma J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Glashütten*. 254 p.
<https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- [Vishnyakov et al.] Вишняков В.С., Романов Р.Е., Черемис Е.В., Киприянова Л.М., Чернова А.М., Комарова А.С., Филиппов Д.А. 2020. Новые находки *Vaucheria* (Ochrophyta, Xanthophyceae) в России. — *Нов. сист. низш. раст.* 54 (1): 7–41.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.7>
- [Vishnyakov] Вишняков В.С. 2019. Местонахождения вошерий (*Vaucheria*, Xanthophyceae) в Иркутской области и Республике Бурятия. — *Тр. ИБВВ РАН*. 85/88: 44–58.
- [Walz] Вальц Я.Я. 1865. Морфология и систематика рода *Vaucheria* DC. (*Ectosperma* Vauch.). — *Унив. изв. (Киев)*. 11: 1–40.
- Wang Q.-X., Bao W.-M. 1991. A study on Vaucheriaceae from Northeastern China. — *Bull. Bot. Res.* 11 (2): 37–58.
- Whitford L.A. 1943. The fresh-water algae of North Carolina. — *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 59 (2): 131–170.
- Wittrock V., Nordstedt O., Lagerheim G. 1903. Algae aquae dulcis exsiccatae praecipue Scandinavicae, quas adjec-tis algis marinis chlorophyllaceis et phycochromaceis: Fasc. 33. Lund. № 1551–1600.
- Yamagishi T. 1959. Genus *Vaucheria* in Japan. — *J. Jap. Bot.* 34 (3): 8–21.
- [Zauer] Зауер Л.М. 1963. Новые находки *Vaucheria* в Ленинградской области. — *Бот. журн.* 48 (2): 264–266.
- [Zauer] Зауер Л.М. 1977. Флора споровых растений СССР. Т. 10: Сифоновые водоросли. Л. 236 с.
- Żelazna-Wieczorek J. 2002. *Vaucheria* species from selected regions in Poland. — *Acta Soc. Bot. Poloniae*. 71 (2): 129–139.
<https://doi.org/10.5586/asbp.2002.015>
- [Zhilkina] Жилкина И.Н. 2008. Род *Vaucheria* (Xanthophyceae) в Молдавии. — *Бот. журн.* 93 (8): 1188–1199.

REVISION OF *VAUCHERIA* SECT. *TUBULIGERAE* (XANTHOPHYCEAE) IN RUSSIA

V. S. Vishnyakov

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

The paper presents new data on the section *Tubuligerae* of the genus *Vaucheria* in Russia. The section is expanded by description of two new species, *V. pseudaversa* sp. nov. and *V. megalaversa* sp. nov. One neglected name, *V. rostellata*, is reinstated for the species widely known as *V. aversa*. In Russia, five species and one variety were identified, including four newly recorded taxa, *Vaucheria rostellata*, *V. prolifera*, *V. prolifera* var. *reticulospora* and *V. megalaversa*. The paper provides morphological descriptions covering the studied specimens, as well as data on synonymy, taxonomy, distributions and ecology.

Keywords: *Vaucheria*, new species, new records, morphology, distribution, Russia

ACKNOWLEDGEMENTS

The author acknowledges Dr. R.E. Romanov, Dr. D.A. Philippov and A.S. Komarova for collecting some samples used in the study. Many thanks due to Dr. E.A. Belyakov, Dr. K.I. Prokina, N.G. Ereemeev, Dr. O.A. Timoshkin, and Dr. V.V. Takhteev for opportunity to participate in expeditions in Siberia and European Russia. Dr. K. Pistrick and Dr. J. Hentschel are specially acknowledged for important information about Alfred Rieth's heritage. The author also acknowledges Dr. I.V. Sokolova and Dr. A.N. Sennikov for helpful discussion on nomenclatural issues. The work was carried out within the framework of the state assignment of the IBIW RAS, theme AAAA-A18-118012690096-1. Some results were obtained during the work supported by the Russian Foundation for Basic Research in 2016–2017, project 16-34-01139.

REFERENCES

- Amirowicz A. 1983. *Vaucheria* species in the neighborhood of Cracow. — *Fragm. Flor. Geobot.* 29 (3–4): 465–474.
- Arechavaleta J. 1883. Los *Vaucheria* Montevideanos. — *Anales del Ateneo del Uruguay.* 4 (17): 18–28.
- Bashenkhaeva N.V., Tomberg I.V., Yoshioka T. 2005. Kharakteristika allokhthonnogo organicheskogo veshchestva v vode malykh pritokov zapadnogo poberezh'ya oz. Baikal [Characteristic of allochthonous organic matter in water of small tributaries of western coast of Lake Baikal]. — In: *Fundamental'nye problemy izucheniya i ispol'zovaniya vody i vodnykh resursov. Irkutsk.* P. 393–395 (In Russ.).
- Behre K. 1961. Die Algenbesiedlung der Unterweser unter Berücksichtigung ihrer Zuflüsse. — *Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven.* 7 (2): 71–263.
- Birckner V. 1912. Die Beobachtung von Zoosporenbildung bei *Vaucheria aversa* Hass. — *Flora.* 104: 167–171. [https://doi.org/10.1016/S0367-1615\(17\)31525-2](https://doi.org/10.1016/S0367-1615(17)31525-2)
- Blum J.L. 1972. *Vaucheriaceae*. — In: *North American flora. Series II. Part 8.* New York. 64 p.
- Candolle A.P. de 1801. Extrait d'un rapport sur les conferves. — *Bull. Sci. Soc. Philom. Paris.* 3 (51): 17–21.
- Christensen T.A. 1952. Studies on the genus *Vaucheria*. I. A list of finds from Denmark and England with notes on some submarine species. — *Bot. Tidsskr.* 49: 171–188.
- Christensen T.A. 1968. *Vaucheria* types in the Dillenian herbaria. — *Brit. Phycol. Bull.* 3 (3): 463–469. <https://doi.org/10.1080/00071616800650051>
- Christensen T.A. 1987. Some collections of *Vaucheria* (Triphophyceae) from south-eastern Australia. — *Australian J. Bot.* 35: 617–629. <https://doi.org/10.1071/BT9870617>
- Corillion R. 1953. Sur deux *Vaucheria* rares pour le Nord-Ouest de la France. — *Bull. Soc. Sci. Bretagne.* 28: 65–66.
- Dangeard P.J.L. 1939. Sur les algues *Vaucheria* observées dans la région du Sud-Ouest et sur une nouvelle espèce de ce genre. — *C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris, Ser. D.* 208 (4): 297–299.
- Dillenius J.J. 1742 [“1741”]. *Historia muscorum.* Oxford. 576 p.
- Entwisle T.J. 1988. A monograph of *Vaucheria* (Vaucheriaceae, Chrysophyta) in south-eastern mainland Australia. — *Aust. Syst. Bot.* 1 (1): 1–77. <https://doi.org/10.1071/SB9880001>
- Gauthier-Lièvre L. 1955. Le genre *Vaucheria* en Afrique du Nord. — *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord.* 46 (7–8): 301–331.
- Gayral P., Sasson A. 1959. Résultats de recherches sur la flore algale d'une mare temporaire du Maroc. — *Rev. Alg., Nouv. Sér.* 4 (3): 152–160.
- Götz H. 1897. Zur Systematik der Gattung *Vaucheria* DC. speciell der Arten der Umgebung Basels. — *Flora.* 83: 88–134.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2020. *AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway:* <https://www.algaebase.org>
- Hassall A.H. 1843. Descriptions of British freshwater Confervae, mostly new, with observations on some of the

- genera. — Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 1. 11: 428–437.
<https://doi.org/10.1080/03745484309442466>
- Hassall A.H. 1845. A history of the British freshwater algae, including descriptions of the Desmidiaceae and Diatomaceae. Vol. II. London. 24 p. + pl.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.4747>
- Heering W. 1907. Die Süßwasseralgen Schleswig-Holsteins und der angrenzenden Gebiete der Freien und Hansestadt Lübeck und des Fürstentums Lübeck mit Berücksichtigung zahlreicher Gebiete bisher nicht beobachteten Gattungen und Arten. 2 Teil: Chlorophyceae (Allgemeines—Siphonales). — In: Mitteilungen aus den Botanischen Staatsinstituten in Hamburg: Beich. zum Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten 24. Hamburg. P. 105–235.
- Hirn K.E. 1900. Finnländische Vaucheriaceen. — Meddeland. Soc. Fauna Fl. Fenn. 26: 85–90.
- Islam A.K.M.N. 1976. Addition to the species of *Vaucheria* in Bangladesh. — The Dacca University Studies, Part B. 24 (1): 59–62.
- Jao C.-C. 1936. Studies on the freshwater algae of China II. Vaucheriaceae from Szechwan. — Sinensia. 7: 730–747.
- Johnson L.R., Merritt R. 2002. Order Vaucheriales. — In: The freshwater algal flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae. Cambridge. P. 261–270.
- Krasnaya kniga Leningradskoi oblasti: Obyekty rastitelnogo mira. [Red Data Book of the Leningrad Region]. 2018. St. Petersburg. 848 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Omskoi oblasti [Red Data Book of the Omsk Region]. 2015. Omsk. 636 p. (In Russ.).
- Krieg H., Eller T., Kies L. 1988. Verbreitung und Ökologie der *Vaucheria*-Arten (Tribophyceae) des Elbe-Ästuars und der angrenzenden Küste. — Helgoländer Meeresunters. 42 (3): 613–636.
<https://doi.org/10.1007/BF02365631>
- Krzyk A. 2001. New localities of several species of *Vaucheria* (Xanthophyceae) in Poland. — Polish Bot. J. 46 (2): 169–174.
- Kützing F.T. 1834. Algarum aquae dulcis Germanicarum, collegit Fridericus Traugott Kützing. Decas 11–12. Halle. № 101–120.
- Kützing F.T. 1845. Phycologia germanica. Nordhausen. 340 p.
- Kützing F.T. 1849. Species algarum. Leipzig. 922 p.
- Kützing F.T. 1856. Tabulae phycologicae oder Abbildungen der Tange. Vol. VI, fasc. 2. Nordhausen. 35 p. + pl. 50–100.
- Linne von Berg K.-H., Kowallik K.V. 1996. Biogeography of *Vaucheria* species from European freshwater/soil habitats: implications from chloroplast genomes. — Hydrobiologia. 336: 83–91.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-0908-8_7
- Luykx R.W. 1976. *Vaucheria prolifera* Dangeard op de dijk in polder „Het Noorden” op Texel. — Gorteria. 8 (1): 16–19.
- Magnus P. 1883. Los *Vaucheria* Montevideanos. By J. Archavaleta. (Aus Anales del Ateneo del Uruguay. 2. Jahrg. T. IV. Nr. 17. 1883. p. 18. Mit 2 col. Tafeln 5 u. 6.). — Bot. Zeit. 38: 627–628.
- Necchi O. 2004. Photosynthetic responses to temperature in tropical lotic macroalgae. — Phycol. Res. 52 (2): 140–148.
<https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.2004.tb00322.x>
- Oltmanns F. 1895. Ueber die Entwicklung der Sexualorgane bei *Vaucheria*. — Flora. 90: 388–420.
- Pecora R.A. 1980. Observations on the genus *Vaucheria* (Xanthophyceae, Vaucheriales) from the Gulf of Mexico. — Gulf Res. Rep. 6 (4): 387–391.
<https://doi.org/10.18785/grr.0604.06>
- Prescott G.W. 1938. A new species and a new variety of the algal genus *Vaucheria* De Candolle with notes on the genus. — Trans. Amer. Microsc. Soc. 57 (1): 1–10.
<https://doi.org/10.2307/3222798>
- Prescott G.W. 1970. Algae of the western Great Lakes area. Dubuque. 977 p.
- Raida O.V., Burova O.V., Olshanskyi I.G. 2020. New finding of *Vaucheria aversa* Hassall (Ochrophyta, Xanthophyceae) in Ukraine. — Scientific herald of Chernivtsi University. Biology (Biological Systems). 12 (1): 105–110 (In Ukr.)
- Rieth A. 1963. Die Algen der chinesisch-deutschen biologischen Sammelreise durch Nord- und Nordostchina 1956 I. Die Vaucheriaceen. 1. Teil. — Limnologica. 1 (4): 287–313.
- Rieth A. 1969. Beiträge zur Kenntnis der Vaucheriaceen. XV. Über *Vaucheria prolifera* Dangeard (1939) in Kuba und die Beziehungen dieser Art zu *Vaucheria jaoi* Ley (1944). — Arch. Protistenk. 111: 252–263.
- Rieth A. 1974. Beiträge zur Kenntnis der Vaucheriaceen XVII. Über *Vaucheria prolifera* Dangeard 1939 aus dem Harz. — Kulturpflanze. 22: 45–60.
<https://doi.org/10.1007/BF02070662>
- Rieth A. 1978. Beiträge zur Kenntnis der Vaucheriaceen XIX. Der Formenkreis von *Vaucheria prolifera* Dangeard 1939. — Arch. Protistenk. 120 (3): 278–286.
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(78\)80003-7](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(78)80003-7)
- Rieth A. 1980. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Band 4. Xanthophyceae. 2 Teil. Jena. 147 p.
- Santra S.C., Adhya T.K. 1976. Vaucheriaceae of Eastern Himalayas (India). — Nova Hedw. 27 (3–4): 655–659.
- Sarma P. 1974. Additions to the freshwater algae of New Zealand II. Some *Vaucheria* from Slipper Island. — Tane. 20: 86–100.
- Schneider C.W., Lane C.E., Norland A. 1999. The freshwater species of *Vaucheria* (Tribophyceae, Chrysophyta) from Connecticut. — Rhodora. 101: 234–263.
- Silva P.C. 1952. A review of nomenclatural conservation in the algae from the point of view of the type method. — Univ. Calif. Publ. Bot. 25: 241–323.
- Simons J. 1978. *Vaucheria riethii* nov. spec., *V. undulata* Jao und weitere *Vaucheria*-Funde aus dem Triebental, Österreich. — Arch. Protistenk. 120 (4): 393–400.
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(78\)80030-X](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(78)80030-X)
- Skuja H. 1931. Die Algenflora von Insel Mortizholm im Us-maitensee. — Arbeiten des Naturforscher-Vereins zu Riga, Neue Folge. 19: 1–20.

- Sviridenko B.F., Sviridenko T.V., Yevzhenko K.S., Efremov A.N. 2015. *Vaucheria aversa* Hass. (Vaucheriales, Xanthophyta) found in the West Siberian plain. — Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya. 1: 66–69 (In Russ.).
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kuster W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Glashütten. 254 p. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Vishnyakov V.S., Romanov R.E., Chemeris E.V., Kipriyanova L.M., Chernova A.M., Komarova A.S., Philipov D.A. 2020. New records of *Vaucheria* (Ochrophyta, Xanthophyceae) in Russia. — Nov. Sist. Nizsh. Rast. 54 (1): 7–41 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.7>
- Vishnyakov V.S. 2019. The localities of *Vaucheria* (Xanthophyceae) in Irkutsk Region and Republic of Buryatia. — Transactions of IBIW. 85/88: 44–58 (In Russ.).
- Walz J.J. 1865. Morfologia i sistematika roda *Vaucheria* DC. (*Ectosperma* Vauch.) [Morphology and systematic of the genus *Vaucheria* DC. (*Ectosperma* Vauch.)]. — Univ. Izv. Kiev. 11: 1–40 (In Russ.).
- Wang Q.-X., Bao W.-M. 1991. A study on Vaucheriaceae from Northeastern China. — Bull. Bot. Res. 11 (2): 37–58.
- Whitford L.A. 1943. The fresh-water algae of North Carolina. — J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 59 (2): 131–170.
- Wittrock V., Nordstedt O., Lagerheim G. 1903. Algae aquae dulcis exsiccatae praecipue Scandinavicae, quas adjec-tis algis marinis chlorophyllaceis et phycochromaceis: Fasc. 33. Lund. № 1551–1600.
- Yamagishi T. 1959. Genus *Vaucheria* in Japan. — J. Jap. Bot. 34 (3): 8–21. (In Japan.).
- Zauer L.M. 1963. New finds of *Vaucheria* in the Leningrad Region. — Bot. Zhurn. 48 (2): 264–266 (In Russ.).
- Zauer L.M. 1977. Siphonophyceae. Flora plantarum cryptogamarum URSS. Vol. 10. Leningrad. 236 p. (In Russ.).
- Żelazna-Wieczorek J. 2002. *Vaucheria* species from selected regions in Poland. — Acta Soc. Bot. Poloniae. 71 (2): 129–139. <https://doi.org/10.5586/asbp.2002.015>
- Zhilkina I.N. 2008. The genus *Vaucheria* (Xanthophyceae) in Moldova. — Bot. Zhurn. 93 (8): 1188–1199 (In Russ.).