ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). Algologia. 2018, 28(4): 461–476

<https://doi.org/10.15407/alg28.04.461>

УДК 582.259

ВИШНЯКОВ В.С.

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

ВИДЫ РОДОВ *BOTRYDIUM* WALLROTH И *VAUCHERIA* DE CANDOLLE (*XANTHOPHYCEAE*) ЮГА ПРИБАЙКАЛЬЯ (РОССИЯ)

Исследованы сифональные желтозеленые водоросли (*Xanthophyceae*) на юге Прибайкалья (2011–2017 гг.). В 218 местонахождениях найдено 375 популяций 15 таксонов из родов *Botrydium* (1 вид) и *Vaucheria* (13 видов и 1 разновидность). *Botrydium granulatum* (Linnaeus) Greville отмечен однажды. Большинство таксонов *Vaucheria* обнаружены в фертильном состоянии *in situ*, что позволило определить их, не прибегая к культивированию. Почти 80% всех находок *Vaucheria* составляют виды *V. bursata* (O. Müller) C. Agardh (125 местонахождений), *V. racemosa* (Vaucher) de Candolle (77), *V. canalicularis* (Linnaeus) Christensen (53) и *V. frigida* (Roth) C. Agardh (32). Остальные представители *Vaucheria* встречались значительно реже. *Vaucheria fontinalis* (Linnaeus) Christensen, *V. aff. aversa* Hassall, *V. frigida* var. *major* (Rieth) Wang et Bao, *V. alaskana* Blum и *V. cruciata* (Vaucher) de Candolle обнаружены в 9–15 местонахождениях. Не более 5 местонахождений установлено для *V. birostris* Simons, *V. prona* Christensen, *V. schleicheri* de Wildeman, *V. uncinata* Kütz. и *V. taylorii* Blum. Исследуемые водоросли приурочены в основном к водным и полуводным биотопам и редко встречаются в типичных наземных условиях, возможно, по причине умеренно влажного и засушливого континентального климата в регионе.

Ключевые слова: *Xanthophyceae*, *Botrydium*, *Vaucheria*, Прибайкалье, Россия

Введение

Желтозеленые водоросли обитают в основном в пресноводных и почвенных условиях, известно почти 600 их видов из 90 родов (Maistro et al., 2017). Наиболее примечательные их представители – сифональные, или ценоцитные, водоросли из родов *Botrydium* (~10 видов), *Vaucheria* (~60–70 видов) и *Asterosiphon* Dangeard (1 вид). Они являются важными средообразующими, трофическими компонентами самых разнообразных водных и наземных экосистем, особенно временных водоемов и нарушенных сырых почв, береговой зоны рек, прудов, озер. Это сравнительно небольшая группа водорослей, которая даже в хорошо изученных регионах представлена не более чем 12–15 видами. В России из указанных родов известны лишь представители *Botrydium* и *Vaucheria*. Разнообразие видов этих родов и их распростра-

ние изучены недостаточно и неравномерно. Для огромной территории Сибири достоверных сведений о сифональных желтозеленых водорослях, сопровождающихся иллюстрациями или морфометрическими характеристиками, крайне недостаточно и касаются они только *Vaucheria*. Свириденко с соавт. (2013, 2015) сообщили о 36 новых местонахождениях 9 видов *Vaucheria* в Тюменской, Омской и Новосибирской областях. Это *V. dichotoma* (Linnaeus) Martius, *V. bursata* (O. Müller) C. Agardh, *V. geminata* (Vaucher) de Candolle, *V. uncinata* Kütz. (под названием *V. hamata* (Vaucher) de Candolle), *V. frigida* (Roth) C. Agardh, *V. racemosa* (Vaucher) de Candolle, *V. taylorii* Blum и *V. aversa* Hassall. Мы представили сведения о находках *V. birostris* Simons, *V. cruciata* (Vaucher) de Candolle, *V. alaskana* Blum, *V. uncinata* на юге Иркутской обл. и Бурятии (Вишняков, 2015, 2016), обобщили данные о распространении редкого вида *V. schleicheri* de Wildeman в Иркутской, Новосибирской областях и Забайкальском крае (Вишняков, Романов, 2017).

Для Байкальского региона первые сведения о сифональных желтозеленых водорослях относятся к XVIII в. Георги (Georgi, 1775) привел в списке собранных им видов рода *Conferva* Linnaeus, на тот момент включавшего почти все известные нитчатые формы макроводорослей, *C. canalicularis* Linnaeus и *C. fontinalis* Linnaeus, базисными для *Vaucheria canalicularis* (Linnaeus) Christensen и *V. fontinalis* (Linnaeus) Christensen, однако без привязки к точному местонахождению (в ручьях и источниках). Только в начале XX в. виды *Vaucheria* появляются в списках альгофлоры окрестностей Иркутска, озер и рек, расположенных поблизости Байкала (Dorogostaisky, 1904). Это *V. terrestris* Lyngbye, *V. racemosa* Götz и *V. sessilis* (Vaucher) de Candolle, которые в настоящее время правильнее рассматривать как таксономические синонимы *V. frigida*, *V. geminata* и *V. bursata* соответственно. Из-за отсутствия гербариев эти данные проверить невозможно. Кроме того, два вида, *V. terrestris* и *V. aversa*, были определены из разнотипных водоемов Баргузинского заповедника (Бочка, 2000) и два вида рода *Botrydium*, *B. granulatum* (Linnaeus) Greville и *B. wallrothii* Kütz., указывались для южных районов Прибайкалья для огородной почвы и луговых сообществ долин рек Куды и Куяда (Судакова, 1977). С учетом наших дополнений (Вишняков, 2015, 2016; Вишняков, Романов, 2017) примерно от 7 до 13 видов сифональных желтозеленых водорослей были отмечены в Прибайкалье.

В данной работе представлены оригинальные данные об этой группе водорослей, полученные нами за последние шесть лет исследований ряда южных районов Прибайкалья.

Материалы и методы

Сбор образцов проводили осенью 2011 г., весной, летом и осенью 2012 и 2013 гг., в летние месяцы 2015 и 2017 гг. на территории Республики Бурятия в Тункинской котловине (район IV, см. карту-схему), в

Иркутской обл. на Олхинском плато (район III), на склонах Приморского хребта (район II), в пойме Ангары (районы I, V, VII) и в Тажеранской степи в Приольхонье (район VI).

Карта-схема района исследований: I — г. Иркутск и его окрестности: поймы рек Ангары, Иркут, Кая; II — реки Приморского хребта; III — Олхинское плато: долины рек Иркут, Олха, Ханчин; IV — Тункинская котловина: долина р. Иркут и его притоков; V — долины рек Куды и Мурина; VI — Тажеранская степь; VII — долина р. Белая

В геоморфологическом отношении юг Прибайкалья представляет собой место стыка равнинной окраины Среднесибирского плоскогорья (Иркутско-Черемховская равнина) с системой высоких гор Восточного Саяна, Олхинским плато и низкогорной южной частью Приморского хребта, обрамляющего западное побережье Байкала к северу от истока Ангары (см. карту-схему). Территория находится под воздействием резко континентального климата, для нее характерны большие амплитуды суточных и сезонных температур, длительная суровая зима и короткое жаркое лето. Среднегодовое количество осадков в районе Иркутска составляет около 480 мм, из них почти 85% приходится на теплое время года. Только на большей части Усть-Ордынского Бурятского округа, в Тунгинской котловине, на о-ве Ольхон (оз. Байкал) и в Приольхонье климат засушливый, здесь выпадает в среднем менее 200–300 и 150 мм осадков соответственно. Горные районы характеризуются избыточным увлажнением за счет обильных осадков (600–1400 мм), более низких температур и слабого испарения. Значения коэффициента сухости (отношение годовой суммы атмосферных осадков к величине

испаряемости за год) на большей части территории, охваченной исследованиями, несколько варьируют около 1 (Атлас..., 1962, 2004). Для растительного покрова характерно преобладание светлехвойных и смешанных мелколиственных лесов с островами степей и лесостепей.

Основу гидрографической сети территории составляет р. Ангара с каскадом водохранилищ. Наиболее крупными притоками являются левобережные реки Иркут, Белая и др. Правобережные притоки представлены в основном малыми реками Ушаковка, Куда и др. Территория в целом хорошо дренирована. Водотоки разнообразны по типологии (как типичные горные реки и ручьи с большим падением, так и равнинные водотоки) и гидрохимическому режиму (Бочкарев, 1959). Здесь сосредоточено большое количество пойменных озер, временных и постоянных ручьев, низинных болот, имеются холодные минеральные, термальные источники, разнообразные искусственные водоемы (пруды, дренажные каналы, карьеры). Вблизи Иркутска водные объекты подвержены интенсивному антропогенному воздействию и загрязнению.

Большинство образцов сифональных желтозеленых водорослей обнаружено в Тункинской котловине, в разнотипных водоемах долин р. Иркут и ее притоков (реки Хулугайша, Зун-Мурэн, Хабухай, Тибельти, Мал. Быстрая), на Олхинском плато (долины рек Олха, Ханчин, Верхние Моты, Кук-Юрт, Каторжанка, Шаманка и др.), в пойме р. Ангары и долин ее притоков (реки Куда, Вдовино, Вересовка, Мегет, Белая), в малых реках и ручьях Приморского хребта. Последние в зависимости от экспозиции склонов впадают в оз. Байкал (Крестовка, Бол. Котинка, Жилище, Бол. Сенная и др.) или Иркутское водохранилище (Большая, Бурдаковка, Бурдугуз, Тальцинка и др.) и представляют собой быстрые холодноводные и слабоминерализованные водотоки с узкими поймами и небольшими лесными водосборами. Тажеранская степь – прибайкальский реликт степей дауро-монгольского типа, изолированный тайгой. Здесь водоросли собирали на солончаках по берегам соленых содовых озер. Изучаемые водоросли заметно тяготеют к биотопам, формирующимся в береговой зоне водоемов и водотоков, родникам и сырым почвам. При сборе проб было тщательно обследовано как можно больше микробиотопов в каждом местонахождении. В большинстве случаев это позволяло обнаружить фертильные нити *Vaucheria*. Последующий процесс включал отмучивание нитей от частиц грунта, перифитона и исследование препаратов под световыми микроскопами Meiji Techno, Olympus (Япония), Opto-Edu (Китай) при увеличениях 40–1000. Пробы изучали в живом состоянии, фиксировали в 70%-ном спирте, 4%-ном формалине или высушивали на воздухе. При идентификации водорослей рода *Vaucheria* использовали определитель А. Рийта (Rieth, 1980) и другие источники.

Для того, чтобы определить характер развития и максимально полно выявить видовой состав желтозеленых водорослей, часть местонахож-

дений, по возможности, изучали в течение нескольких лет или даже сезонов одного года. В силу часто эфемерного появления этих водорослей учет их местонахождений вели по находкам их макроскопических проявлений.

Результаты и обсуждение

В 218 новых местонахождениях было выявлено 375 популяций 15 таксонов из двух родов. Детальные сведения о местонахождениях, составе сообществ с участием видов, а также датах сборов в настоящей работе опущены.

Botrydiaceae Rabenhorst

Botrydium Wallroth

Botrydium granulatum (Linnaeus) Greville 1830

Вид найден однажды в 2013 г. с небольшим обилием на сырой почве по краю тропы в сообществе с *V. canalicularis* на берегу Шишиловской протоки р. Ангара в Иркутске. Известен из многих регионов мира (Guiry, Guiry, 2017).

Vaucheriaceae Dumortier

Vaucheria de Candolle

13 видов и 1 разновидность водорослей этого рода обнаружены в 218 местонахождениях (всего 374 популяции, из которых 365 были определены). Они принадлежат 6 секциям рода, как считаем мы, а также Т. Энтвисл (Entwisle, 1988), разве что с сохранением секции *Heeringia*, т.к. ее объединение с секцией *Racemosae* пока не имеет молекулярного подтверждения (ср.: Andersen, Bailey, 2002). Как и в случае других континентальных флор, значительная часть обнаруженных в Прибайкалье видов входит в секции *Racemosae* и *Vaucheria* (6 и 3 видов соответственно). Поскольку морфологические характеристики большинства изученных популяций в целом соответствуют описанным ранее в литературе, а оценка морфологический изменчивости составляет отдельное исследование, эти данные здесь опущены.

Vaucheria sect. *Vaucheria* = *Anomalae* (Hansgirg) Heering

Vaucheria birostris Simons 1974 (фото, 1–3)

Редкий и пока известный как евроазиатский вид. Подробные сведения о его морфологии и распространению приведены в отдельной работе (Вишняков, 2016). На юге Прибайкалья известен только из Иркутской обл., где был обнаружен в 5 местонахождениях в поймах рек Ангара и Куды по берегам стариц, карьеров и на дне пересохших пойменных озерков (районы I, V).

Vaucheria canalicularis (Linnaeus) Christensen 1968 (фото, 4–6)

Syn. *V. woroniniana* Heering 1907

Космополит. Широко распространен почти по всей территории исследования, обнаружен в 53 местонахождениях в районах I, III, V–VII. Обитает на выходах грунтовых вод, по берегам водоемов низинных болот, ручьев и рек, карьеров, прудов, в лужах, канавах, ямах, на сырых почвах лугов и пастбищ. Особенно часто *V. canalicularis* встречается в долине нижнего течения р. Иркут во временных озерах, ручьях болотно-озерного комплекса в левобережной пойме р. Иркут в Иркутске, в Кайских озерах, реках Кая и Шаманка, ручье Курья, в карьерах, пресных и минеральных источниках, ручьях и долине р. Олха. В правобережье р. Ангара вид довольно обычен в долинах лесостепных рек Куды, Булуса, Мурина. Это единственный вид макроводорослей, массово встречающийся на истоптанных скотом берегах соленых озер Тажеранской степи (Шалар-Нур, Гурби-Нур, Скалистое, безымянное озеро к северу от Холбо-Нура), где формируется типичная солончаковая растительность. Вид неоднократно находили в засоленных местообитаниях (Rieth, 1956).

Примечательно отсутствие находок *V. canalicularis* в водотоках с наиболее низкой минерализацией воды по берегам Байкала и Иркутского водохранилища (район II), а также в долине среднего течения р. Иркут в Тункинской долине, в реках, стекающих со склонов высоких гор Восточного Саяна и Хамар-Дабана (район IV).

***Vaucheria cruciata* (Vaucher) de Candolle 1805 (фото, 7, 8)**

Syn. *V. debaryana* Woronin 1880

Космополит. Выявлен в 15 местонахождениях, которые приурочены в основном к долине р. Иркут (районы I, III), где его находили на берегах болотных озерков, в ручьях с грунтовым питанием, в лужах на грунтовых дорогах, берегах стариц (в г. Иркутске и пос. Баклаши). Кроме того, обнаружен в реках Вдовино и Вересовка возле Иркутска, ручьях г. Усолье-Сибирское, на обсохшем берегу пруда в пос. Малиновка (Черемховский р-н), заросшей старице р. Мурина возле пос. Алужино (Усть-Ордынский Бурятский округ). В Бурятии отмечен один раз в низинном болоте в пойме р. Иркут у пос. Зактуй (Тункинская долина). Как и *V. canalicularis*, тяготеет к водоемам с повышенной минерализацией, выходам грунтовых вод. Самостоятельно сообщества образует очень редко (ручей в г. Усолье-Сибирское), чаще встречается с небольшим обилием в сообществах других видов *Vaucheria*.

Vaucheria sect. *Woroninia* (Solms-Laubach) Heering

***Vaucheria schleicheri* de Wildeman 1895 (фото, 9)**

Преимущественно голарктический и достаточно редкий вид. Обнаружен в Иркутской обл. дважды — в ручье в пос. Олха и в р. Куды (районы III, V). Подробные сведения об этих находках, а также об экологии и распространении вида приведены ранее (Вишняков, Романов, 2017).

Vaucheria sect. *Corniculatae* (Walz) Heering***Vaucheria bursata*** (O. Müller) C. Agardh 1811 (фото, 10, 11)Syn. *V. sessilis* (Vaucher) de Candolle 1805

Космополит. Самый обычный в Прибайкалье вид, найден в 125 местонахождениях. Обитает в разнообразных водных и наземных биотопах почти повсеместно на территории, охваченной исследованиями (районы I–V, VII).

Vaucheria sect. *Racemosae* (Walz) Entwisle***Vaucheria alaskana*** Blum 1953 (фото, 12–15)

Вид с широким, преимущественно гларктическим ареалом. Найден на сыром торфянистом грунте мелких эфемерных болотных озер в левобережной пойме р. Иркут, на берегу затона Ангары на тропе и по берегу Шишиловской протоки в г. Иркутске, по берегам двух неглубоких карьеров на берегу Ангары в Боково, на пастбище в пойме Иркуты в Мамонах возле лужи. Вид встречен также на галечниках по берегам рек Охот, Белая (район VII), а также рек Зун-Мурэн и Хулугайша (район IV). Еще одно его местонахождение относится к солонцеватому лугу на берегу бухты Загли (о-ов Ольхон на Байкале). Всего известно 13 местонахождений вида. Приурочен к полуводным биотопам, какие формируются по сырым переувлажненным берегам.

Vaucheria frigida (Roth) C. Agardh 1824 (фото, 16, 17)Syn. *V. terrestris* (Vaucher) de Candolle 1805

Космополит. Обитает в разнотипных водных и наземных биотопах. Встречен в 32 местонахождениях (районы I–V) в небольших реках, ручьях и озерах, на сырых почвах, часто среди зарослей гелофитов вдоль берегов. Весьма вероятно, к этому виду относится *V. terrestris*, указанный для окрестностей Иркутска (Dorogostaisky, 1904). Для Бурятии приводился из ряда рек, лесных луж и канав в Баргузинском заповеднике (Бочка, 2000).

Vaucheria frigida* var. *major (Rieth) Wang et Bao 1991, (фото, 18)Syn. *V. terrestris* var. *major* Rieth 1965, nom. inv.

Давно известен науке под несколькими невалидными названиями как разновидность или форма *V. terrestris* (*V. frigida*). Морфология *V. frigida* var. *frigida* и *V. frigida* var. *major* аналогична: генеративная ветвь заканчивается широкой ножкой оогония, строго под которой формируется ножка антеридия (фото, 16, 17). Различия заключаются главным образом в наличии более крупных оогониев и часто более широких вегетативных нитей у *V. frigida* var. *major*, что обеспечивает устойчивый морфологический hiatus, указывающий на действительную самостоятельность этой разновидности. Для уточнения таксономического статуса необходимо проведение более детальных исследований. По нашим измерениям, диаметр нитей разновидности составил 70–135 мкм, длина оогониев составляет 162–220 мкм, ширина

— 102,5–167,5 мкм, диаметр антеридиев — 29,5–37,5 мкм, что существенно превышает значения всех прибайкальских популяций *V. frigida* var. *frigida* (длина и ширина оогониев, диаметр нитей). Даже когда оба таксона встречались совместно (р. Бол. Котинка), они заметно отличались друг от друга.

Vaucheria frigida var. *major* обнаружена в двух водотоках Приморского хребта (Бол. Котинка, Черная), в небольших источниках и болотах в долине р. Олха (районы II, III). Еще два местонахождения выявлены в заболоченном лесу в долине ручья Ханчин (Олхинское плато) и в ручье Пьяном в долине р. Белая (район VII).

По сравнению с *V. frigida*, типичным амфибиальным видом, *V. frigida* var. *major* тяготеет к водным условиям родникового типа. В нижнем течении Бол. Котинки он предпочитает обводненные замшелые галечники, небольшие протоки, берега основного русла, заросшие *Montia fontana*, *Caltha palustris* и *Saxifraga aestivalis*, и формирует сообщества с *V. aff. aversa* и *V. bursata*, к которым иногда примешиваются *V. frigida* var. *frigida* и *V. racemosa*. Условия местообитания в Бол. Котинке соответствуют чистому маломинерализованному щелочному водотоку (электропроводность воды 92–123 мкСм/см², pH 8,1–8,3). Неопределенные водоросли рода *Vaucheria* уже отмечались для проток нижнего течения реки (Кожова, Ижболдина, 1994), где был обнаружен нами этот интересный таксон (многократно в 2011 и 2012 гг.). В родниках по берегу р. Олха в пос. Бол. Луг *V. frigida* var. *major* встречался дважды и один раз на берегу самой реки в непосредственной близости к родникам. Здесь он образовал сообщества с *V. bursata*, *V. racemosa* и *V. canalicularis*. В Пьяном ручье всего несколько его фертильных нитей были обнаружены в большой дернине, образованной *V. canalicularis* возле берега.

Разновидность известна из Маньчжурии, откуда впервые была описана (Rieth, 1965; Wang, Bao, 1991), а также из нескольких пунктов в Центральной и Северной Европе (Польша, Германия — Rieth, 1980, Żelazna-Wieczorek, 2002, Финляндия — Hirn, 1900, как *V. terrestris*). Для России она является условно новой, поскольку ранее К. Hirn (1900) указал для регионов севера европейской части *V. terrestris* с размерами оогониев, вполне соответствующими таковым у *V. frigida* var. *major*.

Vaucheria prona Christensen 1970 (фото, 19, 20)

Космополит. В регионе исследования вид встречался редко (5 местонахождений), связан с сырыми почвами или берегами водоемов. В Иркутской обл. обнаружен в г. Иркутске на тропе в Академгородке и по бортам ливневой канавы в Ново-Ленино, на берегах пруда в Мамонах и на берегу небольшого озера в окрестностях г. Черемхово рядом с карьерами. В Бурятии *V. prona* найден лишь на тростниковом болоте в средней части дельты р. Селенга, где вырос на сырой ветоши.

Vaucheria racemosa (Vaucher) de Candolle 1805 (фото, 21, 22)

Syn. *V. walzii* Rothert 1896

Космополит. Обнаружен в 77 местонахождениях в районах I–V, VII. Приурочен *V. racemosa* к водным биотопам, только изредка встречается на почве на сырых берегах рек Бурдаковка, Бурдугуз, Ушаковка. Обитает в очень широком диапазоне минерализации, формирует сообщества как в низко-, так и высокоминерализованных водотоках, в дренажных канавах, родниках, лужах, вдоль берегов мелких озерков и карьеров, нередко в местах массового развития железобактерий. Необычным биотопом для него оказалась бетонная стена, орошаемая брызгами минеральной воды (верхний источник в пос. Олха). Сопутствующими видами часто являются *V. canalicularis* и *V. bursata*.

***Vaucheria taylorii* Blum 1971 (фото, 23)**

Один из самых редких в регионе видов. Найден однажды в р. Харатун в Тункинской котловине в виде подушковидных дернинок вдоль берега по урезу воды. Другие немногочисленные местонахождения *V. taylorii* в России известны пока лишь в лесной и лесотундровой зонах Западной Сибири (Свириденко и др., 2013).

Vaucheria sect. *Tubuligerae* (Walz) Heering

***Vaucheria* aff. *aversa* Hassall 1843 (фото, 24)**

Найден в двух водотоках, стекающих с Приморского хребта в оз. Байкал (Бол. Котинка, Жилище — 2011, 2012, 2017 гг.), и в трех водотоках бассейна р. Иркут в Тункинской котловине (Мал. Быстрая, Тибельти, Хабухай — 2013 г.). За несколько лет наблюдений вид обнаруживали 14 раз, и большая часть находок установлена поблизости друг от друга в нижнем течении указанных байкальских притоков. В Прибайкалье *V. aff. aversa* заметно тяготеет к чистым щелочным маломинерализованным водотокам, поселяясь на участках с замедленным течением, у берегов на сыром грунте и на замшелых галечниках, формирует сообщества, в которых встречаются *V. bursata*, *V. frigida* var. *major* и *V. racemosa*.

Отличительными особенностями обнаруженных популяций являются большая ширина нитей (до 235 мкм в диам.), более крупные оогонии (в среднем 265 мкм дл., 249 мкм выс.), антеридии (средняя длина 125 мкм, ширина 42 мкм) и большой диаметр ооспор (в среднем 170 мкм). Установленные значения этих признаков значительно превышали ранее известные для *V. aversa* значения (Sarma, 1974; Islam, 1976; Rieth, 1980; Entwisle, 1988; Krzyk, 2001; Żelazna-Wieczorek, 2002; Свириденко и др., 2015). Таким образом, весь прибайкальский материал вида представлен гигантской морфой. Имеющиеся к настоящему времени сведения указывают на необходимость таксономической ревизии этого вида. Вполне вероятно, что под *V. aversa* скрывается небольшой комплекс из нескольких самостоятельных таксонов. Однако если ранее морфологический полиморфизм *V. aversa* уже обсуждался с учетом различий формы оогониев (Rieth, 1963), то обнаруженные нами существенные различия в размерах нитей и гаметангиев выявляют еще одну проблему, требующую дополнительного исследования.

Для Иркутской обл. сведения о *V. aversa* отсутствуют. В Бурятии этот вид указывался для двух водотоков Баргузинского заповедника (Бочка, 2000), но поскольку никаких данных о размерах гаметангиев не приводилось, вопрос о принадлежности этого материала к гигантской морфе, обнаруженной нами, остается открытым.

***Vaucheria fontinalis* (Linnaeus) Christensen 1968 (фото, 25)**

Syn. *V. ornithocephala* C. Agardh 1817

Космополит, довольно редкий в регионе исследования. В Иркутской обл. установлено пока лишь 9 его местонахождений: р. Мегет у пос. Шароны, р. Кая за пос. Маркова, р. Большая в пос. Бол. Речка, р. Тальцинка, ручей Пьяный в долине р. Иреть, ручьи в долине р. Олха в поселках Олха, Пионерск, Бол. Луг и сама р. Олха (районы I–III, VII). Это первые достоверные находки вида в азиатской части России. Найден в эпилитоне, реже – в метафитоне небольших водотоков как со слабым, так и очень сильным течением.

Vaucheria sect. *Heeringia* Blum

***Vaucheria uncinata* Kützinger 1856 (фото, 26, 27)**

Syn. *Vaucheriopsis arrhyncha* (Heidinger) Heering 1921

Известен из многих регионов мира, возможно, космополит. В Прибайкалье это один из самых редко встречаемых видов, известен по трем находкам в р. Большая в пос. Бол. Речка (2013, 2015 гг.) и в пойменном болоте р. Бурдугуз (2015 г.). Это притоки Иркутского водохранилища.

Таким образом, по результатам полученных данных выявлено 15 сифональных желтозеленых водорослей (1 – *Botrydium*, 14 – *Vaucheria*), из которых два требуют специальных таксономических исследований. Новыми для Иркутской обл. являются 6 видов рода *Vaucheria* (*V. canalicularis*, *V. frigida* var. *major*, *V. prona*, *V. racemosa*, *V. aff. aversa*, *V. fontinalis*), для Бурятии – 3 (*V. prona*, *V. racemosa*, *V. taylorii*). Региональные различия в числе зарегистрированных видов этого рода (13 – в Иркутской обл., 8 – в Бурятии) следует отнести к случайным и отражающим неравномерный характер изученности этих территорий.

По всей видимости, виды *Botrydium* очень редки в Прибайкалье и не отличаются разнообразием, в то время как виды *Vaucheria*, напротив, широко распространены и достаточно разнообразны. Эти типичные водоросли мелких временных водоемов, берегов рек и ручьев, родников и сырых нарушенных почв могут быть обнаружены уже с конца февраля–начала марта и до первых чисел ноября, когда в регионе устанавливается устойчивый снежный покров. Однако массово виды рода *Vaucheria* встречаются с конца весны (май, начало июня) и до начала осени (сентябрь), т. е. в наиболее теплое время года.

Большинство находок видов рода *Vaucheria* в Прибайкалье отмечено в водных или околотоводных биотопах, в то время как на почвах они встречаются крайне редко. В водных биотопах виды этого рода часто

входят в сообщества с участием других макроводорослей, включая кладофоровые, ульвовые, микроспоровые, зигнемовые, харовые, красные водоросли, а также со мхами, но нередко самостоятельно формируют сообщества, в которых одновременно могут быть представлены до 5 видов. Иногда площади сообществ *Vaucheria* исчисляются несколькими десятками квадратных метров, например *V. schleicheri* в р. Куда (Вишняков, Романов, 2017). Однако чаще эти водоросли растут малозаметно на сыром грунте и разлагающейся ветоши в сообществах прибрежно-водных растений. Сообщества *Vaucheria* могут появляться кратковременно, например весной и осенью, иногда они довольно долго существуют в течение большей части периода открытой воды, например в быстрых водотоках с каменистыми руслами, в которых вегетация сосудистых растений невозможна. Виды рода *Vaucheria* осуществляют стратегию эксплерентов, часто поселяясь в разнообразных как естественно, так и антропогенно нарушенных биотопах.

Как и в других регионах мира, в Прибайкалье те или иные виды *Vaucheria* представлены неравномерно, если судить об этом по числу их находок. Основу флоры составляют только четыре вида. *Vaucheria bursata* — наиболее часто встречаемый вид (125 находок), его можно обнаружить почти в каждом втором местонахождении. Далее следует широко распространенный в водных биотопах вид *V. racemosa* (77 находок), типичные амфибиальные виды *V. canalicularis* (53) и *V. frigida* var. *frigida* (32). На долю всех этих четырех видов приходится до 80% всех находок сифональных желтозеленых водорослей в Прибайкалье. Кроме того, водные формы *V. bursata*, *V. racemosa* и *V. canalicularis* проявляют себя довольно сходно, часто совместно образуют массовые сообщества в слабопроточных мелких водотоках с грунтовым типом питания.

Что касается остальных видов, то более или менее объективными являются сведения о встречаемости только для *V. cruciata* (15 находок), *V. alaskana* (13), *V. fontinalis* (9), *V. birostris*, *V. prona* (по 5), *V. uncinata* (3), *V. schleicheri* (2) и *V. taylorii* (1), поскольку они обнаружены в разных местонахождениях. Примерно одинаковое количество находок *V. frigida* var. *major* (11) и *V. aff. aversa* (14), с одной стороны, является результатом неоднократного и целенаправленного изучения местонахождений двух этих таксонов в течение ряда лет и даже сезонов одного года, а с другой — их совместной встречаемости в р. Бол. Котинка — притоке Байкала. Даже если принять во внимание, что *V. frigida* var. *major* и *V. aff. aversa* обнаружены соответственно в 6 и 5 отдельных водных объектах, то их все равно приходится считать очень редкими для Прибайкалья таксонами.

Низкая встречаемость *V. prona*, обитающего в основном на влажных почвах (Christensen, 1969; Johnson, Merritt, 2002; Жилкина, 2011), вероятно, объясняется высокой испаряемостью выпадающих атмосферных осадков на большей части исследованной территории. По нашим наблюдениям, в районе Верхней Волги, где климат выражено

гумидный и к тому же менее континентальный, *V. prona* занимает уже одну из лидирующих позиций в видовом распределении по общему количеству находок (Вишняков, 2014).

Следует отметить отсутствие в Прибайкалье достоверных находок *V. geminata*, известного во многих регионах мира. Учитывая полученные нами данные, мы с большой осторожностью воспринимаем сведения о *V. geminata* для Бурятии и соседнего Забайкальского края (Dorogostaisky, 1904; Куклин, 2002; Ландшафтное..., 2002; Матафонов, Куклин, 2005). Весьма вероятно, что с *V. geminata* отождествляется сходный по морфологии генеративных ветвей вид *V. canalicularis* (секция *Vaucheria*), для которого также характерны два оогония вверх направленных или слабо наклоненных к нити ножках (фото, 5, 6). Проблема ошибочного отождествления *V. canalicularis* с *V. geminata* рассматривалась уже неоднократно (Amigowicz, 1983; Islam, 1984).

Заключение

В результате исследования сифональных желтозеленых водорослей Прибайкалья обнаружены виды, новые для соответствующих административных регионов, и определены специфические черты разнообразия этой группы водорослей на юге Прибайкалья в целом. Они проявляются, в частности, представленностью здесь вида *Vaucheria aversa* с морфологически очень своеобразной гигантской морфой, требующей дальнейших таксономических исследований, а также отсутствием находок *V. geminata*, широко известного из сопредельных регионов. Анализ встречаемости сифональных желтозеленых водорослей в Прибайкалье показал значительное преобладание только четырех тривиальных видов — *V. bursata*, *V. canalicularis*, *V. racemose* и *V. frigida*, которые связаны главным образом с водными и околотовными биотопами. Виды, тяготеющие к сырым почвам, не характерны для Прибайкалья. Очевидно, климат территории (баланс осадков и их испаряемость) определяет такое видовое распределение.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 16-34-01139. Выражаем благодарность многим коллегам за совместные экскурсии по Прибайкалью, в которых собран материал по этим водорослям. Особенно признательны О.А. Тимошкину за предоставленную возможность работы в стенах ЛИН СО РАН в 2011–2013 гг., Р.Е. Романову (ЦСБС СО РАН) за присланные копии недоступных статей и И.Н. Егоровой (СИФИБР СО РАН) за уточнение сведений по роду *Botrydium*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Иркутской области. М.; Иркутск: ГУГК, 1962. 182 с.
Атлас. Иркутская область: экологические условия развития. М.; Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2004. 90 с.

- Бочка А.Б. Водоросли. В кн.: *Флора и фауна заповедников*. Вып. 91. Москва, 2000. С. 8–123.
- Бочкарев П.Ф. *Гидрохимия рек Восточной Сибири*. Иркутск, 1959. 155 с.
- Вишняков В.С. Находки вошерий (*Vaucheria*, *Xanthophyceae*) в Южном Прибайкалье и Верхнем Поволжье. В кн.: *Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге*: Мат. докл. III Междунар. науч. конф. (Борок, 24–29 авг. 2014 г.). Ярославль, 2014. С. 34–36.
- Вишняков В.С. Морфология и распространение новых для России видов *Vaucheria* (*Xanthophyceae*). *Бот. журн.* 2015. 100(9): 909–927.
- Вишняков В.С. *Vaucheria birostris* (*Xanthophyceae*), новый для России редкий вид из Верхнего Приангарья. *Бот. журн.* 2016. 101(3): 287–293.
- Вишняков В.С., Романов Р.Е. *Vaucheria schleicheri* (*Xanthophyceae*) в Азиатской России: новые находки и проблемы охраны вида. *Бот. журн.* 2017. 102(1): 87–97.
- Жилкина И.Н. *Вошерия в Молдавии*. Гатчина: Изд-во ПИЯФ РАН, 2011. 63 с.
- Кожова О.М., Ижболдина Л.А. Фитоценозы реки Большие Коты (приток Байкала, Россия). *Альгология*. 1994. 4(3): 84–87.
- Куклин А.П. *Экология макрофитных водорослей Восточного Забайкалья (на примере водоемов бассейна р. Хилок)*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2002. 19 с.
- Ландшафтное и биологическое разнообразие бассейна р. Хилок: опыт изучения и управления*. Под ред. И.Ю. Мальчиковой. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 308 с.
- Матафонов П.В., Куклин А.П. Бентосные сообщества горного водотока в окрестностях г. Читы. *Тр. заповедника «Тигирекский»*. 2005. 1: 316–317.
- Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Евженко К.С., Ефремов А.Н. Находка *Vaucheria aversa* Hass. (*Vaucheriales*, *Xanthophyta*) на Западно-Сибирской равнине. *Вестн. Санкт-Петербург. ун-та. Сер. 3. Биология*. 2015. 1: 66–69.
- Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Евженко К.С., Ефремов А.Н., Токарь О.Е., Окуловская А.Г. Род *Vaucheria* (*Xanthophyta*) на Западно-Сибирской равнине. *Бот. журн.* 2013. 98(12): 1488–1498.
- Судакова Е.А. *Почвенные водоросли различных фитоценозов и пахотных угодий Прибайкалья*: Дис. ... канд. биол. наук. Ленинград, 1977. 145 с.
- Amirowicz A. *Vaucheria* species in the neighbourhood of Cracow. *Fragm. Flor. Geobot.* 1983 (1986). 29(3–4): 465–474.
- Andersen R.A., Bailey J.C. Phylogenetic analysis of 32 strains of *Vaucheria* (*Xanthophyceae*) using the *rbcL* gene and its two flanking spacer regions. *J. Phycol.* 2002. 38: 583–592. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2002.01144.x>
- Christensen T. *Vaucheria* collections from Vaucher's region. *Kong. Danske Videnskab. Selskab, Biol. Skrifter*. 1969. 16(4): 1–36.
- Dorogostaisky V. Matériaux pour servir à l'algologie du lac Baikal et de son bassin. *Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou*. 1904. 18(1): 229–265.
- Entwistle T.J. A monograph of *Vaucheria* (*Vaucheriaceae*, *Chrysophyta*) in south-eastern mainland Australia. *Austral. Syst. Bot.* 1988. 1(1): 1–77. <https://doi.org/10.1071/SB9880001>
- Georgi J.G. Reise von Tomsk bis an den Baikal; 1772. In: *Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich 1772–1774*. St. Petersburg, 1775. Bd 1. 323 S.

- Guiry M.D., Guiry G.M. 2017. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, Nat. Univ. Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 14 Nov. 2017
- Hirn K.E. Finnländische Vaucheriaceen. *Medd. Soc. Fauna Flora Fennica*. 1900. 26: 85–90.
- Islam A.K.M.N. Addition to the species of *Vaucheria* in Bangladesh. *Dacca Univ. Stud. B*. 1976. 24(1): 59–62.
- Islam A.K.M.N. Studies on the genus *Vaucheria* (*Xanthophyceae*) in Iraq. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 1984. 69(6): 877–902.
- Johnson L.R., Merritt R. Phylum *Xanthophyta* (yellow-green algae). In: *The Freshwater Algal Flora of the British Isles*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2002. P. 245–270.
- Krzyk A. New localities of several species of *Vaucheria* (*Xanthophyceae*) in Poland. *Pol. Bot. J.* 2001. 46(2): 169–174.
- Maistro S., Broady P., Andreoli C., Negrisola E. *Xanthophyceae*. In: *Handbook of the Protists*. Springer Nature Switzerland AG., 2017. Pp. 407–434. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28149-0_30
- Rieth A. Die Algen der chinesisch-deutschen biologischen Sammelreise durch Nord- und Nordostchina: I. Die Vaucheriaceen. 1. Teil. *Limnologica*. 1963. 1(4): 287–313.
- Rieth A. *Xanthophyceae*. 2 Teil. In: *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1980. 147 S.
- Rieth A. Zur Kenntnis halophiler Vaucherien. *Flora*. 1956. 143: 127–160.
- Sarma P. Additions to the freshwater algae of New Zealand II. Some *Vaucheria* from Slipper Island. *Tane*. 1974. 20: 86–100.
- Wang Q.-Xi, Bao W.-Mei. A study on *Vaucheriaceae* from Northeastern China. *Bull. Bot. Res.* 1991. 11(2): 37–58.
- Żelazna-Wieczorek J. *Vaucheria* species from selected regions in Poland. *Acta Soc. Bot. Poloniae*. 2002. 71(2): 129–139.

Поступила 9 января 2018 г.

Подписал в печать С.Ф. Комулайнен

REFERENCES

- Amirowicz A. *Fragm. Flor. Geobot.* 1983 (1986). 29(3–4): 465–474.
- Andersen R.A., Bailey J.C. *J. Phycol.* 2002. 38: 583–592. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2002.01144.x>
- Atlas Irkutskoy oblasti* [*Atlas of the Irkutsk Region*]. Moscow; Irkutsk, 1962. 182 p. [Rus.]
- Atlas. Irkutskaya oblast': ekologicheskiye usloviya razvitiya* [*Atlas. Irkutsk region: ecological conditions of development*]. Moscow; Irkutsk: Publ. Inst. Geogr. SB RAS, 2004. 90 p. [Rus.]
- Bochka A.B. In: *Flora i fauna zapovednikov* [*Flora and Fauna of Reserves*]. Moscow, 2000. Issue. 91. Pp. 8–123. [Rus.]
- Bochkarev P.F. *Gidrokimiya rek Vostochnoy Sibiri* [*Hydrochemistry of the rivers of Eastern Siberia*]. Irkutsk, 1959. 155 p. [Rus.]
- Christensen T. *Selskab, Biol. Skrifter*. 1969. 16(4): 1–36.
- Dorogostaisky V. *Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou*. 1904. 18(1): 229–265.
- Entwistle T.J. *Austral. Syst. Bot.* 1988. 1(1): 1–77. <https://doi.org/10.1071/SB9880001>

- Georgi J.G. In: *Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich 1772–1774*. St. Petersburg, 1775. Bd 1. 323 S.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2017. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, Nat. Univ. Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 14 Nov. 2017
- Hirn K.E. *Medd. Soc. Fauna Flora Fennica*. 1900. 26: 85–90.
- Islam A.K.M.N. *Dacca Univ. Stud.*, B. 1976. 24(1): 59–62.
- Islam A.K.M.N. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 1984. 69(6): 877–902.
- Johnson L.R., Merritt R. In: *The Freshwater Algal Flora of the British Isles*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2002. Pp. 245–270.
- Kozhova O.M., Izhboldina L.A. *Algologia*. 1994. 4(3): 84–87.
- Krzyk A. *Pol. Bot. J.* 2001. 46(2): 169–174.
- Kuklin A.P. *Ekologiya makrofitnykh vodorosley Vostochnogo Zabaykal'ya (na primere vodoyemov basseyna r. Khilok)* [Ecology of macrophytic algae of the Eastern Transbaikalia (on the example of reservoirs of the Khilok River basin)]: Abstr. Ph.D. (Biol.) Thesis. Ulan-Ude, 2002. 19 p. [Rus.]
- Landshaftnoye i biologicheskoye raznoobraziye basseyna Khilok: opyt izucheniya i upravleniya* [Landscape and biological diversity of the River Khilok River: experience of study and management]. Ed. I.Yu. Malchikova. Novosibirsk: Siberian Branch RAN Press, 2002. 308 p. [Rus.]
- Maistro S., Broady P., Andreoli C., Negrisol E. In: *Handbook of the Protists*. Springer Nature Switzerland AG., 2017. Pp. 407–434. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28149-0_30
- Matafonov P.V., Kuklin A.P. *Trudy reserve "Tigireksky"*, 2005. 1: 316–317.
- Rieth A. *Limnologica*. 1963. 1(4): 287–313.
- Rieth A. In: *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1980. 147 S.
- Rieth A. *Flora*. 1956. 143: 127–160.
- Sarma P. *Tane*. 1974. 20: 86–100.
- Sudakova E.A. *Pochvennyye vodorosli razlichnykh fitotsenozov i pakhotnykh ugodiy Pribaykal'ya* [Soil algae of various phytocenoses and arable lands of the Baikal Region]: Abstr. Ph.D. (Biol.) Thesis. Leningrad, 1977. 145 p. [Rus.]
- Sviridenko B.F., Sviridenko T.V., Evzhenko K.S., Efremov A.N. *Bull. St. Petersburg Univ.* Ser. 3. Biology. 2015. 1: 66–69.
- Sviridenko B.F., Sviridenko T.V., Evzhenko K.S., Efremov A.N., Tokar O.E., Okulovskaya A.G. *Bot. J.* 2013. 98(12): 1488–1498.
- Vishnyakov V.S. In: *Vodorosli: problemy taksonomii, ekologii i ispol'zovaniye v monitoringe* [Algae: problems of taxonomy, ecology and use in monitoring]: Mat. III Int. Sci. Conf. Yaroslavl, 2014. Pp. 34–36. [Rus.]
- Vishnyakov V.S. *Bot. J.* 2015. 100(9): 909–927.
- Vishnyakov V.S. *Bot. J.* 2016. 101(3): 287–293.
- Vishnyakov V.S., Romanov R.E. *Bot. J.* 2017. 102(1): 87–97.
- Wang Q.-Xi, Bao W.-Mei. *Bull. Bot. Res.* 1991. 11(2): 37–58.
- Żelazna-Wieczorek J. *Acta Soc. Bot. Poloniae*. 2002. 71(2): 129–139.
- Zhilkina I.N. In: *Vosheriya v Moldavii* [Vosheria in Moldova]. Gatchina, 2011. 63 p. [Rus.]

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). Algologia. 2018, 28(4): 461–476

<https://doi.org/10.15407/alg28.04.461>

Vishnyakov V.S.

Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS,
Borok, Nekouz District 152742, Yaroslavl Region, Russia

REPRESENTATIVES OF GENERA *BOTRYDIUM* WALLROTH AND *VAUCHERIA* DE
CANDOLLE (*XANTHOPHYCEAE*) IN THE SOUTH OF BAIKAL REGION (RUSSIA)

The yellow green algae belonging to the genera *Botrydium* and *Vaucheria* (*Xanthophyceae*) were studied in the south of the Baikal region from 2011 to 2017. As a result, 375 populations of 15 siphonous xanthophytes from *Botrydium* (1 species) and *Vaucheria* (13 species and 1 variety) have been revealed in the 218 localities of the studied region. *Botrydium granulatum* (Linnaeus) Greville was recorded only once while 374 populations represented the taxa from genus *Vaucheria*. Most of them (365) were found *in situ* fertile, with reproductive organs. It allowed identifying them without cultivation. Most of the *Vaucheria* records (about 80%) are *V. bursata* (O. Müller) C. Agardh (125 localities), *V. racemosa* (Vaucher) de Candolle (77), *V. canalicularis* Linnaeus (53) and *V. frigida* (Roth) C. Agardh (32). The rest representatives of *Vaucheria* met much less frequently. *V. fontinalis*, *V. aff. aversa*, *V. frigida* var. *major*, *V. alaskana*, *V. cruciata* were found in 9–15 localities. *Vaucheria birostris*, *V. schleicheri*, *V. prona*, *V. taylorii*, and *V. uncinata* were recorded in five or less localities. In the south of Baikal region, siphonous xanthophytes occur mainly in aquatic and semiaquatic biotopes; in terrestrial habitats, they were rarely found possibly due to the moderately humid and arid continental climate in the region.

Key words: *Xanthophyceae*, *Botrydium*, *Vaucheria*, Baikal Region, Russia

Фото. Виды рода *Vaucheria* юга Прибайкалья:

1–3 – *V. birostris*: пролиферирующая генеративная ветвь (1), оогоний с двухпоровым клювом, указан стрелкой (2), конец генеративной ветви с двухпоровым дельтовидным антеридием, поры указаны стрелками (3); 4–6 – *V. canalicularis*: конец генеративной ветви с двухпоровым дельтовидным антеридием (4), общий вид генеративных ветвей (5, 6); 7, 8 – *V. cruciata*: общий вид генеративных ветвей. Масштаб: 1, 4–6 – 100 мкм, 2, 3, 7, 8 – 50 мкм

9 — *Vaucheria schleicheri*: нить с одиночным оогонием и группой «ползучих» антеридиев; 10, 11 — *V. bursata*: общий вид фертильных нитей (10) и группа гаметангиев (11); 12–15 — *V. alaskana*: ооспоры с короткими терминальными полостями, показаны стрелками (12, 13), в которых часто происходит выпячивание спорных оболочек (12); общий вид генеративной ветви (14); конец генеративной ветви со слабо закрученным антеридием (15). Масштаб: 9 — 250 мкм, 10, 11, 14, 15 — 100 мкм, 12, 13 — 50 мкм

16, 17 – *Vaucheria frigida*: генеративные ветви с одиночным оогонием, нависающим над антеридием; 18 – *V. frigida* var. *major*; 19, 20 – *V. prona*: генеративная ветвь с наклоненным к нити оогонием (19), пролиферации верхушек генеративных ветвей (20); 21, 22 – *V. racemosa*: генеративные ветви с различным числом и расположением оогониев; 23 – *V. taylorii*: генеративная ветвь с радиально возникающими ножками оогониев в наиболее расширенной части. Масштаб 100 мкм

24 – гигантская форма *Vaucheria aversa*: оогоний с эллипсоидной спорой внутри и два обращенных к нему антеридия (показаны стрелками); 25 – *V. fontinalis*: нити с билатерально расположенными оогониями и антеридиями (показаны стрелками); 26, 27 – *V. uncinata*: пролиферирующая генеративная ветвь с широко-эллипсоидными оогониями (с ооспорами) и разрушающимися антеридиями (показаны стрелками), ювенильная генеративная ветвь (27). Масштаб 100 мкм