



УДК 582.271.2:581.95(1-925.11/.15)

Харовые водоросли (Characeae, Charophyceae) Приенисейской Сибири (Россия)

Р. Е. Романов^{1, 2*}, Д. Ю. Ефимов³, Е. Г. Макеева^{4, 5}, Д. Н. Шауло^{6, 12}, Л. М. Киприянова^{2, 6, 13},
Т. А. Зотина^{7, 8}, И. Н. Поспелов⁹, А. Л. Эбель^{6, 10}, Е. Ю. Зарубина^{2, 14}, Д. Ю. Полянская¹¹

¹ Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, ул. Проф. Попова, д. 2, г. Санкт-Петербург, 197376, Россия.
E-mail: romanov_r_e@ngs.ru; ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-6137-3586>

² Институт водных и экологических проблем СО РАН, ул. Молодежная, д. 1, г. Барнаул, 656038, Россия

³ Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, д. 109, пос. Борок, 152742, Ярославская область, Россия.
ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9029-6962>

⁴ Государственный природный заповедник «Хакасский», ул. Цукановой, д. 164, г. Абакан, 655017,
Республика Хакасия, Россия. ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-2445-2429>

⁵ Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова, ул. Ленина, д. 90, г. Абакан, 655017,
Республика Хакасия, Россия

⁶ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотова, д. 101, г. Новосибирск, 630090, Россия

⁷ Институт биофизики ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН», Академгородок, д. 50/50, г. Красноярск, 660036,
Россия. ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4792-1582>

⁸ Сибирский федеральный университет, пр. Свободный, д. 72, г. Красноярск, 660041, Россия

⁹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Ленинский пр., д. 33, г. Москва, 119071, Россия.
ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9564-5589>

¹⁰ Национальный исследовательский Томский государственный университет, пр. Ленина, д. 36, г. Томск, 634050, Россия.
ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-7889-4580>

¹¹ Национальный парк «Красноярские Столбы», ул. Карьерная, д. 26а, г. Красноярск, 660006, Россия

¹² ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-1835-8532>

¹³ ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9999-1956>

¹⁴ ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0006-3103>

* Автор для переписки

Ключевые слова: Красноярский край, охрана, распространение, Республика Тыва, Республика Хакасия, экология, *Chara arcuatifolia*, *Chara globata*, *Nitella tenuissima*, *Tolypella canadensis*.

Аннотация. В результате изучения гербарных коллекций и оригинальных сборов выявлены 1 новый род *Tolypella* и 5 новых видов харовых водорослей для Приенисейской Сибири, 59 новых местонахождений (67 % от их общего числа), 127 новых популяций (83 % от их общего числа). Всего в исследованном регионе найдено 20 видов, в том числе 12 – в Республике Хакасия (3 – новых для региона), 17 – в Красноярском крае (1 новый род и 7 новых видов), 12 – в Республике Тыва (2 новых рода и 7 новых видов). *Nitella tenuissima* впервые обнаружена в Азиатской части России. Выявлено наиболее северное континентальное местонахождение харовых водорослей – *Chara virgata* на Южном Таймыре, новое местонахождение циркумполярного вида *Tolypella canadensis*, первое в Приенисейской Сибири, далеко отстоящее от известных ранее в Республиках Коми и Якутия. Род *Chara* преобладает по количеству видов и их встречаемости. Обсуждается таксономический статус

вида *C. arcuatifolia* sensu Hollerb. et Krassavina, который, по-видимому, является морфотипом *C. globularis*. Оценена приуроченность видов к отдельным экорегионам. Подтверждено современное присутствие ряда видов спустя значительные интервалы со времени первых находок. Для многих водоемов показано присутствие харовых – одних и тех же видов с большим временным интервалом между наблюдениями, что подтверждает устойчивость их популяций, важную для оценки необходимости и возможности их охраны. Особый интерес представляют местонахождения, утраченные в результате создания Красноярского и Саяно-Шушенского водохранилищ. Подготовлены Красные списки, ряд видов рекомендован к охране. Предложен ряд ключевых ботанических территорий – озера, которые значимы для охраны части видов региона.

The charophytes (Characeae, Charophyceae) from the Yenisey Siberia (Russia)

R. E. Romanov^{1,2}, D. Yu. Efimov³, E. G. Makeeva^{4,5}, D. N. Shaulo⁶, L. M. Kipriyanova^{2,6}, T. A. Zotina^{7,8},
I. N. Pospelov⁹, A. L. Ebel^{6,10}, E. Yu. Zarubina², D. Yu. Polyanskaya¹¹

¹ Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, Professora Popova St., 2,
Saint Petersburg, 197376, Russian Federation

² Institute for Water and Environmental Problems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Molodezhnaya St., 1, Barnaul, 656038, Russian Federation

³ Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, 109, Borok, Nekouz,
Yaroslavl Region, 152742, Russian Federation

⁴ State Natural Reserve Khakassky, Tsukanovoy St., 164, Abakan, 655017, Republic of Khakassia, Russian Federation

⁵ Katanov Khakassky State University, Lenina St., 90, Abakan, 655017, Republic of Khakassia, Russian Federation

⁶ Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Zolotodolinskaya St., 101, Novosibirsk, 630090, Russian Federation

⁷ Institute of Biophysics, Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Centre of the Siberian Branch of the Russian Academy of
Science", Akademgorodok, 50/50, Krasnoyarsk, 660036, Russian Federation

⁸ Siberian Federal University, Svobodny Pr., 72, Krasnoyarsk, 660041, Russian Federation

⁹ Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Leninsky Pr., 33,
Moscow, 119071, Russian Federation

¹⁰ Tomsk State University, Lenina Pr., 36, Tomsk, 634050, Russian Federation

¹¹ National Park "Krasnoyarskiye Stolby", Karyernaya St., 26a, Krasnoyarsk, 660006, Russian Federation

Keywords: *Chara arcuatifolia*, *Chara globata*, ecology, Krasnoyarsk Territory, *Nitella tenuissima*, protection, Republic of Khakassia, Republic of Tuva, species distribution, *Tolypella canadensis*.

Summary. The records of new localities of charophytes from the Yenisey Siberia and confirmations for the ones known before were summarized as a result of study both available herbarium collections and field studies during 2007–2021. The twenty species, including one novel genus and five novel species records, 59 new localities (67 % of its total number), 127 new populations (83 % of its total number) were found in this region. In particular, 12 species (incl. 3 novel ones for the region) are known from the Republic of Khakassia, 17 (7) – from the Krasnoyarsk Territory, 12 (7) – from the Tuva Republic. The genus *Chara* is the most species-rich and frequent in the area of study. The taxonomic rank of *C. arcuatifolia* sensu Hollerb. et Krassavina is discussed. It seems to be a morphotype of *C. globularis* having clearly arcuate branchlets. *Nitella tenuissima* is a novel species record for Asian Russia. The charophyte northernmost locality on the continent was revealed. It belongs to *C. virgata* collected at Southern Taymyr. The novel locality of circumpolar species *Tolypella canadensis*, far distant from ones known before from Komi Republic and Republic of Yakutia, was found in this region too. The species occurrence in different ecoregions was estimated. The contemporary presence of some species after long intervals between observations from their first records was confirmed. The persistence of the same species in the same water bodies after a long period was revealed as evidence of stability of their populations, important for species protection. The loss of charophyte localities as a result of construction of large Krasnoyarskoe and Sayano-Shushenskoe water reservoirs is remarkable. The red lists for the regions studied were compiled and some species were suggested for protection. The important charophyte areas enabling protection of some species were revealed.

Введение

Харовые водоросли (Charophyta: Characeae) – макроскопические водные растения очень характерного облика, способные создавать и поддерживать своеобразные условия как водной среды, так и донных осадков, определяющие функционирование водной экосистемы в целом (Schubert et al., 2018; Rodrigo et al., 2021). Некоторые виды являются ключевыми для охраняемых типов биотопов 3140 «Жесткие олиго-мезотрофные воды с бентосными харовыми водорослями *Chara* sp.» (Hard oligo-mesotrophic waters with benthic stoneworts *Chara* spp.) Директивы Европейского союза о местообитаниях (European Commission, 2013) и C1.2a «Постоянные олиготрофные до мезотрофных водные объекты с харовыми водорослями» (Permanent oligotrophic to mesotrophic waterbody with Characeae). Последний тип биотопов имеет природоохранный статус «уязвимый» в Европейском союзе (Janssen et al., 2016). В Красных списках ряда европейских стран значительную часть составляют виды, имеющие статус «под угрозой вымирания» (Becker, 2016). Обширная территория России является настоящим вызовом для изучения распространения харовых водорослей, что представляет также и несомненный международный интерес, поскольку данные с такой огромной площади способны существенно изменять представления об ареалах и границах между видами. Оценка необходимости и возможности охраны представителей этой группы в большинстве регионов России неизбежно сталкивается с ограниченным набором данных. До сих пор списки видов для отдельных административных регионов Сибири были доступны лишь для Западной Сибири и Якутии (Sviridenko T. V., Sviridenko B. F., 2016; Romanov, 2017; Romanov et al., 2018; Chemeris et al., 2021). Харовые водоросли обширного пространства между ними могут быть охарактеризованы по ряду работ с очень локальными данными (см. ниже).

Длительный период изучения харовых водорослей Приенисейской Сибири (Красноярский край, республики Тыва и Хакасия) позволяет очертить его наиболее значимые этапы. Первые сборы харовых в этом регионе, выполненные в восемнадцатом веке, принадлежат И. Г. Гмелину (Gmelin, 1768; Ruprecht, 1845; LE!). Позднее, в девятнадцатом и начале двадцатого века, ряд местонахождений выявили Н. М. Мартыанов, Х. В. Арнелл и Х. Принтц (Nordstedt, 1889; Printz, 1916; Blindow, Koistinen, 2003). Большое количество

сборов было сделано Т. Г. Поповой, М. Г. Дегтевой и В. В. Ревердатто в 1930-х годах (Vilhelm, 1930; Popova, 1946, 1947; LE!), однако практически все они не были определены до последнего времени (см. ниже). Очень интересная коллекция из Республики Тывы принадлежит В. М. Катанской по сборам 1969 г. (LE!). В 1990 г. значительная коллекция харовых водорослей была собрана П. А. Волобаевым (Volobaev, 1990a; KEM!). Результаты обработки этих двух коллекций до настоящего времени не были обнародованы. За последние двадцать лет появился ряд существенных дополнений (Blindow, Koistinen, 2003; Vyshegorodtsev et al., 2006; Sviridenko et al., 2007; Sviridenko T. V., Sviridenko B. F., 2008; Makeeva, 2009, 2010; Naumenko, Makeeva, 2011; Prirodnyy kompleks ..., 2011, 2016; Romanov et al., 2014, 2022; Makeeva, Naumenko, 2015; Efimov, 2016; Romanov, 2019b). Тем не менее, для некоторых водоемов на протяжении долгого времени было известно лишь присутствие или значительное обилие харовых водорослей, которые могли составлять основу их растительного покрова (Popova, 1946, 1947; Greze, 1953, 1955; Ioganzen, 1954; Khristenko, 1956; Greze V. N., Greze V. I., 1958; Gundrizer, 1972; Ozyora Khakasii ..., 1976; Maloletko, 1988; Volkova et al., 2006; Yalysheva, 2010). Почти все литературные данные относятся к южной части исследованного региона. С северной и центральной части Красноярского края известны лишь два вида – *Nitella opaca* (C. Agardh ex Bruzelius) C. Agardh и *N. wahlbergiana* Wallm. (Vilhelm, 1930; Blindow, Koistinen, 2003), а также самое северное континентальное местонахождение рода *Nitella* (Romanov, 2019b).

Несмотря на значительную библиографию по харовым водорослям этих регионов, разрозненные опубликованные данные до сих пор не позволяли охарактеризовать видовой состав харовых водорослей для территории Приенисейской Сибири в целом и особенности их распространения, оценить устойчивость отдельных популяций, необходимость и возможность охраны отдельных видов. Цель данной работы – восполнить этот пробел на основе изучения всех доступных гербарных коллекций и оригинальных сборов в Красноярском крае, республиках Тыва и Хакасия.

Материалы и методы

Изучены образцы из коллекций LE, KEM, NS, NSK, B, LD. Оригинальные сборы выполнены на протяжении 2007–2022 гг. Все образцы проверены и определены Р. Е. Романовым и Е. Г. Маке-

ево́й. Новые сборы депонированы в LE, IBIW и гербарий Национального парка «Красноярские столбы». Местонахождения каждого вида пронумерованы за исключением единственных в регионе: первая цифра – номер местонахождения, вторая цифра – номер наблюдения в нем, подтвержденного образцом (в случае однократной находки вторая цифра пропущена). Этикетки цитируются с сохранением исходных сокращений, которые в необходимых случаях расшифрованы в квадратных скобках. В них же приведены дополнения к лаконичным оригинальным этикеткам. Немногие образцы найдены на гербарных листах высших растений (NS). Для этих случаев указаны виды высших растений, определяющие положение образца в коллекции. Фотографии были получены с помощью микроскопов Carl Zeiss Stereo Discovery V12 и Carl Zeiss Axioskop 40. Талломы и ооспоры были изучены также с помощью сканирующих электронных микроскопов Hitachi TM-1000 и Carl Zeiss EVO MA 10. Подготовка ооспор выполнена по методике Urbaniak et al. (2012). Номенклатура приведена по сводке «Харовые водоросли Германии» (Gregor, 2016) с учетом последних уточнений (Romanov, 2022).

Результаты и их обсуждение

Список местонахождений составлен на основе изученных образцов и литературных данных. Синонимы приведены для случаев, когда виды были определены или указаны под этими названиями. Первые определения указаны для всех образцов, которые были идентифицированы другими авторами. Образцы В. М. Катанской определены Л. К. Красавиной, образцы П. А. Волобаева, А. Мариюда – П. А. Волобаевым. Сокращения в тексте: РХ – Республика Хакасия, КК – Красноярский край, РТ – Республика Тыва, ХГЭ – Хакасская геоботаническая экспедиция, проф. В. В. Ревердатто, 1934; коллекторы: АМ – А. Мариюда, АЭ – А. Л. Эбель, ВК – В. М. Катанская, ВР – В. В. Ревердатто, ДЕ – Д. Ю. Ефимов, ДШ – Д. Н. Шауло, ЕМ – Е. Г. Макеева, ЛК – Л. М. Киприянова, МД – М. Г. Дегтерева, ПВ – П. А. Волобаев, РР – Р. Е. Романов, СШ – С. П. Шауло, ТП – Т. Г. Попова; ЛД – литературные данные.

Новый род для Приенисейской Сибири

Tolypella canadensis Sawa. КК: «Таймырский Долгано-Ненецкий район, юго-западный Тай-

мыр, плато Путорана, оз. Някомьякен, западный берег, район устья р. Тонель, по дну на глубине от 1,5 до 3 м сплошным ковром. 89 м над ур. м., 68°51'55.5" с. ш. 90°32'40.5" в. д. 08 VIII 2021. И. Н. Пospelov» (LE: A0000507). – Вид известен лишь из одного озера. Циркумпольный вид, найденный в России в Архангельской области, Ненецком автономном округе, Республике Коми, Красноярском крае, Республике Якутия, Чукотском автономном округе, везде в единичных – немногих местонахождениях (Romanov, Kopyrina, 2016; Romanov et al., 2018; Romanov, 2019b; Chemeris et al., 2021; this study; рис. 5). Нуждается в охране как редкий стенобионтный многолетний вид.

Tolypella prolifera (Ziz ex A. Braun) Leonh. КК: «[Г. Назарово], Енисейская губ., Ачинский уезд, Назаровская вол., речка близ с. Назаровского [г. Назарово]. 13 VII 1912. И. Кузнецов (Гербарий Переселенческого управления. И. В. Кузнецов: Экспедиция в Красноярский и Ачинский уезды Енисейской губ. 1912. № 485)» (LE).

РТ. Улуг-Хемский р-н, пойма р. Енисей: «ниже г. Шагонар, старица 1, гл. 0,1 [м], среди заросли *Scirp[us] lac[ustris]*, [совместно с *C. globularis*, *C. contraria*, *Nitella tenuissima*]. 26 VII 1969. ВК. № 12, *Chara fragilis*, *T. intricata*, *N. tenuissima*» (LE). РТ. «Ниже г. Шагонар, старица 1, асс[оциация] *Scirpus*, [совместно с *C. globularis*, *C. contraria*, *N. tenuissima*]. 30 VII 1969. ВК. № 17, *C. fragilis*» (LE). – По-видимому, местонахождение утрачено в результате заполнения Саяно-Шушенского водохранилища.

Вид известен только из двух местонахождений, малой реки и старицы (рис. 4F). Ближайшие местонахождения известны из Кемеровской области и Республики Бурятия (Volobaev, 1990b; Vishnyakov, Romanov, 2012; KEM!, LE!). Современные популяции в исследованном регионе неизвестны.

Новые виды для Приенисейской Сибири

Chara globata Mig.

Конспецифичен с *C. dominii* Villh. (Romanov, Blindow, in press).

КК. «Минусинский р-н, 30 км к востоку от г. Минусинск, оз. Малое Кызыкульское [Малый Кызыкуль], прибрежное песчаное мелководье, 10–30 см, береговой выброс 53°45'36,9" с. ш. 92°12'46" в. д. 18 VIII 2021. ДЕ» (LE: A0000515).

Крупный многолетний вид, известный лишь из одного озера. Новая находка для Приенисей-

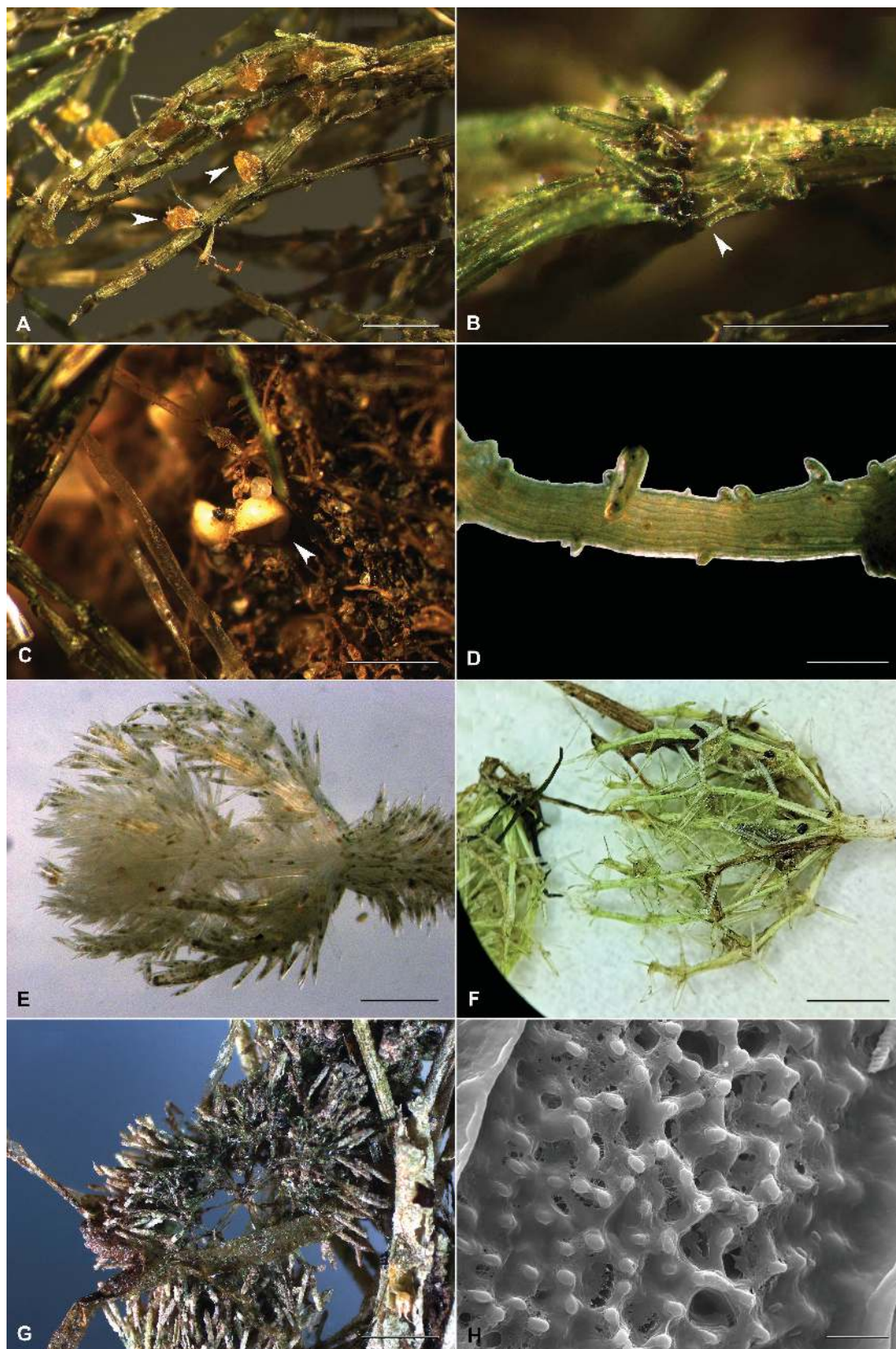


Рис. 1. *Chara aspera* f. *subnervis*, *C. canescens*, *C. globata*, *Nitella tenuissima* из Приенисейской Сибири, световая микроскопия (A–G); сканирующая электронная микроскопия (H): A–D – *C. aspera* f. *subnervis* из оз. Торе-Холь: A – антеридии на мужском растении; B – прилистники; C – ризоидные клубеньки; D – стеблевая кора с короткими тупыми шипами; E – *C. canescens* из оз. Торе-Холь: апикальная часть и стеблевая кора, скрытая многочисленными длинными коровыми шипами; F – *C. globata* из оз. Малое Кызыкульское; G, H – *N. tenuissima* из старицы р. Енисей: G – мутовка листьев с инкрустированными кальцитом конечными сегментами; H – поверхность фоссы ооспоры. Масштаб: A, C, E, G – 1 мм; B, D – 0,5 мм; F – 2 мм; H – 5 мкм.

ской Сибири, в южной части которой проходит северная граница ареала вида. Ближайшие местонахождения *C. globata* известны из Алтайского края и северо-западного Китая (Han, Li, 1994; Romanov et al., 2018, как *C. dominii*). Ареал вида расположен, в основном, в аридных и субаридных регионах Евразии, вид известен также из Северной Африки (Noedoost et al., 2015; Romanov et al., 2015, 2018; Romanov, 2019a; Saber et al., 2021).

Chara papillosa Kütz.

РХ. 1. «Солонцеватое озеро по Уйбату [р. Уйбат]. [1891?] (Гербарий Енисейской губернии. 1891 г. Красноярская учительская семинария. № 904. Herb. Acad. Sc. Petropol. *Charae*, *Chara rudis* A. Braun)» (LE); 2. Ширинский р-н: «Оз. Собачье, [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. tomentosa*]. 54 1/3° с. ш. 60° в. д. 26 VII 1934. ТП, ХГЭ» (LE: A0000389); 3. «Оз. Камышевое [Камышовое], в воде, гл. 1 1/2 м, 54 1/2° с. ш. 60° в. д. 28 VII 1934. МД, ТП, ХГЭ» (LE: A0000422); 4. «Орджоникидзевский р-н, 2 км к северу от дер. Агаскыр, оз. Агаскыр, каменисто-илистое мелководье, 5–20 см, совместно с *C. contraria*. 54°59'35.4" с. ш. 89°18'12.3" в. д. 19 VIII 2020. ДЕ» (IBIW, LE: A0000511). 5. «Богградский р-н, окр. пос. Цветногорск, оз. Заводское (Литвино). 54°14'57.47" с. ш. 90°24'18.73" в. д. 01 VIII 2012. ДЕ» (LE).

КК. Шарыповский р-н: 1. «Оз. Еловое (в нескольк[их] км к зап. от оз. Божьих). 09 VIII 1934. ТП» (LE: A0000499). 2. «Оз. Инголь, каменистая отмель вдоль южного побережья, в воде, [совместно с *C. tomentosa*]. 26 VI 1990. ПВ, АМ, *C. tomentosa*» (КЕМ). 3. Оз. Большое, в воде вдоль западного берега, 1,5 км на ЮЗ от дер. Парная, [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. tomentosa*]. 01 VII 1990. ПВ, АМ, *C. tomentosa*» (КЕМ). 4. «2 км на ЮВ от д. Ивановка, оз. Средний Ишколь, совместно с *C. tomentosa*. 18 VIII 2015. ДЕ» (LE).

Вид известен из озер, пресных и, лишь в одном случае, слабосоленоватых (рис. 3Г). Новый вид для Приенисейской Сибири. Палеарктический вид, спорадически встречающийся в Южной Сибири. Как регионально редкий, стенобионтный многолетний вид заслуживает охраны.

Nitella tenuissima (Desv.) Kütz.

РТ. Улуг-Хемский р-н, пойма р. Енисей: «ниже г. Шагонар, старица 1, гл. 0,1 [м], среди заросли *Scirp[us] lac[ustris]*, [совместно с *C. globularis*, *C. contraria*, *Tolypella prolifera*]. 26 VII 1969. ВК. №

12, *Chara fragilis*, *T. intricata*, *N. tenuissima*» (LE). «Ниже г. Шагонар, старица 1, асс[оциация] *Scirpus*, [совместно с *C. globularis*, *C. contraria*, *T. prolifera*]. 30 VII 1969. ВК. № 17, *C. fragilis*» (LE: рис. 1Г, Н). – По-видимому, местонахождение утрачено в результате заполнения Саяно-Шушенского водохранилища.

Вид найден в старице большой реки (рис. 4F). Новый род для Республики Тыва, новый вид для Азиатской России, самое северо-восточное местонахождение в ареале. Ближайшая современная популяция известна из Казахстанского Алтая (Nurashov, Sametova, 2015). Вид нуждается в охране, однако его местонахождение, по-видимому, утрачено. Поэтому *N. tenuissima* предлагается к охране со статусом «исчезнувший».

Новые виды, новые и подтвержденные местонахождения для отдельных регионов Приенисейской Сибири

Chara altaica A. Braun in A. Braun et Nordst.
(= *C. abnormiformis* Vilh.)

РХ. 1. «Sydsibirien [Аскизский р-н]: Ustka-moishto [с. Усть-Камышта], [совместно с *C. canescens*]. 25 VI 1914. Н. Printz. *C. crinita* Wallr.» (В: 34732). 2. «Чарковский р-н [Усть-Абаканский р-н], близ улуса Кыштымова, дол. р. Абакана, в старицах, [совместно с *C. contraria*]. 04 VII 1933. ВР» (LE: A0000356). Ширинский р-н: 3.1. «Оз. Иткуль [Итколь], болотистый луг по зап. берегу оз., [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*], 54 1/2° с. ш. 60° в. д. 30 VII 1934. ТП, МД, ХГЭ» (LE: A0000357). 3.2. «Оз. Иткуль. 20 IX 1990. ПВ, АМ. *C. altaica*» (КЕМ). 4. «Оз. Спирино, в воде, 54 1/2° с. ш. 60° в. д. 22 VII 1934. ТР, ХГЭ» (LE: A0000358). 5. «Окр-ти дер. Форпост [Солёноозёрное], заболоченное побережье горько-соленого озера Туз [Тус], отводки с водой, на песчаной отмели, [совместно с *C. canescens* на втором листе]. 27 VII 1990. ПВ. *C. canescens*» (КЕМ). 6.1. «Оз. Ши́ра, в воде на илисто-каменистой прибрежной отмели. 10 VIII 1990. ПВ. *C. altaica*» (КЕМ). 6.2. «Оз. Ши́ра, песчаное мелководье, глубина 10–30 см, 54°30'58.3" с. ш. 90°08'42.7" в. д. 09 VIII 2012. ДЕ» (LE: A0000359). 6.3. Там же, 06 VIII 2014, ЕМ (LE: A0000360). 6.4. «Оз. Ши́ра. Х 2014. ЛК» (LE: A0000377); 6.5. «Оз. Ши́ра, окр. пос. Колодезный, мелководье, 40–60 см, песок и мелкая галька, 54°29'23.6" с. ш. 90°10'33.9" в. д. 17 VIII 2020. ДЕ» (IBIW, LE: A0000378). 7.1. «Богградский район, оз. Билё I [Белё], у южного берега в прибое, 54 2/3° с. ш. 60° в. д. 17 VI 1934.

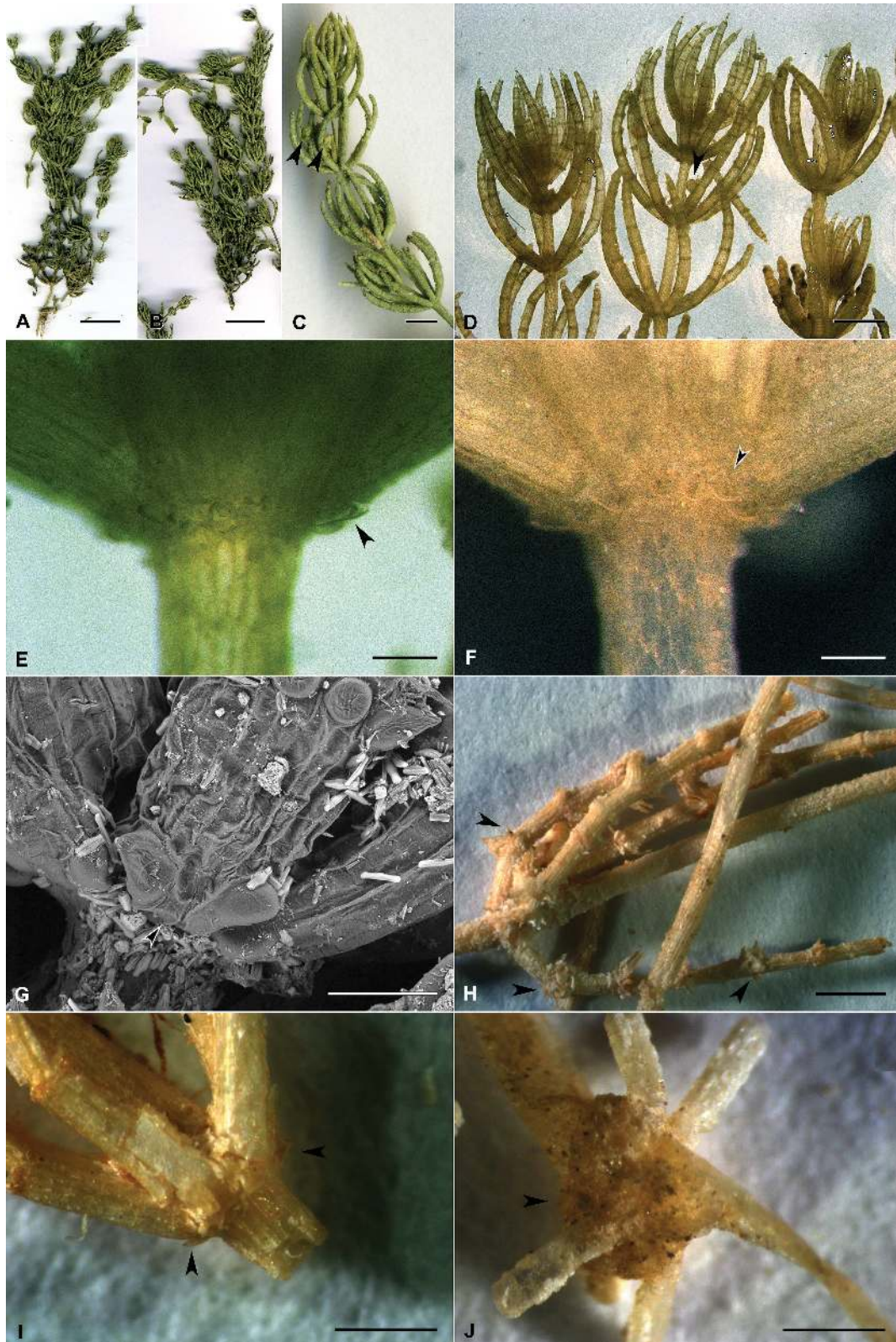


Рис. 2. *Chara globularis* и *C. virgata* из Приенисейской Сибири, световая микроскопия (А–Е, Н–J), сканирующая электронная микроскопия (G): А–G – *C. globularis*, морфотип *C. arcuatifolia*, из оз. Кара-Холь: А, В – общий облик; С, D – апикальные части, стрелки: С – объединенные гаметангии, D – протандричный узел с более развитым антеридием; Е–G – короткие прилистники со сложно различным нижним рядом, стрелки: Е, F – прилистники верхнего ряда; G – место для прилистника нижнего ряда; D–G – материал после обработки кислотой, удалившей кальцит; Н–J – *C. virgata* из долины р. Фомич: Н – мутовка листьев с различными задними листочками (стрелки); I – основание мутовки листьев с удлиненными верхними прилистниками (стрелки); J – узел из нижней части растения с узловым клубеньком (стрелка). Масштаб: А, В – 1 см; С, D – 2 мм; Е–G – 0,2 мм; Н – 1 мм; I, J – 0,5 мм.

ТП» (LE: A0000379). 7.2. «Оз. Белё, малый плёс, 54°42'35.4" с. ш. 90°16'38.2" в. д. 06 VIII 2014. ЕМ» (LE: A0000380). 7.3. «Оз. Белё, в воде, восточная окраина Малого Белё [малый плёс], 54°42'36.9" с. ш. 90°16'45.4" в. д. 28 VII 2016. АЭ, Н. Н. Лащинский» (LE: A0000381).

РТ. Эрзинский р-н: 1.1. «Оз. Торе-Холь, гл. 0,3 [м], песок, [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*]. 28 VIII 1969. ВК. № 18, *C. abnormiformis* (?), *C. fragilis*» (LE: A0000382). 1.2. «Оз. Торе-Холь, 07 VII 2010 СШ, ДШ» (LE: A0000383). 1.3. «Оз. Торе-Холь, совместно с *C. aspera* var. *subinermis*, *C. tomentosa*, 1145 м над ур. м., ~50°05'41.3" с. ш. 95°09'13.7" в. д. 25 VII 2018. АЭ» (LE).

ЛД: РХ. Ширинский р-н, оз. Шира, 2005, 2006–2012 (Sviridenko et al., 2007; Sviridenko T. V., Sviridenko B. F., 2008; Makeeva, 2009; Prirodnyy kompleks..., 2011; Makeeva, Naumenko, 2015). РТ. Эрзинский район: оз. Торе-Холь, 1994, 2005, 2010 (Sviridenko et al., 2007, 2008; Romanov et al., 2014).

Ранее в регионе в целом вид был известен из озер Шира и Торе-Холь по сборам разных лет, изученные образцы подтверждают стабильное присутствие вида в этих озерах, а также в оз. Белё. Вид найден в регионе преимущественно в пресных и солоноватых озерах, в немногих случаях – в малых водоемах, ассоциированных с озерами или в составе ветланда (рис. 3А). Основной ареал вида расположен в Южной Сибири, Средней Азии, Монголии и Китае, наиболее восточное местонахождение известно из Японии (Kato et al., 2010). В южной части Приенисейской Сибири расположена северная граница ареала. Нуждается в охране как регионально редкий, стенобионтный вид.

Chara aspera Willd. var. *aspera*

РХ. «Ширинский р-н, оз. Орлово, [совместно с *C. contraria*], 54 1/2 ° с. ш. 60° в. д. 28 VII 1934, МД, ТП, ХГЭ» (LE: A0000384).

Chara aspera var. *subinermis* Kütz.

РХ. Ширинский р-н: 1.1. «Оз. Фыркал, [совместно с *C. globularis*, *C. tomentosa*], 54 2/3° с. ш. 59.1/3° в. д. 28 VI 1934. МД, ТП, ХГЭ» (LE: A0000385, A0000386). 1.2. «Пресноводное оз. Фыркал, в воде на каменисто-илистой отмели. 05 IX 1990. ПВ. *C. aspera*» (КЕМ). 2.1. «Оз. Собачье, [совместно с *C. contraria*], 54.1/3° с. ш. 60° в. д. 26 VII 1934. ТП, ХГЭ» (LE: A0000388). 2.3. «Оз. Собачье, [совместно с *C. papillosa*, *C. tomentosa*], 26 VII 1934. ТП» (LE: A0000389). 2.4. «Окр. пос. Туим, оз. Собачье (Пионерское), до-

лина р. Карыш, 54°21'49.14" с. ш. 90°01'10.20" в. д. 09 VIII 2009. ДЕ» (LE: A0000390). 3.1. «Оз. Иткуль [Итколь], болотистый луг по зап. берегу оз., [совместно с *C. altaica*], 54 1/2° с. ш. 60° в. д. 30 VII 1934. ТП, МД, ХГЭ» (LE: A0000357, A0000391). 3.2. «Окр-ти пос. Колодезный, оз. Иткуль, в воде, [совместно с *C. contraria*]. 20 IX 1990. ПВ, АМ» (КЕМ). «Оз. Иткуль. 20 IX 1990. ПВ, АМ. *C. aspera*» (КЕМ). 3.3. «Оз. Иткуль. 05 VIII 2014. ЕМ» (LE). 4. «Окр-ти с. Черное Озеро, прибрежная илистая отмель вдоль западного побережья озера Черное, в воде. 30 VII 1990. ПВ. *C. aspera*» (КЕМ). 5. «Окр. п. Солёнозёрное, долина р. Белый Июс, пойменное оз. Сарат в составе болота Поскотица, мелководье, совместно с *C. contraria* var. *hispidula*. 54°47'08.5" с. ш. 89°51'16.9" в. д. 17 VIII 2009. ДЕ» (LE: A0000392). 6.1. «Оз. Матарак, совместно с *C. contraria*. 07 VIII 2014. ЕМ» (LE: A0000393). 6.2. «8 км к ЮЮВ от пос. Колодезный, оз. Матарак, мелководье, совместно с *C. altaica* или *C. canescens* (фрагмент таллома), *C. tomentosa*. 54°24'19.6" с. ш. 90°11'04.5" в. д. 17 VIII 2020. ДЕ» (IBIW, LE: A0000453). 7. «Койбальский р-н, водоем Койбальской оросительной системы, совместно с *C. contraria*, *C. globularis*. 53°15'54" с. ш. 91°11'19.5" в. д. 17 IX 2013. ЕМ» (LE: A0000395). 8. «Усть-Абаканский р-н, окр. дер. Заря, оз. Наливное, каменисто-песчаное мелководье, 20–50 см. 53°43'20.9" с. ш. 91°09'35.9" в. д. 23 VIII 2020 ДЕ» (IBIW, LE: A0000396).

КК. Шарыповский р-н: 1.1. «Ужурский р[он], оз. Большое (Б. Божье), юж. ч. озера, бл[из] берега, [совместно с *C. tomentosa*]. 09 VIII 1934. ТП» (LE: A0000397). 1.2. «Оз. Большое, каменистая отмель вдоль западного берега, в воде. 30 VI 1990. ПВ, АМ. *C. aspera*» (КЕМ). 1.3. «Оз. Большое, в воде вдоль западного берега, 1,5 км на ЮЗ от дер. Парная, [совместно с *C. papillosa*, *C. tomentosa*]. 01 VII 1990. ПВ, АМ. *C. tomentosa*» (КЕМ). 1.4. Там же, «[совместно с *C. tomentosa*]. 01 VII 1990. ПВ, АМ. *C. tomentosa*» (КЕМ). 2. «Оз. Еловое (близ Божьих озер), [совместно с *C. contraria*]. 09 VIII 1934. ТП» (LE: A0000398). 3.1. «Окр-ти с. Ивановка, оз. Инголь, каменисто-илистая отмель южного берега, в воде. 26 VI 1990. ПВ, АМ. *C. aspera*» (КЕМ). 3.2. «Оз. Инголь, каменисто-илистая отмель южного берега, в воде. 26 VI 1990. ПВ, АМ. *Nitella opaca*, *Chara* sp.» (КЕМ).

РТ. Тандинский р-н: 1.1. «Оз. Чагытай, сев. берег, глуб. 1,2 [м], песч.-ил., [совместно с *C. contraria*, *C. tomentosa*]. 13 VIII 1969. ВК. № 4, *C. tomentosa*» (LE: A0000481). 1.2. «Оз. Ча-

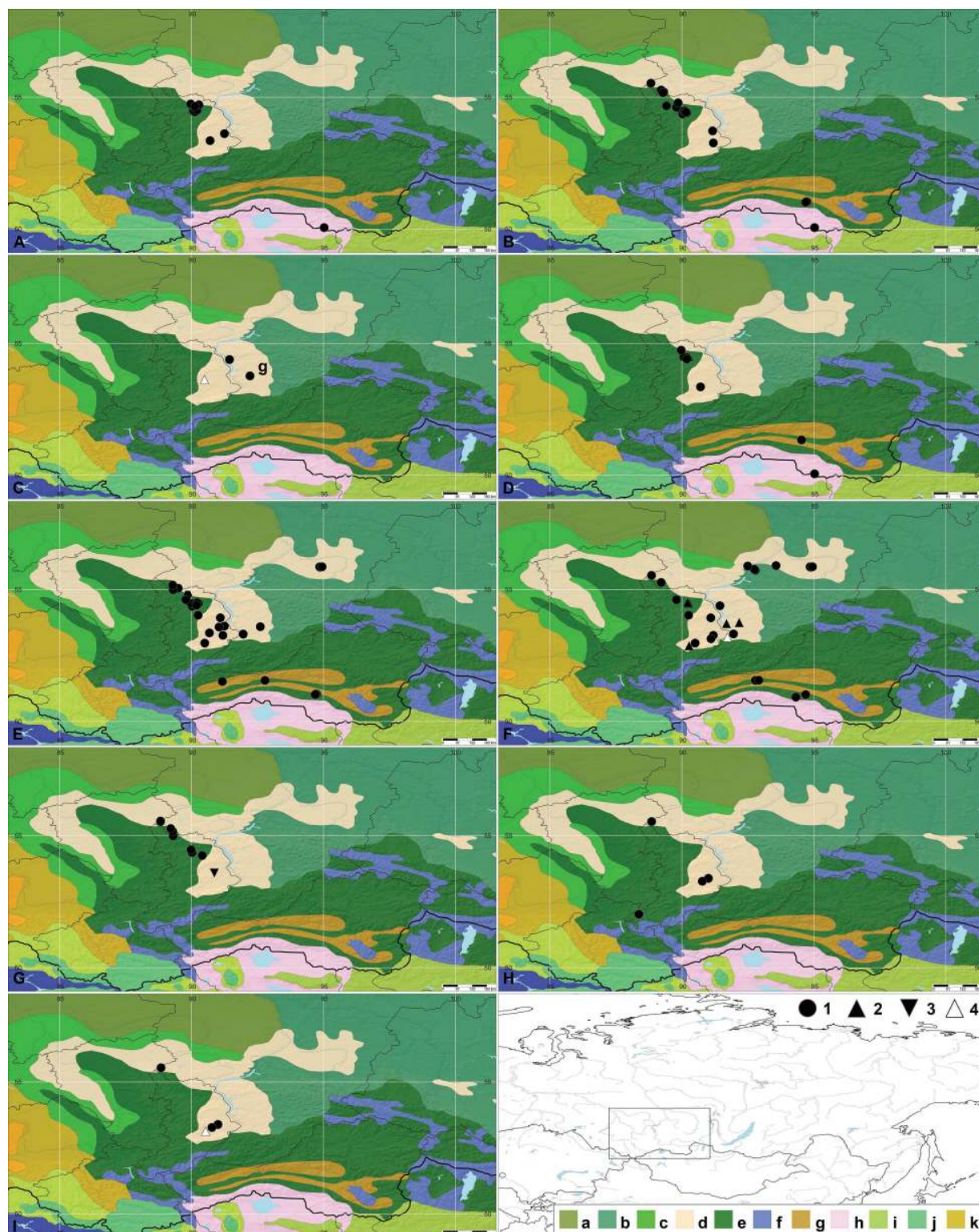


Рис. 3. Распространение видов харовых водорослей в Приенисейской Сибири по экорегионам. А – *Chara altaica*; В – *C. aspera*; С – *C. braunii* и *C. globata* (g); D – *C. canescens*; Е – *C. contraria*; F – *C. globularis*; G – *C. papillosa*; H – *C. strigosa*; I – *C. subspinoso*. Местонахождения: 1 – подтверждены изученными образцами; 2 – литературные данные, подтверждающие образцы не проверены; 3 – подтверждены изученными образцами, но точная геопривязка проблематична из-за недостаточной точности этикеток; 4 – литературные данные, подтверждающие образцы не проверены, точная геопривязка проблематична из-за недостаточной точности этикеток. Экорегионы (Shorthouse, 2010): а – западносибирская тайга; б – восточносибирская тайга; с – западносибирские гемибореальные леса; d – южносибирские лесостепь и степь; е – саянские горные хвойные леса; f – саянские альпийские луга и тундра; g – саянская котловинная степь; h – полупустыня Котловины Больших озер; i – селенгинско-орхонская лесостепь; j – алтайские альпийские луга и тундра; k – казахстанская и западносибирская лесостепь.

гытай, сев-вост. берег, между камней, гл. 1,2 [м], ил.-песч., в асс[оциации] *P[otamogeton] pect[inatus]*, [совместно с *C. contraria*, *C. tomentosa*]. 13 VIII 1969. ВК. № 1, *C. fragilis*, *C. tomentosa*» (LE: A0000399). 1.3. «Оз. Чагытай, сев-вост. берег, асс[оциация] *Pot[amogeton] pect[atinatus]*, [совместно с *C. contraria*]. 13 VIII 1969. ВК. № 2, *C. aspera*» (LE: A0000400). 1.4. «Оз. Чагытай, сев-вост. берег, между камней, 0,5 [м], [совместно с *C. contraria*, *C. tomentosa*]. 13 VIII 1969. ВК. № 3, *C. aspera*, *C. tomentosa*» (LE: A0000480). 1.5. «Оз. Чагытай, рыбадз. берег, между камней, гл. 2 м, мелкая галька [совместно с *C. globularis*, *C. tomentosa*]. 11 VIII 1969. ВК. № 8, *C. vulgaris*, *C. tomentosa*» (LE: A0000482). 1.6. «Оз. Чагытай, западн. берег, у стоянки, асс[оциация] мелк[их] харов[ых] с *Pot[amogeton] perff[oliatus]*, между камней, гл. 0,5 м, черн. мягк. ил, [совместно с *C. contraria*]. 11 VIII 1969. ВК. № 9, *C. vulgaris*, *Chara* sp.» (LE: A0000483). 1.7. «Оз. Чагытай, [совместно с *C. contraria*, *C. tomentosa*]. 10 VII 1974. В. Грубов» (LE). 2.1. Эрзинский р-н, «оз. Торе-Холь, гл. 0,3 [м], песок, [совместно с *C. altaica*]. 28 VIII 1969. ВК. № 18, *C. abnormiformis* (?), *C. fragilis*» (LE). 2.2. «Оз. Торе-Холь. 11 VII 2008. СШ» (LE: A0000484; рис. 1А–Д). 2.3. «Оз. Торе-Холь, 1145 м над ур. м., ~50°05'41.3" с. ш. 95°09'13.7" в. д., совместно с *C. altaica*, *C. tomentosa*. 25 VII 2018. АЭ» (LE).

ЛД: РХ. Ширинский р-н, заповедник «Хакасский», оз. Спиринское-4, 2006–2009 (Makeeva, 2009). РТ. Эрзинский р-н: оз. Торе-Холь, 2005, 2008, 2010 (Sviridenko et al., 2007, 2008; Romanov et al., 2014; LE!).

Стабильные популяции обнаружены в озерах Иткуль, Матарак, Торе-Холь, и, по-видимому, также в озерах Фыркал и Большое. *C. aspera* известна в регионе главным образом из пресных озер, но также найдена в единичных случаях в малом водоеме, ассоциированном с озером, и в пруду (рис. 3В). Новый вид для Красноярского края. Голарктический вид, в Азиатской России подавляющее большинство популяций принадлежит var. *subinermis* (рис. 1А–Д; Romanov, Kirpichanova, 2010; this study; Romanov et al., unpubl.). Не нуждается в охране лишь в Республике Хакасия.

Chara braunii C.C. Gmelin

КК. «Зап. Сиб. Край, Минусинский окр., [Краснотуранский р-н], р. Сыда близ д. Усть-Сыдинской, протока, [совместно с *C. globularis*]. 27 VII 1926. ВР» (LE: A0000485). – По-видимому,

местонахождение утрачено в результате заполнения Красноярского водохранилища.

ЛД: РХ. Усть-Абаканский или Аскизский р-ны, «Regio Chakaskaja, Distr. Czarkov, in valle fl. Bei (in fl. Uibata fluisante) [в долине р. Бейка]. Lacus», 1927 (Vilhelm, 1930: 585).

Вид был собран из водных объектов речных долин, старицы и протоки. Единственное подтвержденное образцом местонахождение утрачено в результате заполнения Красноярского водохранилища (рис. 3С). Ближайшие местонахождения известны из Кемеровской (Volobaev, 1990b; КЕМ!) и Иркутской областей (Vishnyakov, Romanov, unpubl.; iNaturalist. URL: <https://www.inaturalist.org/observations/87819022>; LE!). Новый вид для Красноярского края, где был собран почти сто лет назад. Здесь находится северная граница ареала этого вида, который спорадически и крайне нерегулярно встречается в Северной Азии. Космополит, теплолюбивый эфемерный вид, наиболее характерный для водоемов рисовых полей. Нуждается в поиске и мониторинге новых локалитетов с устойчивыми популяциями, что позволит реализовать охрану вида. На данный момент может быть предложен лишь со статусом «исчезнувший в регионе».

Chara canescens Desv. et Loisel. in Loisel. (= *C. crinita* Wallr.)

РХ. Аскизский р-н: 1.1. «Sydsibirien: Vet Kamuischto [с. Усть-Камышта]. 20 VI 1914. Н. Prutz [Н. Printz]. *C. crinita*» (В: 31146). 1.2. «Ustkamoischo [с. Усть-Камышта], [совместно с *C. altaica*]. 25 VI 1914. Н. Printz. *C. crinita*» (В: 34732). Ширинский р-н: 2. «Оз. Иткуль [Иткуль] у сев. берега, глуб. 2 м, на расст. 40 м от берега, [совместно с *C. tomentosa*]. 20 VI 1934. ТП» (LE: A0000486). 3. «Окр-ти дер. Форпост [Солёноозёрное], заболоченное побережье горько-соленого озера Туз [Тус], отводки с водой, на песчаной отмели, [совместно с *C. altaica*]. 27 VII 1990. ПВ. *C. canescens*» (КЕМ). Небольшой фрагмент таллома, который может принадлежать *C. canescens*, обнаружен в составе образца *C. aspera* var. *subinermis* и *C. tomentosa* из оз. Матарак Ширинского р-на (54°24'19.6" с. ш. 90°11'04.5" в. д. 17 VIII 2020. ДЕ. IBIW!).

РТ. «Тандинский р-н, оз. Хадын. 23 VII 2007. ДШ» (LE).

ЛД: РХ. 1. «Sümpfen bei Ust Kamuischto» [болота у с. Усть-Камышта], 1914 (как *C. crinita*, опр. О. Nordstedt; Printz, 1916: 47). Ширинский р-н:

2.1. оз. Ши́ра, в том числе у устья р. Сон, 1934 (как *C. crinita*, опр. J. Vilhelm; Ророва, 1946, 1947). 2.2. Заповедник «Хакасский», оз. Ши́ра, 2006–2009 (Makeeva, 2009; Prirodnyy kompleks..., 2011). РТ. Эрзинский р-н, оз. Торе-Холь, 2010 (Romanov et al., 2014; LE!; рис. 2Е, F).

Стабильные популяции известны лишь из оз. Торе-Холь и, возможно, оз. Ши́ра. Вид найден в немногих пресных и слабосоленоватых озерах и ветландах, а также в малых водоемах, ассоциированных с озерами (рис. 3D). Северная граница ареала находится на юге Приенисейской Сибири. Ближайшие местонахождения известны с Западно-Сибирской равнины и Монголии (Romanov, Kipriyanova, 2010; Romanov et al., 2014). Голарктический вид. Как редкий в исследованном регионе, стенобионтный вид, приуроченный к солоноватым водам, нуждается в охране.

Chara contraria A. Braun ex Kütz. (= *C. inconnexa* Allen)

Некоторые популяции представлены морфотипом (*), известным как *C. inconnexa* (Romanov, 2015). Он характеризуется укороченными коровыми сегментами листьев и длинной бескоревой частью листа. Наряду с популяциями, в которых отчетливо выражены эти признаки, нередко растения, которые являются разными вариантами перехода между *C. inconnexa* и «типичной» *C. contraria* (Romanov, unpubl. data).

РХ. Ширинский р-н: 1. «Оз. Собачье, [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*]. 54 1/3° с. ш. 60° в. д. 26 VII 1934. ТП, ХГЭ» (LE: A0000388). 2.1. «Оз. Иткуль [Итколь], болотистый луг по зап. берегу оз. 54 1/2° с. ш. 60° в. д. 25 VI 1934. ТП, МД» (LE: A0000487). 2.2. «Оз. Иткуль, с.-з. берег, у с/запад. берега. 54 1/2° с. ш. 60° в. д. 30 VII 1934. ТП, МД» (LE: A0000489, A0000489). 2.3. «Оз. Иткуль, в 8 км от ст. Ши́ра, в воде, [совместно с *Potamogeton pusillus* L.]. 12 VII 1966. Л. Изосимова, А. Ужина» (NS); морфологически очень близкий к *. 2.4. «Окр-ти пос. Колодезный, оз. Иткуль, в воде, [совместно с *C. aspera*]. 20 IX 1990. ПВ, АМ. *C. contraria*» (KEM); морфологически очень близкий к *. 3. «Оз. Иткуль, отводки вдоль побережья. 20 IX 1990. ПВ. *C. contraria*» (KEM). 4. «Р. Сон бл[из] впадения ее в оз. Ши́ра, [совместно с *C. cf. aspera* ster.]. 03 VII 1934. ТП» (LE: A0000490)*. 5. «Оз. Орлово, [совместно с *C. aspera*], 54 1/2° с. ш. 60° в. д. 28 VII 1934. МД, ТП, ХГЭ» (LE: A0000384). 6. «Оз. Камышевое [Камышовое], юж. бер. 54 1/2° с. ш. 60° в. д. 28 VII 1934 ТП, МД» (LE: A0000491). 7. «Оз. Фыркал, про-

тока, соединяющая озеро с р. Белый Июс, в воде. 04 IX 1990. ПВ. *C. contraria*» (KEM); морфологически очень близкий к *. 8.1. «Оз. Фыркал, песчаная отмель. 04 IX 1990. ПВ» (KEM). 8.2. «Оз. Фыркал, в воде на каменисто-илистой отмели. 05 IX 1990. ПВ. *C. contraria*» (KEM)*. 9. «Оз. Ши́ра. 22 IX 1990. ПВ. *C. schaffneri* (A. Braun) Allen» (KEM); морфологически очень близкий к *. 10. «Оз. Матарак, совместно с *C. aspera* f. *subinermis*. 07 VIII 2014. ЕМ» (LE: A0000393). Усть-Абаканский р-н: 11. «Чарковский р-н, близ улуса Кыштымова, дол. р. Абакана, в старицах, [совместно с *C. altaica*]. 04 VII 1933. ВР» (LE: A0000356, A0000492). 12. «Чарковский р-н, близ разъезда Оросительный [пос. Оросительный], оз. Окунево. 53 2/3° с. ш. 61° в. д. 19 VII 1933. ВР, В. Голубинцева, Т. и З. Куракины (Томский университет, Абаканская экспедиция, Проф. ВР)» (LE: A0000493). 13. «[Орджоникидзевский р-н], озерко на сев. в 1/2 км от Костина улуса [улус Костинский, д. Костино]. 10 VIII 1934. ТП» (LE: A0000494). Усть-Абаканский р-н: 14.1. «Пруд на р. Биджа возле с. Московское, на ручье ниже пруда. 11 IX 2013. ЕМ» (LE)*. 14.2. «Окр. с. Московское, р. Биджа (пруд), песчано-илистое мелководье, совместно с *C. globularis*, *C. vulgaris*. 53°55'44.5" с. ш. 91°05'28.2" в. д. 22 VIII 2020. ДЕ» (IBIW, LE: A0000495). 15. «Орджоникидзевский р-н, 2 км к С от дер. Агаскыр, оз. Агаскыр, каменисто-илистое мелководье, 5–20 см, совместно с *C. papillosa*. 54°59'35.4" с. ш. 89°18'12.3" в. д. 19 VIII 2020. ДЕ» (IBIW, LE: A0000496); морфологически очень близкий к *. 16. «Бейский р-н, 2 км к С от с. Бондарево, оз. Красное, песчано-илистое мелководье, совместно с *C. globularis*, *C. vulgaris*. 52°58'12.2" с. ш. 90°29'55.2" в. д. 27 VIII 2020. ДЕ» (IBIW, LE: A0000450). 17.1. Койбальский р-н: «Водоем Койбальской оросительной системы, совместно с *C. globularis*, 53°15'54" с. ш. 91°11'19.5" в. д. 17 IX 2013. ЕМ» (LE)*. 17.2. «Водоем Койбальской оросительной системы, совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. globularis*, *C. cf. vulgaris*. 17 IX 2013. ЕМ» (LE: A0000395)*. 18. «Аскизский р-н, окр. с. Усть-Камышта, пруд (р. Камышта), илистое мелководье, 10–15 см. 53°21'21.1" с. ш. 90°40'39.9" в. д. 25 VIII 2020. ДЕ» (IBIW, LE: A0000497)*. 19. «Усть-Абаканский р-н, окр. г. Сорск, оз. Тёплое, каменисто-илистое мелководье, 50–70 см, совместно с *C. globularis*. 54°01'44.8" с. ш. 90°15'06.4" в. д. 21 VIII 2020. ДЕ» (IBIW, LE: A0000512)*.

КК. 1. «[Шарыповский р-н], оз. Еловое (близ Божьих озер), [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*]

mis]. 09 VIII 1934. ТП» (LE: A0000398). 2. «Минусинский р-н, окр. [б.] д. Ново-Молино [урочище Новомолино], пруд, [совместно с *Potamogeton pusillis*]. 16 VII 1964. И. М. Красноборов, М. Сухова» (NS). 3. «Шушенский р-н, пос. Шушенское, [национальный парк] Шушенский бор, карьер № 1, ю.-з. часть озера, у берега, около 1–3 м [от берега]. 14 VII 1995. Гурьева, Сашко» (LE). 4. «Шушенский р-н, пос. Шушенское, [национальный парк] Шушенский бор, карьер № 2. 17 VII 1995. Гурьева, Сашко» (LE). Рыбинский р-н, окр. г. Бородино: 5. «Бородинский угольный разрез, р. Барга, пруд («озеро Гнилое»), совместно с *C. globularis*. 55°50'43.53" с. ш. 94°51'59.34" в. д. 13 VII 2011. ДЕ» (LE)*. 6. «Бородинский угольный разрез, озерко на старом отвале, совместно с *C. globularis*. 55°51'39.74" с. ш. 94°51'15.45" в. д. 14 VII 2011. ДЕ» (LE). 7. «Бородинский угольный разрез, озерко на молодом рекультивированном отвале, совместно с *C. globularis*. 55°51'48.68" с. ш. 94°56'40.54" в. д. 15 VII 2011. ДЕ» (LE).

РТ. Тандинский р-н: 1.1. «Оз. Чагытай, сев. берег, глуб. 1,2 [м], песч.-ил., 13 VIII 1969, [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. tomentosa*]. ВК. № 4, *C. tomentosa*» (LE). 1.2. «Оз. Чагытай, сев.-вост. берег, между камней, гл. 1,2 [м], ил.-песч., в асс[оциации] *P[otamogeton] pect[inatus]*, [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. tomentosa*], 13 VIII 1969. ВК. № 1, *C. fragilis*, *C. tomentosa*» (LE). 1.3. «Оз. Чагытай, сев.-вост. берег, между камней, 0,5 [м], [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. tomentosa*]. 13 VIII 1969. ВК. № 3, *C. aspera*, *C. tomentosa*» (LE)*. 1.4. «Оз. Чагытай, сев.-вост. берег, асс[оциация] *Pot[amogeton] pec[tinatus]*, [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*]. 13 VIII 1969. ВК. № 2, det. LK, *C. aspera*» (LE). 1.5. «Оз. Чагытай, западн. берег, между п.-лагер. и рыбнадз., гл. 2 м, каменист. [грунт], [совместно с *C. globularis*, *C. tomentosa*]. 11 VIII 1969. ВК. № 10, *C. tomentosa*, *C. vulgaris*» (LE). 1.6. «Оз. Чагытай, западн. берег, у стоянки, асс[оциация] мелк[их] харов[ых] с *Pot[amogeton] perff[oliatus]*, между камней, гл. 0,5 м, черн. мягк. ил., [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*]. 11 VIII 1969. ВК. № 9, *C. vulgaris*, *Chara* sp.» (LE). 1.7. «Оз. Чагытай, [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. tomentosa*]. 10 VII 1974. В. Грубов» (LE). 2.1. Улут-Хемский р-н, пойма р. Енисей: «Ниже г. Шагонар, старица 1, гл. 0,1 [м], среди заросли *Scirp[us] lac[ustris]*, [совместно с *C. globularis*, *Nitella tenuissima*, *Tolypella prolifera*]. 26 VII 1969. ВК. № 12, *C. fragilis*, *T. intricata*, *N. tenuissima*» (LE). 2.2. «Ниже г. Шагонар, старица 1, асс[оциация] *Scirpus*, [совместно с *C. globu-*

laris, *N. tenuissima*, *T. prolifera*]. 30 VII 1969. ВК. № 17, *C. fragilis*» (LE). – По-видимому, местонахождение утрачено в результате заполнения Саяно-Шушенского водохранилища. 3. «Сут-Хольский р-н, оз. Сут-Холь. 51°30'55.49" с. ш. 91°10'03.60" в. д. 03 IX 2009. ДЕ» (LE).

Chara contraria var. *hispidula* A. Braun

РХ. «Шири́нский р-н, окр. п. Солёнозёрное, долина р. Белый Июс, пойменное оз. Сарат в составе болота Поскотина, мелководье, совместно с *C. aspera* f. *subinermis*. 54°47'08.5" с. ш. 89°51'16.9" в. д. 17 VIII 2009. ДЕ» (LE).

ЛД; КК. Рыбинский р-н, окр. г. Бородино, Бородинский угольный разрез, водоемы, 2011 (как *C. contraria*, *C. inconnexa*; Efimov, 2016).

Стабильные популяции обнаружены в пруду на р. Биджа. Один из наиболее обычных в регионе видов. Он найден главным образом в озерах, включая немногие старицы, некоторых прудах, немногих обводненных карьерах, малых техногенных водных объектах, малых водоемах, ассоциированных с озерами и, в единичных случаях, в степной реке и протоке между озерами (рис. 3Е). Новый вид для республик Тыва и Хакасия. Субкосмополит, один из наиболее обычных видов в регионах умеренной зоны, в которых преобладают циркумнейтральные и щелочные жесткие воды. Не нуждается в охране.

Chara globularis Thuill. (= *C. fragilis* Desv., *C. arcuatifolia* Vilh. sensu Hollerb. et Krassavina)

Некоторые популяции представлены морфотипом (*), известным как *C. arcuatifolia* (Hollerbach, Krassavina, 1983). Он характеризуется выраженно дугообразными листьями, что является основным отличием от *C. globularis*. Наличие одновременно объединенных и разъединенных гаметангиев в пределах одного растения, принятого как основной признак для обоснования самостоятельности *C. arcuatifolia* (Hollerbach, Krassavina, 1983) не подтверждается при детальном морфологическом исследовании многих популяций, а также типового материала. В протологе вид назван однодомным, но его гаметангии охарактеризованы как «изолированные в отдельных мутовках» («antheridia et cystocarpia solitaria in verticillis singulis», Vilhelm, 1928: 23), что можно интерпретировать как формирование антеридиев и гаметангиев в разных мутовках одного и того же растения. Типовой образец состоит из переплетенных талломов двух видов – однодомного *Chara arcuatifolia* и двудомного

C. connivens Salzm. (LE!, checked by R. Romanov; Romanov, 2022). Косвенно об этом также свидетельствуют таксоны *C. arcuatifolia* и *C. connivens* f. *brevifolia* Vilh., описанные Я. Вильгельмом из одного и тоже же сбора (Vilhelm, 1928, 1930; LE!, checked by R. Romanov). По-видимому, наличие двух видов в типовом образце привело к включению в описание *C. arcuatifolia* признаков двух видов (Hollerbach, Krassavina, 1983) или признаков лишь *C. connivens* (Wood, Imahori, 1964; Wood, 1965; Han et al., 1994). Последний случай объясняется также тем, что Р. Вуд и К. Имахори получили для исследования в рамках работы над монографией, охватывающей всю группу, часть типового материала, состоящего лишь из *C. connivens* (LE!, checked by R. Romanov). Протокол *C. arcuatifolia* ближе по совокупности признаков к *C. connivens*, поэтому эти таксоны являются конспецифичными (Romanov, 2022). Исследованные растения из широкого спектра местообитаний от Прибалтики до Центральной Азии и Байкальской Сибири, которые можно отнести к морфотипу *C. arcuatifolia* sensu Hollerb. et Krassavina (Romanov, unpubl.), характеризуются дуговидно изогнутыми листьями, нередко выглядящими более короткими и несколько массивными по сравнению с другими морфотипами *C. globularis*, короткими сегментами листа, более конденсированным обликом, нередко перекрывающимися друг друга мутовками листьев и часто довольно низкой фертильностью (рис. 2А–Г). Верхние прилистники обычно немного вытянуты и заострены, при этом нижние прилистники могут быть трудно различимы или отсутствовать (рис. 2Е–Г). Известны также случаи неравномерного развития гаметангиев в одном и том же узле листа (рис. 2Д), которые могут приводить к ошибочной интерпретации их как разъединенных. Можно предположить, что такой морфотип нередко формируется в условиях несколько избыточной инсоляции, особенно в биотопах, находящихся в прибойной зоне или на открытых участках, подверженных волновому воздействию. Дуговидно изогнутые листья, перекрывающиеся над апексом таллома, могут формироваться у представителей рода *Chara* в условиях чрезмерной освещенности как способ защиты точки роста (Schneider et al., 2006).

РХ: Ширинский р-н: 1.1. «Оз. Фыркал, [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. tomentosa*]. 54°2'3" с. ш. 59°1'3" в. д. 28 VI 1934. MD, TP, KhGE» (LE: A0000385, A0000386)*. 1.2. «Оз. Фыркал, в воде на каменисто-илистой отмели. 05 IX 1990.

PV. *C. fragilis*» (KEM). 2. «Русло р. Белый Июс у дер. Ефремкино, курья левого берега, в воде, [совместно с *Nitella* sp.]. 01 IX 1990. PV. *N. opaca*» (KEM). Койбальский р-н: 3.1. «Водоем Койбальской оросительной системы, совместно с *C. contraria*. 53°15'54" с. ш. 91°11'19.5" в. д. 17 IX 2013. ЕМ» (LE). 3.2. «Водоем Койбальской оросительной системы, совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. contraria*. 17 IX 2013. ЕМ» (LE: A0000395). Бейский р-н: 4. «Оз. Черное. 53°08'07.2" с. ш. 91°05'55.4" в. д. 2014. ЕМ» (LE). – Верхние прилистники могут быть существенно увеличены. 5. «2 км к С от с. Бондарево, оз. Красное, песчано-илистое мелководье, совместно с *C. contraria*, *C. vulgaris*. 52°58'12.2" с. ш. 90°29'55.2" в. д. 27 VIII 2020. ДЕ» (IBIW, LE: A0000506). Усть-Абаканский р-н: 6. «Окр. с. Московское, р. Биджа (пруд), песчано-илистое мелководье, совместно с *C. contraria*, *C. vulgaris*. 53°55'44.5" с. ш. 91°05'28.2" в. д. 22 VIII 2020. ДЕ» (IBIW, LE: A0000459). 7. «Окр. г. Сорск, оз. Тёплое, каменисто-илистое мелководье, 50–70 см, совместно с *C. contraria*. 54°01'44.8" с. ш. 90°15'06.4" в. д. 21 VIII 2020. ДЕ» (IBIW, LE: A0000498).

КК: 1. «Зап. Сиб. Край, Минусинский окр., [Краснотуранский р-н], р. Сыда близ д. Усть-Сыдинской, протока, [совместно с *C. braunii*]. 27 VII 1926. ВР» (LE: A0000485). – По-видимому, местонахождение утрачено в результате заполнения Красноярского водохранилища. Шарыповский р-н: 2. «Оз. Инголь, в воде на глубине 20 м от поверхности, растет на каменистом грунте, [совместно с *Nitella opaca*]. 27 VI 1990. ПВ, АМ. *C. fragilis*, *N. opaca*» (KEM). 3.1. «Оз. Большое, в воде вдоль западного берега, 1,5 км на ЮЗ от дер. Парная, [совместно с *C. tomentosa*]. 01 VII 1990. ПВ, АМ. *C. tomentosa*» (KEM). 3.2. «Оз. Большое, вдоль западного берега, 2 км на Ю.-З. от дер. Парная, в воде. 30 VI 1990. ПВ, АМ. *C. arcuatifolia*» (KEM)*. 4. «Шушенский р-н, пос. Шушенское, [национальный парк] Шушенский бор, карьер № 1, северная часть водоема, у берега, около 5 м от берега. 14 VII 1995. Гурьева, Сашко» (LE). Рыбинский р-н, окр. г. Бородино: 5. «Бородинский угольный разрез, р. Барга, пруд («озеро Гнилое»), совместно с *C. contraria*, 55°50'43.53" с. ш. 94°51'59.34" в. д. 13 VII 2011. ДЕ (LE). 6. «Бородинский угольный разрез, озерко на старом отвале, совместно с *C. contraria*. 55°51'39.74" с. ш. 94°51'15.45" в. д. 14 VII 2011. ДЕ» (LE). 7. «Бородинский угольный разрез, озерко на молодом рекультивированном отвале, совместно с *C. contraria*. 55°51'48.68" с. ш. 94°56'40.54" в. д.

15 VII 2011. ДЕ» (LE). Берёзовский р-н: 8. «Национальный парк «Красноярские столбы», правобережная старица р. Мана в окр. б. кордона Маслинка, 55°44'07" с. ш. 92°46'50.5" в. д. 18 VIII 2021. РР, Е. Ю. Зарубина» (LE: A0001465, гербарий Национального парка «Красноярские столбы»). 9. «Окр. Национального парка «Красноярские столбы», р. Мана, выше кордона Кандалак, оконечность песчаного острова, ближе к правому берегу, 55°46'11.9" с. ш. 92°45'18" в. д. 18 VIII 2021. РР» (LE). 10. «Городской округ г. Дивногорск, пос. Манский, р. Мана, у правого берега, 55°53'39.1" с. ш. 92°29'22.6" в. д. 20 VIII 2021. РР» (LE: A0001484). 11. «Манский район, 2–2,5 км по прямой от р. Есауловка, недалеко от трассы на Камарчагу (04К-029), оз. Киргизкуль, поймана на балансиры при подледной рыбалке. 55°54'00.14" с. ш. 93°33'35.81" в. д. 05 I 2022. Д. Ю. Полянская (гербарий Национального парка «Красноярские столбы»: 5487; LE: A0001548).

РТ. Улуг-Хемский р-н: 1. «[Р. Енисей] выше г. Шагонар, 2-й затон (Долгий), гл. 1 м, песок, [совместно с *Nitella opaca*]. 25 VII 1969. ВК. № 13, *C. fragilis*, *Nitella* sp.» (LE). 2. «[Р. Енисей] выше г. Шагонар, 4-й затон, песок. 25 VII 1969. ВК. № 15, *C. fragilis*» (LE). 3.1. «[Пойма р. Енисей] ниже г. Шагонар, старица 1, гл. 0,1 [м], среди заросли *Scirp[us] lac[ustris]*, [совместно с *C. contraria*, *N. tenuissima*, *Tolypella prolifera*]. 26 VII 1969. ВК. № 12, *C. fragilis*, *T. intricata*, *N. tenuissima*» (LE). 3.2. «[Пойма р. Енисей] ниже г. Шагонар, старица 1, ассоциация *Scirpus*, [совместно с *C. contraria*, *N. tenuissima*, *T. prolifera*]. 30 VII 1969. ВК. № 17, *C. fragilis*» (LE). 3.3. «[Пойма р. Енисей] ниже г. Шагонар, старица 1, гл. 1 [м], ил. 30 VII 1969. ВК. № 16, *C. fragilis*» (LE). – Вероятно, эти местонахождения большей частью утрачены в результате заполнения Саяно-Шушенского водохранилища. 4. «Окр. г. Шагонар, р. Енисей, протока. 51°33'47.49" с. ш. 92°54'37.10" в. д. 31 VIII 2009. ДЕ» (LE). Тандинский р-н: 5.1. «Оз. Чагытай, рыбац. берег, между камней, гл. 2 м, мелкая галька [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. tomentosa*]. 11 VIII 1969. ВК. № 8, *C. vulgaris*, *C. tomentosa*» (LE)*. 5.2. «Оз. Чагытай, западн. берег, между п.-лагер. и рыбац., гл. 2 м, каменист. [грунт], [совместно с *C. contraria*, *C. tomentosa*]. 11 VIII 1969. ВК. № 10, *C. tomentosa*, *C. vulgaris*» (LE)*. 6. «Хребет Хорумнуг-Тайга, Эрзинский район, оз. Кара-Холь. 15 VII 2008. СШ» (LE)*.

ЛД (как *C. fragilis*): РХ(?). Алтайский р-н (?): «in aqua prope Atchary [окр. с. Очуры?], 1880 (Nordstedt, 1889: 38). РХ. 1. [Бейский р-н], «Distr. Minussinskij in vicin. p. Monok [д. Большой Мо-

нок]. In alveo antiquo fluminis brachii [в русле старой речной протоки]», 1928 (как *C. fragilis* f. *normalis* Mig., Vilhelm, 1930: 594). Ширинский р-н: 2. Р. Сон, 1 и 2 протоки у устья, 1934 (опр. J. Vilhelm; Popova, 1946, 1947). 3.1. Оз. Шира, 2006–2009 (Prirodnyy kompleks..., 2011). 3.2. Там же, юго-западная часть и устьевое пространство р. Сон, 2006–2009 (Makeeva, 2009). КК. Минусинский р-н: 1. «In fluv. Jenisej pr. Minussensk [р. Енисей у г. Минусинска]», 1885 (Nordstedt, 1889: 38). 2. «In lacu Kyskul [оз. Большой Кызыкуль или оз. Малый Кызыкуль]», 1885 (Nordstedt, 1889: 38). КК. Рыбинский р-н, окр. г. Бородино, Бородинский угольный разрез, водоемы, 2011 (Efimov, 2016).

По-видимому, стабильная популяция выявлена лишь в оз. Фыркал. Этот вид характеризуется наиболее широким спектром биотопов, в который, тем не менее, не входят временные водоемы. Он известен большей частью из озер, включая старицы, а также прудов, обводненного карьера, малых техногенных водных объектов, а также из водоемов, ассоциированных с реками, – рукавов, заливов, речного русла (рис. 3F). Новый вид для Республики Тыва. Космополит, один из наиболее обычных видов-генералистов умеренной зоны. Не нуждается в охране.

Chara strigosa A. Braun (= *C. locuples* Hollerb.)

РХ. 1. «Таштыпский р-н, Восточный Алтай, бассейн р. Абакан близ истока реки, оз. Старушечье [Старушь]. 12 VIII 1948. Б. Г. Иоганзен» (LE). Бейский р-н: 2. «4 км на ЮЗ от с. Аршаново, старица р. Абакан, центральная часть озера. 53°22'44.45" с. ш. 91°00'3.70" в. д. 11 VIII 2007. ЛК» (LE). 3. «Старица р. Абакан ниже по течению о. Конгаров, совместно с *C. subspinoso*. 53°23'14" с. ш. 91°00'05.6" в. д. 12 IX 2013. ЕМ» (LE). 4. «Аскизский р-н, восточнее с. Аскиз, старица р. Абакан, совместно с *C. subspinoso*. 314 м над ур. м., 53°16'20" с. ш. 90°46'13" в. д. 26 VII 2014. ДШ» (LE).

ЛД: КК. Шарыповский р-н, оз. Инголь, в желудках плотвы, 2001 (как *C. locuples*, Vyshegorodtsev et al., 2006).

Вид известен только из озер, главным образом, стариц (рис. 3H). Новый вид для Республики Хакасия. Ближайшие местонахождения выявлены в Республике Алтай (Romanov et al., 2014; Romanov et al., unpubl.). Палеарктический стенобионтный вид. Подлежит охране как регионально редкий вид, включенный в Красную книгу России (Belyakova, 2008).

Chara subspinos Rupr. (= *C. rudis* (A. Braun) Leonh., *C. hispida* L. subsp. *rudis* A. Braun)

РХ. Бейский р-н: 1. «4 км на ЮЗ от с. Аршаново, старица р. Абакан, юго-западная оконечность озера. 53°22'41.30" с. ш. 90°59'42.61" в. д. 11 VIII 2007. ЛК» (LE). 2. «Старица р. Абакан ниже по течению о. Конгаров, совместно с *C. strigosa*. 53°23'14" с. ш. 91°00'05.6" в. д. 12 IX 2013. ЕМ» (LE). 3. «Аскизский р-н, восточнее с. Аскиз, старица р. Абакан, совместно с *C. strigosa*. 314 м над ур. м., 53°16'20" с. ш. 90°46'13" в. д. 26 VII 2014. ДШ» (LE).

КК. «Зап. Сиб. Край, [Шарыповский р-н], оз. Ингол[ь]. 1890. С. Залесский» (LE: A0000423).

ЛД: РХ. [Аскизский р-н], «In aqua stagnante rivuli Askys», 1886 (как *C. hispida* subsp. *rudis*, Nordstedt, 1889: 37).

Вид известен только из озер, главным образом, стариц (рис. 3I). Новые находки в Хакасии сделаны после единственного указания девятнадцатого века (Nordstedt, 1889) и подтверждают современное присутствие вида в регионе. Новый вид для Красноярского края. Палеарктический вид, спорадически встречающийся в Южной Сибири. Как регионально редкий, стенобионтный многолетний вид заслуживает охраны.

Chara tomentosa L.

РХ. Ширинский р-н: 1.1. «Оз. Иткуль [Иткуль], у сев. берега, глуб. 2 м, на расст. 40 м от берега, [совместно с *C. canescens*]. 20 VI 1934. ТП» (LE: A0000486). 1.2. «Оз. Иткуль. 20 IX 1990. ПВ, АМ. *C. tomentosa*» (КЕМ). 2.1. «Оз. Фыркал, [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. globularis*]. 54 2/3° с. ш. 59 1/3° в. д. 28 VI 1934. МД, ТП, ХГЭ» (LE: A0000385). 2.2. «Пресноводное оз. Фыркал, в воде на каменисто-илистой отмели. 05 IX 1990. ПВ. *C. tomentosa*» (КЕМ). 3. «Оз. Собачье, [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. papillosa*]. 54 1/3° с. ш. 60° в. д. 26 VII 1934. ТП, ХГЭ» (LE: A0000389). 4. «Юго-восточная оконечность оз. Иткуль, геологический шурф, заполненный водой. 54°30' с. ш. 90°10' в. д. [координаты в этикетке ошибочны, относятся к акватории оз. Шира]. 13 IX 1990. АМ. *C. tomentosa*» (КЕМ). 5. «8 км к ЮЮВ от пос. Колодезный, оз. Матарак, мелководье, совместно с *C. aspera* f. *subinermis*. 54°24'19.6" с. ш. 90°11'04.5" в. д. 17 VIII 2020. ДЕ» (IBIW, LE: A0000394).

КК. Шарыповский р-н: 1. «Ужурский р-н, оз. Круглое (в системе оз. Божьих), [совместно с *C. cf. papillosa*]. 08 VIII 1934. ТП» (LE: A0000424). 2.1. «Ужурский р[он], оз. Большое (Б. Божье),

юж. ч. озера, бл. берега, [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*]. 09 VIII 1934. ТП» (LE: A0000397). 2.2. «Оз. Большое (Божье), южная часть озера. 09 VIII 1934. ТП» (LE: A0000425). 2.3. «Оз. Большое, в воде вдоль западного берега, 1,5 км на ЮЗ от дер. Парная, [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. papillosa*]. 01 VII 1990. ПВ, АМ. *C. tomentosa*» (КЕМ). 2.4. Там же, «[совместно с *C. aspera*]. 01 VII 1990. ПВ, АМ. *C. tomentosa*» (КЕМ). 2.5. Там же, «[совместно с *C. aspera*]. 01 VII 1990. ПВ, АМ. *C. tomentosa*» (КЕМ). 2.6. Там же, «[совместно с *C. globularis*]. 01 VII 1990. ПВ, АМ, *C. tomentosa*» (КЕМ). 2.7. «Оз. Большое, каменистая отмель вдоль западного побережья, в воде. 29 VI 1990. ПВ, АМ. *C. tomentosa*» (КЕМ). 3.1. «Оз. Инголь, каменистая отмель вдоль южного побережья, в воде, [совместно с *C. papillosa*]. 26 VI 1990. ПВ, АМ. *C. tomentosa*» (КЕМ). 3.2. «Оз. Инголь, каменисто-илистая отмель вдоль северного побережья, в воде. 26 VI 1990. ПВ, АМ. *C. tomentosa*» (КЕМ). 4. «2 км на ЮВ от д. Ивановка, оз. Средний Ишколь, совместно с *C. papillosa*. 18 VIII 2015. ДЕ» (LE).

РТ. Тандинский р-н: 1.1. «Оз. Чагытай, сев. берег, глуб. 1,2 [м], песч.-ил., 13 VIII 1969, [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. contraria*]. ВК № 4, *C. tomentosa*» (LE). 1.2. «Оз. Чагытай, сев-вост. берег, между камней, гл. 1,2 [м], ил.-песч., в асс[оциации] *P[otamogeton] pect[inatus]*, [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. contraria*]. 13 VIII 1969. ВК. № 1, *C. fragilis*, *C. tomentosa*» (LE). 1.3. «Оз. Чагытай, сев-вост. берег, между камней, 0,5 [м], [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. contraria*]. 13 VIII 1969. ВК. № 3, *C. aspera*, *C. tomentosa*» (LE). 1.4. «Оз. Чагытай, западн. берег, глуб. 0,75 [м], черно-серый глинистый ил, 11 VIII 1969. ВК. № 5, *C. tomentosa*» (LE: A0000426). 1.5. «Оз. Чагытай, западн. берег, глуб. 1 м, серый глинистый ил. 11 VIII 1969. ВК. № 6, *C. tomentosa*» (LE: A0000427). 1.6. «Оз. Чагытай, зап. берег, асс[оциация] *Myr[iophyllum] spic[atum]* (харов. высок.), гл. 1 м, ил, 13 VIII 1969. ВК. № 7, *C. tomentosa*» (LE: A0000428). 1.7. «Оз. Чагытай, зап. берег, гл. 2 м, каменист. [грунт], [совместно с *C. contraria*, *C. globularis*]. 11 VIII 1969. ВК. № 10, *C. tomentosa*, *C. vulgaris*» (LE). 1.8. «Оз. Чагытай, западн. берег, между п.-лагер. и рыбнадз., гл. 1,5 м, песч.-ил., асс. харовых, 13 VIII 1969. ВК. № 11, *C. tomentosa*» (LE). 1.9. «Оз. Чагытай, рыбнадз. берег, между камней, гл. 2 м, мелкая галька, [совместно с *C. aspera* f. *subinermis*, *C. globularis*]. 11 VIII 1969. ВК. № 8, *C. vulgaris*, *C. tomentosa*» (LE). 1.10. «Оз. Чагытай, [совместно с *C. aspera* f.

subinermis, *C. contraria*]. 10 VII 1974. В. Грубов» (LE). 2. Эрзинский р-н, «оз. Торе-Холь, совместно с *C. altaica*, *C. aspera* f. *subinermis*. 1145 м над у. м., ~50°05'41.3" с. ш. 95°09'13.7" в. д. 25 VII 2018. АЭ» (LE).

ЛД: РХ. 1.1. Оз. Иткуль [Итколь], 2005 (Sviridenko et al., 2007). 1.2. Там же, 2006–2009 (Makeeva, 2009, 2010). 2. Оз. Лиственки 2, восточная часть, 2006–2009 (Makeeva, 2009; Naumenko, Makeeva, 2011; Prirodnyy kompleks..., 2016). РТ. 1. Тандинский р-н, оз. Чагытай, 1998, 1999 (Sviridenko et al., 2007). 2. Эрзинский р-н, оз. Торе-Холь, 2008, 2010 (Romanov et al., 2014).

Стабильные популяции выявлены в озерах Иткуль, Фыркал, Большое, Чагытай, Торе-Холь. Вид найден почти исключительно в озерах и лишь в одном случае в обводненном шурфе (рис. 4А). Новый вид для Красноярского края. Палеарктический вид, спорадически встречающийся в Южной Сибири. Заслуживает охраны во всех исследованных регионах как стенобионтный многолетний вид.

Chara virgata Kütz. (= *C. delicatula* Desv.)

КК. 1. «Sibiria? [Берёзовский р-н (?), р. Мана]. 1719 [ошибочное указание на этикетке конверта, сбор не ранее 1734 г.]. [И. Г. Гмелин]. Herb. Gmelini, *C. delicatula*» (LE: A0000429). 2. «Зап. Сиб. Край, Минусинский окр., р. Енисей, окр. с. Батени, в воде и по берегу стариц р. Енисей. 02 VIII 1929. ВР (Томский университет, Минусинская экспедиция проф. ВР)» (LE: A0000430). – По-видимому, местонахождение утрачено в результате заполнения Красноярского водохранилища. 3. «Ирбейский р-н, предгорья В. Саяна, окр. летника Агул, старица р. Агул, [совместно с *Potamogeton berchtoldii* Fieber]. 23 VII 1961. Г. Павлова, И. М. Красноборов» (NS0023988). 4. «Таймырский автономный округ [Таймырский Долгано-Ненецкий р-н], р. Фомич, нанос на речной террасе. [71°39'57.2" с. ш. 108°14'12.3" в. д.]. 23 VIII 1979. Н. Водопьянова, Р. Крогулевич, В. Николаева. Опр. как *Ceratophyllum demersum* L.» (NSK: 858; рис. 2Н–J).

РТ. «Тоджинский р-н, Западный Саян, хр. Ергак-Таргак-Тайга, долина р. Кизи-Хем (правый приток р. Хамсара), старица, в воде. 1168 над ур. м., 53°16'57" с. ш. 97°11'33" в. д. 23 VII 1986. ДШ, В. Комиссаров» (КЕМ, LE).

ЛД: РХ. Бейский р-н, оз. Красное, 2020 (Romanov et al., 2022; IBIW!, LE!). КК. «in Mana fluvio passim et copiosae crescens» (как *C. vulgaris* L., Gmelin, 1768: 38), «in Hb. Gmelini se. sub sy-

nonymis in Fl. Sibir. III. 37 allegatis (in Mana fluvio passim et copiosae crescens)» (как *C. delicatula*, Ruprecht, 1845: 16), «Sibirien, in Mana fluvio» (как *C. fragilis* subsp. *delicatula* A. Braun, Braun, Nordstedt, 1883: 184). – По-видимому, все эти указания для КК основаны на одном и том же сборе И. Г. Гмелина (см. выше).

Вид известен главным образом из озёр, но почти все его местонахождения ассоциированы с реками (старицы и русла). Новый вид для Республики Тыва. Местонахождение в долине р. Фомич в Красноярском крае является самым северным для харовых водорослей в континентальной Евразии (рис. 4В). Вид нуждается в охране на территории республик Хакасия и Тыва, поиске стабильных популяций в Красноярском крае.

Chara vulgaris L. (= *C. foetida* A. Braun)

РХ. Ширинский р-н: 1. «Зап. берег оз. Иткуль, в р. Теплой [Шексур] бл[из] впадения ее в озеро. 30 VII 1934. ТП» (LE: A0000431). 2.1. «Оз. Ши́ра, пересыхающий водоток в окр-тах озера, в воде. 22 IX 1990. ПВ, АМ. *C. schaffneri* A. Braun» (КЕМ). 2.2. «Восточное побережье оз. Ши́ра, русло притока [р. Сон], илистая отмель, в воде. 25 IX 1990. ПВ, АМ, *C. schaffneri*» (КЕМ). 3. «Усть-Абаканский р-н, окр. с. Московское, р. Биджа (пруд), песчано-илистое мелководье, совместно с *C. contraria*, *C. globularis*. 53°55'44.5" с. ш. 91°05'28.2" в. д. 22 VII 2020. ДЕ» (IBIW, LE: A0000451). 4. «Бейский р-н, 2 км к С от с. Бондарево, оз. Красное, песчано-илистое мелководье, совместно с *C. contraria*, *C. globularis*. 52°58'12.2" с. ш. 90°29'55.2" в. д. 27 VIII 2020. ДЕ» (IBIW).

КК. 1. «[Минусинский р-н] Озерко около [г.] Минусинска. [1891?] (Гербарий Енисейской губернии. 1891 г. Красноярская учительская семинария. № 902. Herb. Acad. Sc. Petropol. *Charae*, *C. foetida* A. Br[aun])» (LE). 2. «[Минусинский р-н] Озеро Кызыкуль [Большой Кызыкуль или Малый Кызыкуль]. [1891?] (Гербарий Енисейской губернии. 1891 г. Красноярская учительская семинария. № 903. Herb. Acad. Sc. Petropol. *Charae*, *C. foetida* [A.] Br[aun] f. *subinermis* A. Br[aun])» (LE). – Возможно, это сборы И. М. Мартыанова.

ЛД: РХ. Ширинский р-н, 1.1. Р. Сон, 1 и 2 протоки у устья, 1934 (as *C. foetida*, det. J. Vilhelm; Ророва, 1946, 1947). 1.2. Заповедник «Хакасский», участок «Озеро Ши́ра», р. Сон, 2006–2009 (Makeeva, 2009). 2. Там же, участок «Подзаплоты», р. Кизилка, 2006–2009 (Makeeva, 2009; Prirodnyy kompleks..., 2016). КК. 1. [Минусинский р-н],

«in lacu Karasim [оз. Кутужеково (уточнение по: Chikhachev, 1974)]», 1888 (как *C. foetida* f. *subinermis*, Nordstedt, 1889: 36). 2. «in lacu Dzemakul (aqua salsa) [возле Уйбата?]", 1888 (как *C. foetida* f. *subinermis*, Nordstedt, 1889: 36). 3. [Минусин-

ский р-н], «in fluv. Minusinka prope Minussensk [р. Минусинка у г. Минусинска]», 1884, 1886 (как *C. foetida* f. *subhispidata* A. Braun, Nordstedt, 1889: 36). РТ. Эрзинский р-н, оз. Топе-Холь, 2005 (Sviridenko et al., 2007).

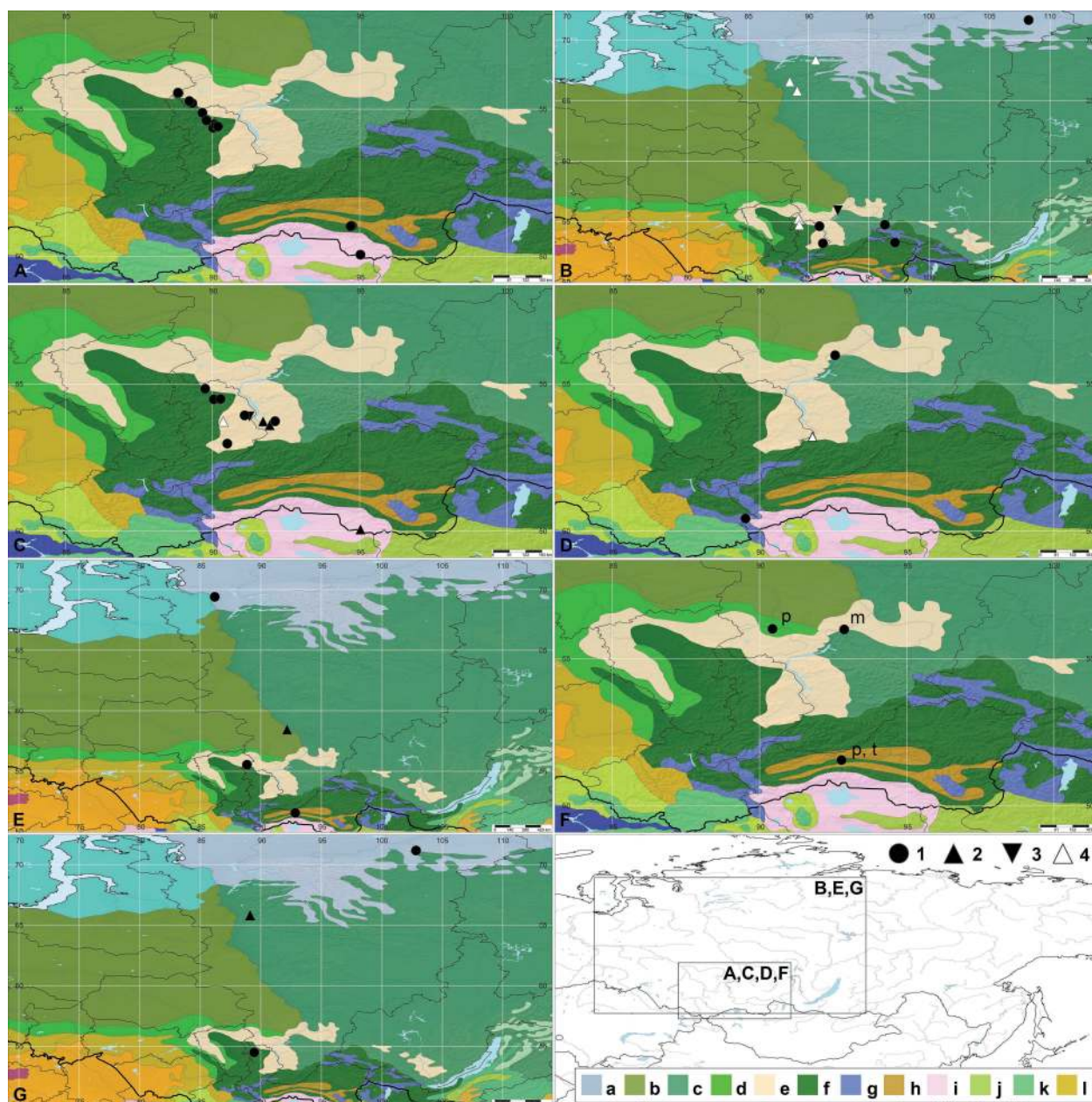


Рис. 4. Распространение видов харовых водорослей в Приенисейской Сибири по экорегионам. А – *Chara tomentosa*; В – *C. virgata* (круги) и *Chara* sp. (пустые треугольники); С – *C. vulgaris*; D – *Nitella flexilis*; E – *N. opaca* (круги) и *N. wahlbergiana* (треугольник); F – *N. mucronata* (m); *N. tenuissima* (t) и *Tolypella prolifera* (p); G – *Nitella* sp. Местонахождения: 1 – подтверждены изученными образцами; 2 – литературные данные, подтверждающие образцы не проверены; 3 – подтверждены изученными образцами, но точная геопривязка проблематична из-за недостаточной точности этикеток; 4 – литературные данные, подтверждающие образцы не проверены, точная геопривязка проблематична из-за недостаточной точности этикеток. Экорегионы (Shorthouse, 2010): а – таймырско-центрально-сибирская тундра; б – западно-сибирская тайга; в – восточно-сибирская тайга; д – западно-сибирские гемибореальные леса; е – южно-сибирские лесостепь и степь; ф – саянские горные хвойные леса; г – саянские альпийские луга и тундра; h – саянская котловинная степь; i – полупустыня Котловины Больших озер; j – селенгинско-орхонская лесостепь; k – алтайские альпийские луга и тундра; l – казахстанская и западно-сибирская лесостепь.

C. vulgaris var. *longibracteata* (Kütz.) Kütz.

РХ. «Зап. Сиб. Край, Минусинский округ, Биджакская степь, р. Биджа. 19 VII 1926. ВР» (LE: A0000432).

Вид найден в озерах и однократно в пруду, однако почти половина его местонахождений – малые реки, что отличает его от других видов региона (рис. 4С). Космополит, один из наиболее обычных видов-генералистов в умеренных широтах. В исследованном регионе проходит северная граница ареала вида. Поэтому необходим поиск новых популяций этого вида, что позволило бы оценить необходимость и возможность его охраны.

Nitella flexilis (L.) C. Agardh

КК. 1.1. «Березовский р-н, р. Енисей, западный берег около 21 км выше речного вокзала г. Красноярск, в заводи у о-ва Овсянского (напротив с. Овсянка), на глубине до 1 м, массово. 55°58'10.30" с. ш. 92°33'55.50" в. д. 15 IX 2020. Т. А. Зотина» (LE: A0000433). 1.2. Там же, «08 X 2019. Т. А. Зотина» (личная коллекция в Институте биофизики СО РАН). – Летом многоводного 2021 г. донные осадки были смыты рекой из данного местообитания, которое можно считать утраченным.

РТ. «[Монгун-Тайгинский р-н], оз. Мал[ый] Кындыкты-Куль [Биче-Хиндиктиг-Холь], у

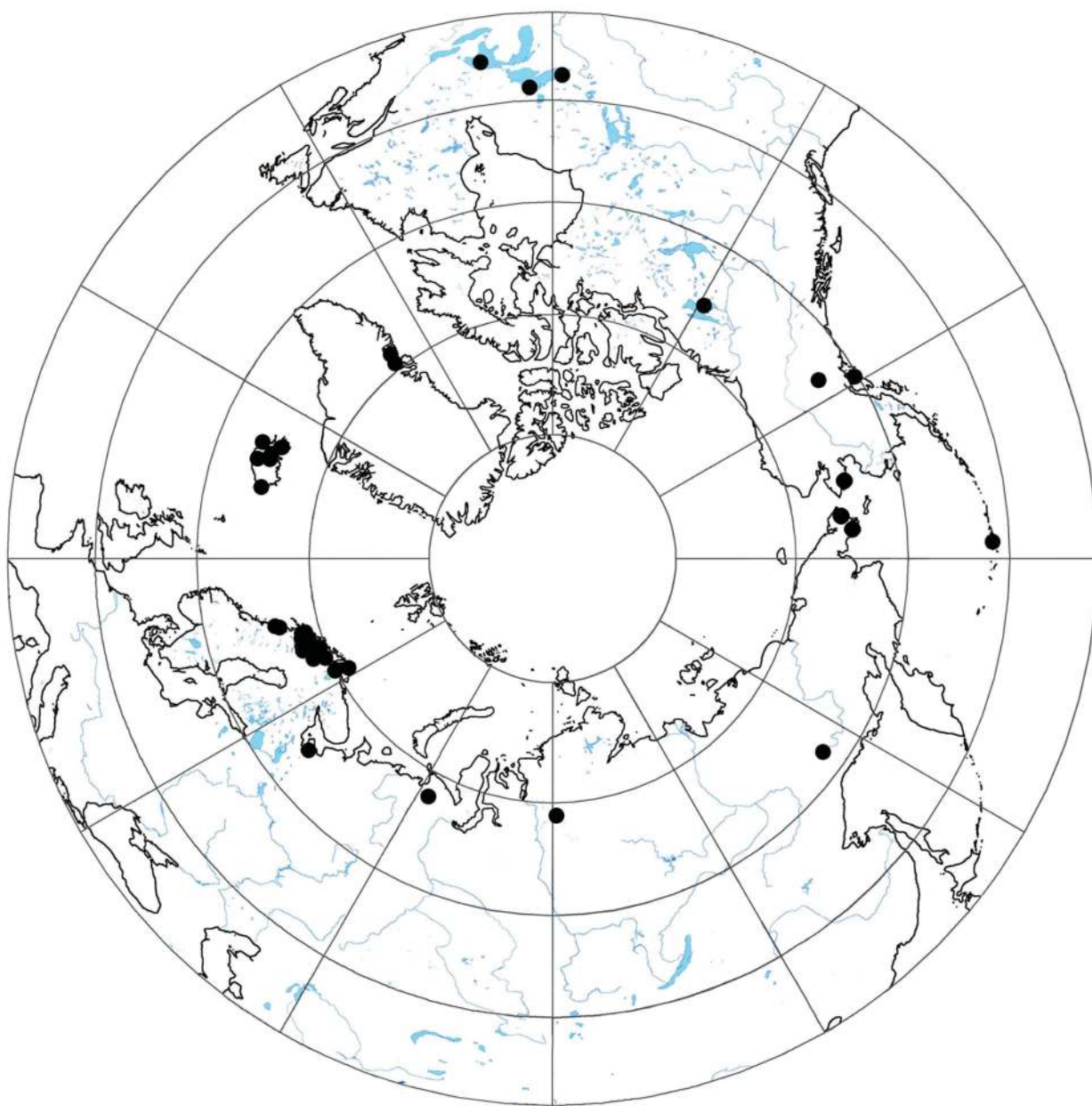


Рис. 5. Ареал *Tolypella canadensis* (Romanov, Kopyrina, 2016; with additions from: Hrafnisdottir et al., 2019; Romanov, 2019; Chemeris et al., 2020; this study).

острова из сетей, глуб. 2 м. 06 VIII 1947. Б. Г. Иоганзен» (LE).

ЛД: КК. «Sibiria in aqua prope Kapterema [с. Каптырево? Шушенского р-на]», 1884 (Nordstedt, 1889: 22).

Вид найден в высокогорном озере и заливе большой реки ниже крупного водохранилища (рис. 4D). Новый род для Республики Тыва. Ближайшие местонахождения известны из Кемеровской области (Volobaeв, 1990b; КЕМ!). Заслуживает охраны как редкий вид в регионе, но нуждается в поиске и подтверждении стабильных популяций.

Nitella mucronata (A. Braun) Miq.

ЛД: КК. г. Красноярск, Абаканская протока р. Енисей, 2019 (Romanov et al., 2022).

Вид известен лишь из протоки большой реки (рис. 4F). Ближайшие местонахождения известны из Кемеровской области (Volobaeв, 1990b; КЕМ!). Необходим поиск новых популяций вида для оценки необходимости его охраны в регионе.

Nitella opaca (C. Agardh ex Bruzelius) C. Agardh

КК. 1. «Енисейск. губ. (низовья Енисея), Дудино [Дудинка], в озере. 09 IX 1907. П. Толстая. Опр. J. Vilhelm, *N. opaca*» (LE: A0000434). 2. «Шарыповский р-н, оз. Инголь, в воде на глубине 20 м от поверхности, растет на каменистом грунте, [совместно с *C. globularis*]. 27 VI 1990. ПВ, АМ. *C. fragilis*» (КЕМ). Только мужские растения.

РТ. «Улуг-Хемский р-н, р. Енисей выше г. Шагонар, 2-й затон (Долгий), гл. 1 м, песок, [совместно с *C. globularis*]. 25 VII 1969. ВК. № 13, *C. fragilis*, *Nitella* sp.» (LE). – Вероятно, местонахождение утрачено в результате заполнения Саяно-Шушенского водохранилища.

ЛД: КК. «Guv. Jenisejsk, Dudino, in lacu», 1907 (Vilhelm, 1930: 583).

Вид известен из озер и единично из залива большой реки (рис. 4E). Новый род для Республики Тыва. Ближайшие местонахождения известны из Кемеровской и Иркутской областей (Vilhelm, 1930; Volobaeв, 1990b). Необходим поиск новых популяций вида для возможности его охраны.

Nitella wahlbergiana Wallm.

ЛД: КК. Г. Енисейск, 1876 (Blindow, Koistinen, 2003).

Биотоп для вида неизвестен, но, вероятно, он находился в долине р. Енисей (рис. 4E). Вид

нуждается в поиске современных устойчивых популяций.

Nitella sp.

Стерильные образцы, которые могут provavelmente принадлежать *Nitella flexilis* и *N. opaca*.

РХ. «Ширинский р-н, русло р. Белый Июс у дер. Ефремкино, курья левого берега, в воде, [совместно с *C. globularis*]. 01 IX 1990. PV. *N. opaca*» (КЕМ).

ЛД: КК. Юго-Восточный Таймыр, среднее течение р. Котуй в районе устья р. Медвежья, старица р. Медвежья, 2005 (Romanov, 2019b) (рис. 4G).

Таким образом, в исследованном регионе достоверно известно 20 видов из трех родов (табл. 1). Все виды, ранее указанные для региона в целом, подтверждены образцами. Видовой состав харовых водорослей административных регионов не идентичен друг другу, но разница в большей степени обусловлена видами, известными из немногих местонахождений. В Республике Хакасия найдено 12 видов, в Красноярском крае – 17, в Республике Тыва – 12. Можно предположить, что в каждом из регионов выявлена большая часть видового состава харовых водорослей. Наибольшим разнообразием и частотой встречаемости выделяется род *Chara*, что является характерным для Северной, Центральной и Западной Азии (Romanov et al., 2014; Romanov, 2018).

В целом, в исследованном регионе пока известно 88 водных объектов, в которых были найдены идентифицированные до вида харовые водоросли, в том числе 35 – из Красноярского края, 42 – из Республики Хакасия и 11 – из Республики Тыва. На данный момент в Приенисейской Сибири выявлено 140 популяций харовых водорослей, существование которых подтверждено изученными образцами (табл. 1), что составляет более 90 % от общего количества популяций видов, известных из региона. Некоторые из них были ранее опубликованы лишь как указания неидентифицированных представителей группы, и в рамках данной работы была выявлена их видовая принадлежность. Для 13 других популяций видов, известных по литературным данным, подтверждающие образцы хранятся в Гербарии LD (сборы Н. М. Мартыанова, Х. Принтца, Х. В. Арнелла), пока не обнаружены (немногие сборы Т. Г. Поповой и В. В. Ревердатто, определенные Я. Вильгельмом) или недоступны для изучения.

Кроме того, представители рода *Chara* выявлены в озерах Мундуйское и Налимье (Налим) Туруханского района (Greze, 1953), оз. Большое Хантайское Таймырского Долгано-Ненецкого района (Maloletko, 1988), оз. Линево (Линевое) из Верхнечулымской группы в Шарыповском

районе Красноярского края (Ioganzen, 1954), оз. Ошколь Ширинского района Республики Хакасия (*Ozyoga Khakasii...*, 1976) (рис. 4В), представитель рода *Nitella*, указание которого может на самом деле принадлежать и *Tolypella canadensis*, также в оз. Налимье (Greze, 1953).

Таблица 1

Количество местонахождений видов харовых водорослей в исследованных регионах (N) и предлагаемый охранный статус видов (S)

Вид	Республика Хакасия		Красноярский край		Республика Тыва	
	N	S	N	S	N	S
<i>Chara altaica</i>	7	VU	–	–	1	VU
<i>C. aspera</i>	10	LC	3	VU	2	VU
<i>C. braunii</i>	(1)	DD	1	EX	–	–
<i>C. canescens</i>	4(1)	VU	–	–	2	VU
<i>C. contraria</i>	20	LC	7	LC	3	DD
<i>C. globata</i>	–	–	1	VU	–	–
<i>C. globularis</i>	11(1)	LC	8(2)	LC	6	VU
<i>C. papillosa</i>	5	VU	4	VU	–	–
<i>C. strigosa</i>	4	VU	(1)	DD	–	–
<i>C. subspinoso</i>	3(1)	VU	1	VU	–	–
<i>C. tomentosa</i>	6	VU	4	VU	2	VU
<i>C. virgata</i>	1	VU	4	VU	1	VU
<i>C. vulgaris</i>	6	DD	2(3)	DD	(1)	DD
<i>Nitella flexilis</i>	–	–	1(1)	VU	1	DD
<i>N. mucronata</i>	–	–	1	DD	–	–
<i>N. opaca</i>	–	–	2	DD	1	DD
<i>N. tenuissima</i>	–	–	–	–	1	EX
<i>N. wahlbergiana</i>	–	–	(1)	DD	–	–
<i>Nitella</i> sp.	–	–	2	–	–	–
<i>Tolypella canadensis</i>	–	–	1	DD	–	–
<i>T. prolifera</i>	–	–	1	DD	1	EX

Примеч.: местонахождение – водный объект, в котором найден вид вне зависимости от количества наблюдений. В скобках указано количество местонахождений, подтверждающие образцы для которых не проверены. EX – вид, исчезнувший в регионе, VU – уязвимый вид, LC – вызывает наименьшие опасение, DD – недостаточно данных. Прочерк означает отсутствие находок вида.

Наибольшим количеством популяций представлены *Chara contraria* (30), *C. globularis* (28), *C. aspera* (15), *C. tomentosa* (12), *C. vulgaris* (12) что отражает преобладание сборов из циркумнейтральных и слабощелочных вод, стабильно существующих озер. *C. globularis* и *C. vulgaris* являются видами-генералистами, способными развиваться в широком спектре пресных вод (Kolada, 2021). *C. contraria* встречается часто во многих регионах Евразии и проявляет себя как вид-генералист лишь при условии преобладания в них циркумнейтральных и слабощелочных, но не мягких вод. Алкалифилами являются *C. aspera*, *C. contraria*, *C. globata*, *C. papillosa*, *C. strigosa*, *C. subspinoso*, *C. tomentosa*, *Tolypella*

prolifera, а также *C. altaica* и *C. canescens*, тяготеющие к солоноватым водам. Немногие местонахождения представителей рода *Nitella* выявлены только на севере лесостепи, а также на севере Красноярского края, высокогорье и в речных долинах. Это позволяет предполагать, что жесткость и соленость воды могут быть факторами, отчасти благоприятными для видов *Chara* и ограничивающими распространение видов *Nitella* в лесостепи и степи исследованного региона.

Почти половина видов – *C. altaica*, *C. canescens*, *C. contraria*, *C. globularis*, *C. papillosa*, *C. tomentosa*, *C. subspinoso*, *C. vulgaris*, практически регулярно отмечались в регионе на протяжении почти

века. Современными сборами подтверждено присутствие *C. strigosa* и *Nitella flexilis*, известных по немногим находкам девятнадцатого и середины двадцатого века. Ныне существующие популяции трех однолетних видов, *C. braunii*, *N. wahlbergiana* и *Tolypella prolifera*, пока не выявлены. Ряд местонахождений видов, в том числе единственное в Азиатской России для *N. tenuissima*, утрачены в результате создания Красноярского и Саяно-Шушенского водохранилищ. Таким образом, находки последних лет подтверждают современное присутствие в исследованном регионе 15, т. е. большинства, видов.

Современные популяции известны почти исключительно для видов рода *Chara*. В некоторых озерах одни и те же виды были найдены неоднократно с разными временными интервалами, что позволяет предполагать устойчивость их популяций. Почти все местонахождения известны из южной части исследованного региона, что, по-видимому, отражает не только более благоприятные и разнообразные условия среды для представителей группы, но и большую степень изученности водных экосистем, в первую очередь благодаря их легкой доступности. Из северной и центральной части Красноярского края известны немногие популяции *N. opaca*, *N. wahlbergiana*, *Nitella* sp. и *Tolypella canadensis*.

Для многих водоемов показано присутствие харовых – одних и тех же видов с большим временным интервалом между наблюдениями, что подтверждает устойчивость их популяций и позволяет предполагать менее радикальное антропогенное воздействие на эти экосистемы по сравнению с другими регионами Евразии (Auderset Joye et al., 2002; Baastrup-Spohr, 2013; Flor-Arnau, Sánchez, 2015; Blindow et al., 2016).

Подавляющее большинство местонахождений харовых водорослей расположено в двух экорегионах – южносибирские лесостепь и степь, а также саянские горные хвойные леса (рис. 3, 4). Вероятно, такое распределение в большей степени отражает неравномерную изученность региона. Несмотря на это можно отметить тяготение видов-генералистов *C. globularis* и *C. vulgaris* к первому экорегиону, более стенобионтных видов *C. aspera*, *C. papillosa*, *C. tomentosa* – ко второму и приблизительно равное распределение для вида-генералиста *C. contraria*.

Оригинальные данные позволяют приблизительно оценить ассоциированность видов друг с другом по количеству их одномоментного сбора из одного и того же местообитания (табл. 2).

Таким образом, можно выявить виды, которые нередко растут вместе, что позволит в перспективе использовать этот показатель для видов, присутствие которых с некоторой вероятностью позволяет надеяться на наличие и других видов. Это важно для реализации охраны представителей группы. Учитывая ограниченное количество наблюдений и существенное количество видов известных пока лишь из немногих местонахождений, наиболее интересны виды, которые характеризуются частой ассоциированностью с другими видами. Наиболее часто вместе встречены *C. aspera* и *C. contraria*, *C. aspera* и *C. tomentosa*, *C. contraria* и *C. globularis*. Наиболее разнообразные попарные сочетания видов можно отметить в случае вида-генералиста *C. globularis* (9 вариантов), распространенных в исследованном регионе *C. contraria* (7) и *C. aspera* (6), а также стенобионтного вида *C. tomentosa* (6). Талломы последнего вида обладают характерно грубым сложением, поэтому вид сложно пропустить при целенаправленном изучении харовых водорослей. Это позволяет предложить его присутствие в водной экосистеме как дополнительный критерий в пользу охраны его местообитания, позволяющего реализовать на практике охрану нескольких видов. Данную гипотезу следует протестировать на большем количестве наблюдений в Южной Сибири.

Одновременно в одном водном объекте региона было найдено до четырех видов харовых водорослей. Единственным исключением является озеро Инголь, в котором были обнаружены пять видов в один эпизод наблюдения, под которым можно понимать изучение водоема в близкие даты одного года. Из общего количества эпизодов наблюдений по оригинальным и литературным данным (122) большинство составляют находки одного вида в водном объекте (62 %), при заметно меньшей доле находок одновременно двух (22 %), трех (8 %) и четырех видов (7 %). Последние редкие случаи могут быть использованы для реализации охраны харовых водорослей в регионе. Это озера Иткуль, Красное, Собачье, Фыркал в Республике Хакасия, Большое и Инголь в Красноярском крае, старица р. Енисей у г. Шагонара, озера Торе-Холь и Чагытай в Республике Тыва. Разница в количестве видов в разные эпизоды наблюдения для одного и того же водного объекта в большей степени может быть объяснена пропуском видов при сборе. Особый интерес представляет количество видов, отмеченных в водоеме за весь период его исследова-

ния. В большинстве случаев это один (56 %) или два вида (22 %). Количество водоемов с тремя или четырьмя видами одинаково (по 6 %). Лишь в трех водоемах встречены пять видов (3 %). Это

озера Иткуль и Ши́ра в Республике Хакасия, оз. Торе-Холь в Республике Тыва. Максимальное количество видов (7) найдено в оз. Инголь в Красноярском крае.

Таблица 2

Ассоциированность видов харовых водорослей друг с другом (количество наблюдений двух видов в одном и том же биотопе одновременно, оригинальные данные*)

	<i>C. altaica</i>	<i>C. aspera</i>	<i>C. braunii</i>	<i>C. canescens</i>	<i>C. contraria</i>	<i>C. globata</i>	<i>C. globularis</i>	<i>C. papillosa</i>	<i>C. strigosa</i>	<i>C. subspinoso</i>	<i>C. tomentosa</i>	<i>C. virgata</i>	<i>C. vulgaris</i>	<i>N. flexilis</i>	<i>N. mucronata</i>	<i>N. opaca</i>	<i>N. tenuissima</i>	<i>Nitella</i> sp.	<i>T. canadensis</i>	<i>T. prolifera</i>
<i>Chara altaica</i>	–	4	–	3	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. aspera</i>	4	–	–	1	11	–	3	2	–	–	11	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. braunii</i>	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. canescens</i>	3	1	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. contraria</i>	–	11	–	–	–	–	7	1	–	–	3	–	2	–	–	–	1	–	–	1
<i>C. globata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. globularis</i>	–	3	1	–	7	–	–	–	–	–	4	–	2	–	–	2	1	1	–	1
<i>C. papillosa</i>	–	2	–	–	1	–	–	–	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. strigosa</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. subspinoso</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. tomentosa</i>	2	11	–	2	3	–	4	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. virgata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. vulgaris</i>	–	–	–	–	2	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nitella flexilis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>N. mucronata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>N. opaca</i>	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>N. tenuissima</i>	–	–	–	–	1	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>Nitella</i> sp.	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Tolypella canadensis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>T. prolifera</i>	–	–	–	–	1	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–

Примеч.: * включены также данные по оз. Торе-Холь за 2008, 2010 гг. (Romanov et al., 2014). Прочерк означает отсутствие наблюдений для такого сочетания видов.

Оценка необходимости охраны каждого вида, проведенная на основе его встречаемости в регионе, устойчивости популяций, распространения в Сибири и экологических особенностей, позволила предложить предварительные варианты Красных списков для каждого административного региона (табл. 1). Основными угрожающими факторами в регионе, по-видимому, являются эвтрофирование и другие негативные последствия нерегулируемой рекреации. В прошлом это также утрата местообитаний в результате создания крупных водохранилищ и последующего изменения гидрологического режима территории.

В качестве ключевых ботанических территорий для харовых водорослей, позволяющих сохранить часть их видового состава, можно предложить постоянно существующие озера со стабильными популяциями харовых водорослей, преимущественно стенобионтных и/или находящихся на краю ареала, формирующих собственные сообщества и составляющих основу растительного покрова водоема, а также поддерживающие совместное существование нескольких видов или вида, известного лишь из единственного современного местонахождения (табл. 3). В этот перечень необходимо включить старицы р. Абакан, озера Белё, Иткуль, Ши́ра в

Республике Хакасия, озера Большое, Инголь, Малое Кызыкульское и Някомьякен в Красноярском крае, озера Чагытай, Торе-Холь и Хадын в Республике Тыва. Отчасти они уже находятся под охраной, так как находятся на территории заповедника «Хакасский» или являются региональными памятниками природы. Необходимо обследование большинства этих водоемов для подтверждения актуального разнообразия харовых водорослей, а также стариц и проток р. Енисей выше г. Шагонар для выявления со-

временных популяций видов, местонахождения которых были утрачены при заполнении Саяно-Шушенского водохранилища. Перечень может быть расширен по результатам обследования водоемов, для которых есть относительно давние данные по редким видам харовых водорослей, предлагаемых к охране. В будущем эти водоемы могут послужить донорами растений для восстановления водных экосистем (Rodrigo, 2021) и утраченных популяций редких видов (Blindow et al., 2021).

Таблица 3
Ключевые ботанические территории для харовых водорослей Приенисейской Сибири

Водоемы	Количество известных видов	Количество одновременно найденных видов (год)	Устойчивые популяции	Виды, предложенные к охране
Оз. Белё, РХ	1	1 (1934, 1990, 2014, 2016)	<i>Chara altaica</i>	<i>C. altaica</i>
Оз. Иткуль, РХ	5	3 (1934), 1 (1966, 2005, 2006-2009, 2014), 4 (1990)	<i>C. tomentosa</i>	<i>C. altaica</i> , <i>C. canescens</i> , <i>C. tomentosa</i>
Оз. Красное, РХ	4	4 (2020)	?	<i>C. virgata</i>
Старицы р. Абакан в окр. с. Аскиз, с. Аршаново, ниже о-ва Конгаров, РХ	по 2	по 2 (2007, 2013, 2014)	?	<i>C. strigosa</i> , <i>C. subspinosa</i>
Оз. Ши́ра, РХ	5	(1) (1934), 2 (1990), (2) (2005), 3 (2006-2009), 1 (2012, 2014, 2020)	<i>C. altaica</i>	<i>C. altaica</i>
Оз. Большое, КК	4	2 (1934), 4 (1990)	<i>C. aspera</i> , <i>C. tomentosa</i>	<i>C. aspera</i> , <i>C. papillosa</i> , <i>C. tomentosa</i>
Оз. Инголь, КК	7	1 (1890), 5 (1990), (1) (2001)	?	<i>C. papillosa</i> , (<i>C. strigosa</i>), <i>C. subspinosa</i> , <i>C. tomentosa</i>
Оз. Малое Кызыкульское, КК	1	1 (2021)	?	<i>C. globata</i>
Оз. Някомьякен, КК	1	1 (2021)	?	<i>Tolypella canadensis</i>
Оз. Торе-Холь, РТ	5	2 (1969, 2018), (1) (1994), (3) (2005), 3 (2008), 4 (2010)	<i>C. altaica</i> , <i>C. aspera</i>	<i>C. altaica</i> , <i>C. aspera</i> , <i>C. canescens</i> , <i>C. tomentosa</i>
Оз. Хадын, РТ	1	1 (2007)	?	<i>C. canescens</i>
Оз. Чагытай, РТ	4	4 (1969), 3 (1974), (1) (1998, 1999)	<i>C. tomentosa</i>	<i>C. globularis</i> , <i>C. tomentosa</i>

Примеч.: в скобках приведены виды, подтверждающие образцы для которых не проверены. РХ – Республика Хакасия, КК – Красноярский край, РТ – Республика Тыва. Знаком вопроса обозначено отсутствие данных о стабильности популяций, которую можно предполагать для ряда видов.

Благодарности

Работа выполнена в БИН РАН при финансовой поддержке Минобрнауки России в рамках Соглашения № 075-15-2021-1056 от 28 сентября 2021 г. Р. Е. Романов благодарен кураторам цитируемых гербариев за помощь и руководство, С. П. Шауло – за собранные образцы, сотрудникам Национального парка «Красноярские столбы» – за помощь в исследованиях на терри-

тории Национального парка, А. А. Красникову и И. В. Еремину – за помощь со сканирующей электронной микроскопией. Сбор образцов авторами поддержан частично государственными заданиями ИБВВ РАН – тема 121051100099-5, ИВЭП СО РАН – № 121031200178-8, ЦСБС СО РАН – № АААА-А21-121011290024-5, грантом РФФИ – №20-04-00280.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Auderset Joye D., Castella E., Lachavanne J.-B.** 2002. Occurrence of Characeae in Switzerland over the last two centuries (1800–2000). *Aquatic Botany* 72: 369–385. DOI: 10.1016/S0304-3770(01)00211-X
- Baastrup-Spohr L., Iversen L. L., Dahl-Nielsen J., Sand-Jensen K.** 2013. Seventy years of changes in the abundance of Danish charophytes. *Freshwater Biology* 58: 1682–1693. DOI: 10.1111/fwb.12159
- Becker R.** 2016. Gefährdung und Schutz von Characeen. In: *Armleuchteralgen – Die Characeen Deutschlands* / Arbeitsgruppe Characeen Deutschlands. Berlin, Heidelberg: Springer. Pp. 149–191. DOI: 10.1007/978-3-662-47797-7_10
- Belyakova G. A.** 2008. *Chara strigosa* A. Br. In: *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (Rasteniya i griby)* [Red Data Book of Russian Federation (Plants and Fungi)]. 2008. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 698. [In Russian] (**Белякова Г. А.** Хара щетинистая – *Chara strigosa* A. Br. // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. С. 698).
- Blindow I., Carlsson M., van de Weyer K.** 2021. Re-establishment techniques and transplantations of charophytes to support threatened species. *Plants* 10, 9: 1830. DOI: 10.3390/plants10091830
- Blindow I., Dahlke S., Dewart A., Flüge S., Hendreschke M., Kerkow A., Meyer J.** 2016. Long-term and interannual changes of submerged macrophytes and their associated diaspore reservoir in a shallow southern Baltic Sea Bay: influence of eutrophication and climate. *Hydrobiologia* 778(1): 121–136. DOI: 10.1007/s10750-016-2655-4
- Blindow I., Koistinen M.** 2003. *Nitella wahlbergiana* Wallman 1853. In: H. Schubert, I. Blindow (eds.). *Charophytes of the Baltic Sea*. Rugell: Alfried Krupp von Bohlen und Halbach-Stiftung. Pp. 209–215.
- Braun A., Nordstedt O.** 1883 (1882). Fragmente einer Monographie der Characeen. Nach den hinterlassenen Manuscripten A. Brauns's, herausgegeben von Dr. O. Nordstedt. *Abhandlungen der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 1882: 1–211, pl. 1–7.
- Chemeris E., Romanov R., Kopyrina L., Filippova V., Mochalova O., Efimov D., Bobrov A.** 2020. How charophytes (Streptophyta, Charales) survive in severe conditions of the permafrost area in Far North-East Asia. *Limnologia* 83: 125784. DOI: 10.1016/j.limno.2020.125784
- Chikhachev P. A.** 1974. *Puteshestviye v Vostochnyy Altai* [The travel to Eastern Altai]. Moscow: GRVL. 360 pp. [In Russian] (**Чухачев П. А.** Путешествие в Восточный Алтай. М.: ГРВЛ, 1974. 360 с.).
- Efimov D. Yu.** 2016. Organization of vegetation cover of aquatic ecosystems at Borodinskiy opencast coal mine dumps (Kansk forest-steppe, Eastern Siberia). *Sibirskiy lesnoy zhurnal* [Siberian journal of forest science] 2: 32–42. [In Russian] (**Ефимов Д. Ю.** Организация растительного покрова аквальных экосистем отвалов Бородинского угольного разреза (Канская лесостепь, Восточная Сибирь) // Сибирский лесной журнал, 2016. № 2. С. 32–42). DOI: 10.15372/SJFS20160203
- Flor-Arnau N., Sánchez J. C.** 2015. Biodiversity changes of charophytes in lakes and ponds of the Duero Basin (NW-Spain) over a twenty-year period. *Wetlands* 35: 159–169. DOI: 10.1007/s13157-014-0605-3
- Janssen J. A. M., Rodwell J. S., García Criado M., Gubbay S., Haynes T., Nieto A., Sanders N., Landucci F., Loidi J., Ssymank A., Tahvanainen T., Valderrabano M., Acosta A., Aronsson M., Arts G., Attorre F., Bergmeier E., Bijlsma R.-J., Bioret F., Biță-Nicolae C., Biurrun I., Calix M., Capelo J., Čarni A., Chytrý M., Dengler J., Dimopoulos P., Essl F., Gardfjell H., Gigante D., Giusso del Galdo G., Hájek M., Jansen F., Jansen J., Kapfer J., Mickolajczak A., Molina J. A., Molnár Z., Paternoster D., Piernik A., Poulin B., Renaux B., Schaminée J. H. J., Šumberová K., Toivonen H., Tonteri T., Tziripidis I., Tzonev R., Valachovič M.** 2016. *European Red List of Habitats. Part 2. Terrestrial and freshwater habitats*. Luxembourg: Publications Office of the European Union. 38 pp. DOI: 10.2779/091372
- Gmelin J. G.** 1768. *Flora Sibirica sive Historia plantarum Sibiriae*. T. 3. Petropoli: Typographia Academiae Scientiarum. 286 pp., Tab. I–LXVII.
- Gregor T.** 2016. Nomenklatur. In: *Armleuchteralgen – Die Characeen Deutschlands*. Arbeitsgruppe Characeen Deutschlands. Berlin, Heidelberg: Springer. Pp. 51–55. DOI: 10.1007/978-3-662-47797-7
- Greze V. N.** 1953. The lakes of western vicinity of the Central Siberian Plateau. In: *Voprosy geografii Sibiri. Sbornik*

3 [Issues of geography of Siberia. Digest 3] Tomsk: Izdanie Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Pp. 201–219. [In Russian] (**Грезе В. Н.** Озера западной окраины Среднесибирского плоскогорья // Вопросы географии Сибири. Сборник 3. Томск: Издание Томского гос. ун-та, 1953. С. 201–219).

Greze V. N. 1955. The lakes Bolshoe and Ingol as acclimatization environment for coregonid fishes. *Trudy Tomskogo gosudarstvennogo universiteta imeni V. V. Kuybysheva* [Proceedings of the Kuybyshev Tomsk State University] 131: 107–129. [In Russian] (**Грезе В. Н.** Озера Большое и Инголь как среда акклиматизации сиговых рыб // Труды Томского государственного университета им. В. В. Куйбышева, 1955. Т. 131. С. 107–129).

Greze V. N., Greze V. I. 1958. Lake Chagytay (towards survey of lakes in Tuva ASSR). *Izvestiya Vsesoyuznogo geograficheskogo obshchestva* [Proceedings of the All-Union Geographical Society] 90, 3: 249–284. [In Russian] (**Грезе В. Н., Грезе В. И.** Озеро Чагытай (к изучению озер Тувинской АССР) // Известия Всесоюзного географического общества, 1958. Т. 90, № 3. С. 249–284).

Gundrizer A. N. 1972. The naturalizing of pelyad in Lake Chagytay (Tuva ASSR). In: *Trudy NII biologii i biofiziki pri Tomskom ordena trudovogo krasnogo знамени gosudarstvennom universitete imeni V. V. Kuybysheva* [Proceedings of the Research Institute of Biology and Biophysics at the Kuybyshev Tomsk State University]. 1972. Vol. 2 (Biologiya). Tomsk: Izdatelstvo Tomskogo universiteta. Pp. 78–90. [In Russian] (**Гундризер А. Н.** Натурализация пеляди в озере Чагытай (Тувинская АССР) // Труды НИИ биологии и биофизики при Томском ордена трудового красного знамени государственном университете имени В. В. Куйбышева. Т. 2 (Биология). Томск: Изд-во Томского ун-та, 1972. С. 78–90).

Han F. S., Li Y. Y. (eds.) 1994. *Flora algarum sinicarum aquae dulcis. Tomus 3. Charophyta*. Beijing: Science Press. 267 pp. [In Chinese].

Hollerbach M. M., Krassavina L. K. 1983. *Opredelitel presnovodnykh vodorosley SSSR. Vyp. 14. Kharovyye vodorosli – Charophyta* [The identification manual of freshwater algae of the USSR. Iss. 14. The charophytes – Charophyta]. Leningrad: Nauka. 190 pp. [In Russian] (**Голлербах М. М., Красавина Л. К.** Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 14. Харовые водоросли – Charophyta. Л.: Наука, 1983. 190 с.).

Hrafnisdottir T., Ingimarsson F., Ingvason H. R., Stefánsson S. M., Þorvaldsdóttir E. G., Malmquist H. J., Långangen A. 2019. New finds of charophytes in Iceland with an update on the distribution of the charophyte flora. *Nordic Journal of Botany* 37, 5: e02111. DOI: 10.1111/njb.02111

iNaturalist [2022]. URL: www.inaturalist.org (Accessed 07 April 2022).

Ioganzen B. G. 1954. Towards study of water bodies of eastern Altay and their malacofauna. *Uchenyye zapiski Tomskogo gosudarstvennogo universiteta im. V. V. Kuybysheva* [Scientific proceedings of the Kuybyshev Tomsk State University] 21: 61–86. [In Russian] (**Иоганзен Б. Г.** К изучению водоемов Восточного Алтая и их малакофауны // Ученые записки Томского государственного университета им. В. В. Куйбышева, 1954. № 21. С. 61–86).

Kato S., Sakayama H., Morishima H., Sano S., Oomori Y., Kato N., Ito M., Kasai F., Watanabe M., Nozaki H. 2010. Morphology and molecular phylogeny of *Chara altaica* (Charales, Charophyceae), a monoecious species of the section *Desvauxia*. *Cytologia* 75, 2: 211–220. DOI: 10.1508/cytologia.75.211

Khristenko N. G. 1956. The dynamics of gammarid population in Bolsheozerskaya lake group of Krasnoyarsk Territory. *Trudy Tomskogo gosudarstvennogo universiteta imeni V. V. Kuybysheva* [Proceedings of the Kuybyshev Tomsk State University] 142: 83–92. [In Russian] (**Христенко Н. Г.** Динамика популяции бокоплава в Большеозерской группе озер Красноярского края // Труды Томского государственного университета им. В. В. Куйбышева, 1956. Т. 142. С. 83–92).

Kolada A. 2021. Charophyte variation in sensitivity to eutrophication affects their potential for the trophic and ecological status indication. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems* 422, 30: 1–12. DOI: 10.1051/kmae/2021030

Makeeva E. G. 2009. The materials for the flora of charophytes of the reserve “Khakasskiy”. In: *Ecologiya Yuzhnoy Sibiri i sopredelnykh territoriy* [The ecology of South Siberia and neighboring areas], 13, 1. Abakan. P. 153. [In Russian] (**Макеева Е. Г.** Материалы к флоре харовых водорослей заповедника «Хакасский» // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Вып. 13, т. 1. Абакан. С. 153).

Makeeva E. G. 2010. Algal flora. Algae of Lake Itkul. In: Parnachev V. P. et al., V. V. Nepomnyashchiy [Ed.]. *Prirodnyy kompleks i bioraznoobraziye uchastka “Ozero Itkul” zapovednika “Khakasskiy”* [Natural system and biodiversity of the cluster “Ozero Itkul” of the Reserve “Khakasskiy”]. Abakan: Khakasskoe knizhnoe izdatel'stvo. Pp. 153–201. [In Russian] (**Макеева Е. Г.** Альгофлора. Водоросли озера Иткуль // Природный комплекс и биоразнообразие участка «Озеро Иткуль» заповедника «Хакасский». Парначев В. П. и др., В. В. Непомнящий (ред.). Абакан: Хакасское книжное изд-во, 2010. С. 153–201).

Makeeva E. G., Naumenko Yu. V. 2015. Taxonomy structure and ecology-geographical characteristic [of] algal flora [of] Bele Lake (Khakasia Republic). *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii* [Plant Life of Asian Russia] 2: 8–19. [In Russian] (**Макеева Е. Г., Науменко Ю. В.** Таксономическая структура и эколого-географическая характеристика альгофлоры озер Беле (Республика Хакасия) // Растительный мир Азиатской России, 2015. № 2(18). С. 8–19).

Maloletko A. M. 1988. Aquatic vascular plants. In: B. G. Ioganzen, A. M. Maloletko (eds.). *Priroda Khantayskoy gidrosistemy* [The nature of Khantay hydrosystem]. Tomsk: Izdatelstvo Tomskogo universiteta. Pp. 179–183. [In Russian] (**Малолетко А. М.** Водные сосудистые растения // Природа Хантайской гидросистемы. Б. Г. Иоганзен, А. М.

Малолетко (ред.). Томск: Изд-во Томского ун-та. С. 179–183).

Naumenko Yu. V., Makeeva E. G. 2011. The algae of the saltish [brackish] Listvenki Lake (area of “Podzaploty”, Reserve “Khakassky”). *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii* [Plant Life of Asian Russia] 2: 28–33. [In Russian]. (**Науменко Ю. В., Макеева Е. Г.** Водоросли солоноватого озера Лиственки (участок «Позаплоты», Заповедник «Хакасский») // Растительный мир Азиатской России, 2011. № 2(8). С. 28–33).

Noedoost F., Riahi H., Sheidai M., Ahmadi A. 2015. Distribution of Charophytes from Iran with three new records of Characeae (Charales, Chlorophyta). *Cryptogamie Algologie* 36(4): 1–17. DOI: 10.7872/crya/v36.iss4.2015.389

Nordstedt O. 1889. De Algis et Characeis. 6. Ueber einige extraeuropäische Characeen. *Lunds universitets års-skrift. Acta Universitatis Lundensis* 25, 4: 22–40.

Nurashov S. B., Sametova E. S. 2015. Algae of Rakhmanovsk Lake (Kazakhstan Altai). In: *Problems of Botany of South Siberia and Mongolia: Proceedings of the 14th International Scientific and Practical Conference* (Barnaul, 25–29 May 2015). Barnaul: Altai State University. Pp. 20–21. [In Russian] (**Нурашов С. Б., Саметова Э. С.** Водоросли Рахмановского озера (Казахстанский Алтай) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. ст. по материалам Четырнадцатой междунар. науч.-практ. конф. (г. Барнаул, 25–29 мая 2015 г.). Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015. С. 20–21).

Ozyora Khakasii i ikh rybokhozyaystvennoe znachenie [The lakes of Khakassia and their fishery importance] 1976. G. P. Siginevich (ed.). Krasnoyarsk: Krasnoyarskoe knizhnoye izdatelstvo. 206 pp. [In Russian] (*Озера Хакасии и их рыбохозяйственное значение*. Г. П. Сигиневич (ред.). Красноярск: Красноярское книжное изд-во, 1976. 206 с.).

Popova T. G. 1946. Towards knowledge of algal flora of water bodies of Northern Khakassia. Part I. The algal flora of water bodies of Shira (Kacha) Steppe. *Izvestiya Zapadno-Sibirskogo filiala Akademii Nauk SSSR. Seriya biologicheskaya* [Bulletin de la Filiale de Sibérie Occidentale de L'Académie des Sciences de L'URSS. Série biologique] 1, 2: 41–72. [In Russian] (**Попова Т. Г.** К познанию альгофлоры водоемов Северной Хакасии. Часть I. Альгофлора водоемов Ширинской (Качинской) степи // Известия Западно-Сибирского филиала Академии наук СССР. Серия биологическая, 1946. Т. 1, вып. 2. С. 41–72).

Popova T. G. 1947. Towards knowledge of algal flora of water bodies of Northern Khakassia. P. II. The algae of Iyus-Shira and Achinsk steppes. *Izvestiya Zapadno-Sibirskogo filiala Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskaya* [Bulletin de la Filiale de Sibérie Occidentale de L'Académie des Sciences de L'URSS. Série biologique] 2, 1: 73–100. [In Russian] (**Попова Т. Г.** К познанию альгофлоры водоемов Северной Хакасии. Ч. II. Водоросли Июсо-Ширинской и Ачинской степей // Известия Западно-Сибирского филиала Академии наук СССР. Серия биологическая, 1947. Т. 2, вып. 1. С. 73–100).

Printz H. 1916. I. Die Chlorophyceen des südlichen Sibiriens und des Uriankailandes [Contributions ad floram asiae interioris pertinentes]. *Kongelige Norske Videnskabernes Selskab Skrifter* 1915, 4: 1–59.

Prirodnyy kompleks i bioraznoobraziye uchastka “Ozero Shira” zapovednika “Khakasskiy” [Natural system and biodiversity of the cluster “Lake Shira” of the Reserve “Khakasskiy”]. 2011. T. N. Anufrieva et al., V. V. Nepomnyashchiy [Ed.]. Abakan: Khakasskoye knizhnoye izdatelstvo. 420 pp. [In Russian] (*Природный комплекс и биоразнообразие участка «Озеро Шира» Заповедника «Хакасский»*. Т. Н. Ануфриева и др., В. В. Непомнящий (ред.). Абакан: Хакасское книжное изд-во, 2011. 420 с.).

Prirodnyy kompleks i bioraznoobraziye uchastka “Podzaploty” zapovednika “Khakasskiy” [Natural system and biodiversity of the cluster “Podzaploty” of the Reserve “Khakasskiy”]. 2016. Arkhipov A. L. et al., V. V. Nepomnyashchiy [Ed.]. Abakan: Khakasskoye knizhnoye izdatelstvo. 280 pp. [In Russian] (*Природный комплекс и биоразнообразие участка «Подзаплоты» заповедника «Хакасский»*. Архипов А. Л. и др., В. В. Непомнящий (ред.). Абакан: Хакасское книжное изд-во, 2016. 280 с.).

Rodrigo M. A. 2021. Wetland restoration with hydrophytes: a review. *Plants* 10: 1035. DOI: 10.3390/plants10061035

Rodrigo M. A., Puche E., Segura M., Arnal A., Rojo C. 2021. Sediment underneath charophyte meadows is enriched in viable ehippia and enhances the benthic periphytic biofilm. *Hydrobiologia* 848: 5203–5221. DOI: 10.1007/s10750-021-04702-x

Romanov R. E. 2015. *Chara inconnexa* Allen (Streptophyta: Charales) and taxonomic ambiguities associated with subgymnophyllous species close to *C. contraria* A. Braun ex Kütz. s. str. *Cryptogamie. Algologia* 36, 4: 371–388. DOI: 10.7872/crya/v36.iss4.2015.371

Romanov R. E. 2017. Assessing conservation status of charophytes (Streptophyta, Charales) in southern regions of West Siberia. In: *Proceedings of the 16th International Scientific and Practical Conference* (Barnaul, 5–8 June 2017). Barnaul: Concept. Pp. 58–61. [In Russian] (**Романов Р. Е.** Оценка необходимости охраны видов харовых водорослей (Streptophyta, Charales) в южных регионах Западной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по материалам XVI междунар. науч.-практ. конф. (г. Барнаул, 5–8 июня 2017 г.). Барнаул: Концепт, 2017. С. 58–61).

Romanov R. E. 2018. Charophytes (Charales, Charophyceae) from North-Eastern and Central Eurasia. In: *The international field workshop «Cryptogams of North Asia». Book of proceedings* (Russia, Irkutsk – Khamar – Daban Range, September 4–9, 2018). Irkutsk: Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS. Pp. 26–27. DOI:

10.31255/cna.irk-26-27

Romanov R. 2019a. New interesting records of charophytes (Charales, Charophyceae) from Eurasia and Africa. *Webbia* 74(1): 159–166. DOI: 10.1080/00837792.2019.1609337

Romanov R. E. 2019b. New species records of charophytes (Charales, Charophyceae) from the collections of MW and H herbaria. *Byull. Moskovsk. Obshch. Isp. Prir., Otd. Biol. [Bull. Moscow Soc. Natur. Biol. Ser.]* 124, 6: 72–76. [In Russian] (**Романов Р. Е.** Флористические находки харовых водорослей (Charales, Charophyceae) по материалам гербариев MW и H // Бюл. МОИП. Серия биол., 2019. Т. 124, вып. 6. С. 72–76).

Romanov R. E. 2022. Typification of *Chara connivens* Salzmänn ex A. Braun f. *brevifolia* Vilhelm, *C. crinita* Wallroth and *C. glomerulifera* Ruprecht and clarification of conflicting species concepts for *C. arcuatifolia* Vilhelm (Charales, Charophyceae). *Notulae algarum* 223: 1–4.

Romanov R. E., Anisimova O. V., Anishchenko L. N., Efimov D. Yu., Kapitonova O. A., Kipriyanova L. M., Konechnaya G. Yu., Kopyrina L. I., Kotovshchikov A. V., Kurganov A. A., Nikolaenko S. A., Shilov M. P., Smirnova E. V., Vodeneva E. L., Zarubina E. Yu., Zhakova L. V. 2022. The noteworthy new records of charophytes (Charales, Charophyceae) from Russian regions: improvement of species distribution ranges in Eurasia. *Bot. Zhurn.* 107(5): 466–477. DOI: 10.31857/S0006813622050076

Romanov R. E., Gontcharov A. A., Barinova S. S. 2015. *Chara globata* Mig. (Streptophyta: Charales): rare species revised. *Fottea, Olomouc* 15(1): 39–50. DOI: 10.5507/fot.2015.004

Romanov R. E., Chemeris E. V., Vishnyakov V. S., Chepinoga V. V., Azovskii M. G., Kuklin A. P., Timofeeva V. V. 2014. *Chara strigosa* (Streptophyta: Charales) in Russia. *Bot. Zhurn.* 99(10): 1148–1161. [In Russian] (**Романов Р. Е., Чемерис Е. В., Вишняков В. С., Чепиного В. В., Азовский М. Г., Ку克林 А. П., Тимофеева В. В.** *Chara strigosa* (Streptophyta: Charales) в России // Бот. журн., 2014. Т. 99, № 10. С. 1148–1161). DOI: 10.1134/S1234567814100097

Romanov R. E., Kapitonova O. A., Zarubina E. Yu. 2018. *Chara dominii* Vilh. (Streptophyta: Charales): A new species in the flora of Russia. *Inland Water Biology* 11(1): 1–5. DOI: 10.1134/S1995082918010133

Romanov R. E., Kipriyanova L. M. 2010. Charophyte species diversity and distribution on the south of the West-Siberian Plain. *Charophytes* 2: 72–86.

Romanov R. E., Kopyrina L. I. 2016. *Tolypella canadensis* (Charales, Charophyceae) in Asia: final evidence of its circumpolar distribution. *Nova Hedwigia* 102, 3–4: 423–427. DOI: 10.1127/nova_hedwigia/2015/0317

Romanov R. E., Patova E. N., Teteryuk B. Yu., Chemeris E. V. 2018. Charophytes (Charales, Charophyceae) on the north-eastern edge of Europe: is it something different across Northern Europe in their diversity and biogeography? *Nova Hedwigia. Beihefte* 147: 161–181. DOI: 10.1127/nova-suppl/2018/016

Romanov R. E., Zhakova L. V., Bazarova B. B., Kipriyanova L. M. 2014. The charophytes (Charales, Charophyceae) of Mongolia: a checklist and synopsis of localities, including new records. *Nova Hedwigia* 98, 1–2: 127–150. DOI: 10.1127/0029-5035/2013/0134

Ruprecht F. J. 1845. Distributio cryptogamarum vascularium in Imperio Rossico. *Beiträge zur Pflanzenkunde des Russischen Reiches* 3: 1–56.

Saber A. A., Gontcharov A. A., Nikulin A. Yu., Nikulin V. Yu., Rayan W. A., Cantonati M. 2021. Integrative taxonomic, ecological and genotyping study of charophyte populations from the Egyptian Western-Desert Oases and Sinai Peninsula. *Plants* 10, 1157: 1–32. DOI: 10.3390/plants10061157

Schneider S., Ziegler C., Melzer A. 2006. Growth towards light as an adaptation to high light conditions in *Chara* branches. *New Phytologist* 172(1): 83–91. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01812.x

Schubert H., Blindow I., Bueno N. C., Casanova M. T., Pelechaty M., Pukacz A. 2018. Ecology of charophytes – permanent pioneers and ecosystem engineers. *Perspectives in Phycology* 5, 1: 61–74. DOI: 10.1127/pip/2018/0080

Shorthouse D. P. 2010. SimpleMappr, an online tool to produce publication-quality point maps. URL: <https://www.simplemappr.net>

Sviridenko B. F., Pyak A. I., Sviridenko T. V. 2007. Occurrences of *Chara* algae (Charophyta) in Mongolia, Tuva and Khakassia. In: *Problems of Botany of South Siberia and Mongolia. Proceedings of 6th International Scientific-Practical Conference*. Barnaul: Azbuka. Pp. 299–302. [In Russian] (**Свириденко Б. Ф., Пяк А. И., Свириденко Т. В.** Находки харовых водорослей (Charophyta) в Монголии, Тыве и Хакасии // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: мат.-лы VI междунар. науч.-практ. конф. (г. Барнаул, 25–28 октября 2007 г.). Барнаул: Изд-во «Азбука», 2007. С. 299–302).

Sviridenko T. V., Sviridenko B. F. 2008. The herbarium of charophytes (Charophyta) in the Hydromorphic Ecosystem Laboratory of the Scientific Research Institute of the Natural Management and Ecology of the North of the Surgut State University. In: *Biologicheskiye resursy i prirodopolzovaniye [Biological Resources and Management of Natural Resources]*. Iss. 11. Surgut: Defis. Pp. 64–100. [In Russian] (**Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф.** Гербарные материалы харовых водорослей (Charophyta) Лаборатории гидроморфных экосистем НИИ природопользования и экологии Севера Сургутского государственного университета // Биологические ресурсы и природопользование:

Сб. науч. тр. Вып. 11. Сургут: Дефис, 2008. С. 64–100).

Sviridenko T. V., Sviridenko B. F. 2016. *Charophyta of the West Siberian Plain: Monograph*. Omsk: Amfora. 247 pp. [In Russian] (**Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф.** Харовые водоросли (Charophyta) Западно-Сибирской равнины. Омск: Амфора, 2016. 247 с.).

European Commission [2013]. The Interpretation Manual of European Union Habitats – EUR28. URL: https://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/docs/Int_Manual_EU28.pdf

Urbaniak J., Langangen A., van Raam J. 2012. Oospore wall ornamentation in the genus *Tolypella* (Charales, Charophyceae). *Journal of Phycology* 48: 1538–1545. DOI: 10.1111/jpy.12007

Vilhelm J. 1928. Characeae Europae orientalis et Asiae ex herbario instituti cryptogamici horti botanici reipublicae rossicae (ante Petropolitani). *Spisy vydávané Přírodovědeckov Fakultov Karlovy University (Publications de la Faculté des Sciences de l'Université Charles, Praha)* 80: 1–24, 1 pl.

Vilhelm J. 1930. Ad Characearum Europae orientalis et Asiae cognitionem additamentum. *Izv. Bot. Sada Akad. Nauk S.S.S.R. [Bulletin du Jardin Botanique Principal de l'URSS]* 29, 5–6: 582–596. [In Russian and Latin] (**Вильгельм Ян.** Дополнение к изучению харовых водорослей СССР // Изв. Бот. сада АН СССР, 1930. Т. 29, вып. 5–6. С. 582–596).

Vishnyakov V. S., Romanov R. E. 2012. *Tolypella prolifera* (A. Braun) Leonh. (Streptophyta: Charales) in Buryatia: the new finding of rare species. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology* 4: 102–108. [In Russian] (**Вишняков В. С., Романов Р. Е.** *Tolypella prolifera* (A. Braun) Leonh. (Streptophyta: Charales) в Бурятии: новая находка редкого вида // Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология», 2012. № 4. С. 101–108).

Volkova N. I., Andrianova A. V., Shchur L. A., Anufrieva T. N. 2006. Present-day state of Bolshoe Lake ecosystem (Krasnoyarsk Territory). *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo universiteta. Yestestvennyye nauki [Krasnoyarsk State University Journal of Natural Sciences]* 5: 85–93. [In Russian] (**Волкова Н. И., Андрианова А. В., Щур Л. А., Ануфриева Т. Н.** Современное состояние экосистемы озера Большое (Красноярский край) // Вестник КрасГУ. Естественные науки, 2006. № 5. С. 85–93).

Volobaev P. A. 1990a. *Flora i ekologicheskiye zakonomernosti rasprostraneniya vodnykh makrofitov Kuznetskogo Alatau [The flora and ecological patterns of distribution of aquatic macrophytes of Kuznetsk Alatau]* Abstr. ... kand. Sci. Novosibirsk. 18 pp. [In Russian] (**Волобаев П. А.** Флора и экологические закономерности распространения водных макрофитов Кузнецкого Алатау: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1990а. 18 с.).

Volobaev P. A. 1990b. *Kharovyye vodorosli (Charophyta) Kemerovskoy oblasti [The charophytes (Charophyta) of Kemerovo Oblast]*. Kemerovo. 10 pp. Deposited in VINITI 10.05.1990, No. 3040–B90. [In Russian] (**Волобаев П. А.** Харовые водоросли (Charophyta) Кемеровской области. Кемерово, 1990b. 10 с. Деп. в ВИНТИ 10.05.1990, № 3040–B90).

Vyshegorodtsev A. A., German Yu. K., Zuyev I. V. 2006. The fishes and parasites of Lake Ingol. In: *Voprosy geografii Sibiri [Issues of geography of Siberia]*. Iss. 26. Tomsk: Tomsk State University. Pp. 148–156. [In Russian] (**Вышегородцев А. А., Герман Ю. К., Зуев И. В.** Рыбы и паразиты озера Инголь // Вопросы географии Сибири. Вып. 26. Томск: Томский гос. ун-т, 2006. С. 148–156).

Wood R. D. 1965. A revision of the Characeae. In: Wood R. D., Imahori K. (eds.). *A revision of the Characeae*, 1. Weinheim: J. Cramer. Pp. i–xxiv, 1–904.

Wood R. D., Imahori K. 1964. Iconograph of the Characeae. In: Wood R. D., Imahori K. (eds.). *A revision of the Characeae*, 2. Weinheim: J. Cramer. Pp. v–xv, 1–5, icons 1–395.

Yalysheva E. N. 2010. The distribution of zoobenthos in freshwater lakes of Tuva. In: *Upravleniye resursnym potentsialom regionov na baze geoinformatsionnykh technologiy [The management of potential of regions at the base of geographical information technologies]*. Kyzyl: TuvIKOPR SB RAS. Pp. 107–113. [In Russian] (**Ялышева Е. Н.** Распределение зообентоса в пресноводных озерах Тувы // Управление ресурсным потенциалом регионов на базе геоинформационных технологий. Кызыл: ТувИКОПР СО РАН, 2010. С. 107–113).