

ПОЛИПЛОИДИЯ У ВОДНЫХ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

Е. А. Андриянова, О. А. Мочалова

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
685000, г. Магадан, ул. Портовая, 18, e-mail: l_chipmunk@mail.ru, mochalova@inbox.ru
Поступила в редакцию 24.03.2021

Проанализированы хромосомные числа водных сосудистых растений, произрастающих на Северо-Востоке Азии, восточнее р. Лены. На основе опубликованных данных, в том числе собственных определенных, сделан обзор имеющихся сведений о кариологических особенностях водной флоры в связи с таксономическим положением, распространением и экологическими особенностями видов. Хромосомные числа известны для 119 видов из 123, нет данных для *Zannichellia komarovii*, *Eleocharis termale*, *Stuckenia subretusa* и *Potamogeton sibiricus*. Доля полиплоидов в водной флоре Северо-Востока Азии (79%) выше, чем приводимая в литературе для всей флоры Берингийской Арктики (69%). При анализе видов по наличию полиплоидии в зависимости от широтной группы ареала выявлено, что все арктические и гипоарктические виды водных растений являются полиплоидами. Минимальная доля полиплоидов – среди арктобореальных видов. При анализе видов по долготным группам самая низкая доля полиплоидов отмечена среди видов, встречающихся только в Евразии (65%), самая высокая – среди плейрорегиональных видов (96%). Виды семейств Сурегасеае, Лемнасееае, Ранункуласееае и Роасееае характеризуются высоким уровнем изменчивости числа хромосом. Наибольшее разнообразие хромосомных чисел наблюдается у полиморфных видов *Caltha palustris* s. l., *Agrostis stolonifera*, *Dupontia fisheri* s.l., *Phragmites australis*, у всех видов рода *Eleocharis*, у *Nymphaea tetragona*, *Acorus calamus*, *Calla palustris*. У *Hippuris vulgaris*, *Arctophila fulva* и *Beckmannia syzigachne* на крайнем северо-востоке, на северных границах ареалов, отмечались единичные случаи высоких уровней плоидности. У видов семейств Еquisетасееае, Туфасееае, Зостерасееае флоры Северо-Востока Азии известны только диплоиды. У *Ranunculus gmelinii* и *Caltha palustris* (Ranunculaceae) в Магаданской области выявлено существование нескольких хромосомных рас, распределение которых связано с местообитаниями растений. Редкие кариотипы отмечены у водных форм этих видов с преимущественно вегетативным размножением, произрастающих в незамерзающих водотоках.

Ключевые слова: водные сосудистые растения, хромосомные расы, полиплоидия, уровни плоидности, Северо-Восток Азии.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-63-82

ВВЕДЕНИЕ

Крайний Северо-Восток Азии (СВА) – обширный малоизученный и малонаселенный район с суровым климатом и почти сплошной многолетней мерзлотой, территория которого является частью Мегаберингии. Западная (российская) часть Мегаберингии – регион со сложной историей развития флоры, ее флорогенез связан не только с близлежащими регионами, но и с удаленными территориями Азии и Северной Америки. Берингийский сектор Голарктики – область становления автотонной холодостойкой флоры и фауны, расселявшейся в Старый и Новый Свет через периодически возникавшую и исчезающую берингийскую сушу, ему принадлежит огромная роль в формировании современной флоры и растительности [Юрцев, 1974 (Yurtsev, 1974); Yurtsev, 1994].

Рассматриваемая в данной работе территория простирается от долины рек Лена, Алдан на западе до восточного окончания Евразии, от побережья Северного Ледовитого океана и о. Врангеля до оконечности полуострова Камчатка на юго-востоке [Юрцев, 1974 (Yurtsev, 1974); Hultén, 1981]. Юго-западную

границу территории мы условно провели между долиной Алдана и побережьем Охотского моря по 59° с.ш., поскольку для этого района она обычно не уточняется. СВА включает Чукотский АО, Камчатский край, Магаданскую область, а также северо-восточную часть Республики Саха (Якутии) и самый север Хабаровского края (рис. 1).

В последние годы изучение водной флоры севера азиатской части России позволило на современном уровне выявить видовой состав водных сосудистых растений, в т.ч. сложные, ранее не идентифицировавшиеся восточноазиатские и североамериканские таксоны. В данной работе мы проводим обзор имеющихся на данный момент сведений о кариологических особенностях водной и прибрежно-водной флоры СВА в связи с таксономическим положением, распространением и экологическими особенностями видов. Информация о хромосомных числах (ХЧ) и уровнях плоидности (УП) помогает обозначить таксоны, в которых идут современные процессы видообразования и прояснить многие вопросы в области таксономии и флорогенеза.

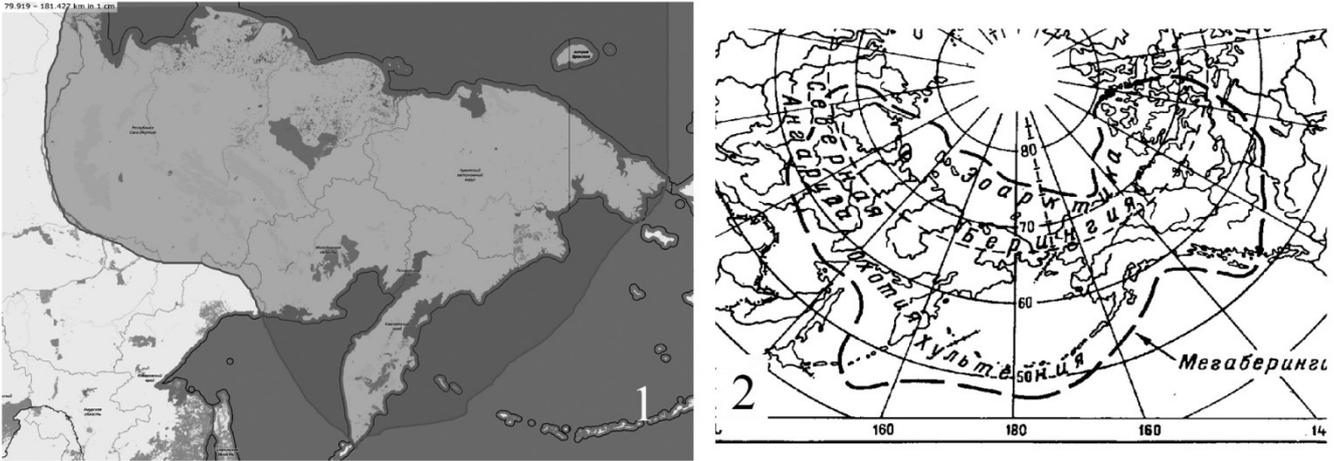


Рис. 1. Карта-схема северо-востока Азии (1) и схематические границы Мегаберингии по Б.А. Юрцеву (1974) (2).

Fig. 1. Schematic map of the North-East Asia (1) and schematic boundaries of Megaberlingia according to B.A. Yurtsev (1974) (2).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Список водных сосудистых растений СВА, обсуждаемый в данной работе, подготовлен на основе:

- Собственных полевых сборов авторов и коллег из Института биологии внутренних вод РАН А.А. Боброва и Е.В. Чемерис из малоизученных районов Сибири и Дальнего Востока, проводившихся с начала 2000-х годов до 2020 г.;

- Просмотра гербарных коллекций из LE, MHA, MW, NS, NSK, VLA, SASY, KRAS, IRK, KAM, KEM, MAG, IBIW и др.; просмотра образцов и карт из цифровых гербариев MW (<https://plant.depo.msu.ru/>) и NSK (<http://herb.csbg.nsc.ru:8081/>);

- Флористических сводок [Арктическая флора..., 1960–1987 (Arkticheskaya flora..., 1960–1987); Сосудистые растения..., 1985–1996 (Sosudistye rasteniya..., 1985–1996); Флора Сибири, 1987–2003 (Flora Sibiri..., 1987–2003); Panarctic flora, 2020 и др.] и региональных “Флор” и “Определителей”.

В состав водной флоры включены таксоны, закономерно встречающиеся в водной среде, т.е. собственно водные и прибрежно-водные виды. Типы ареалов (широтные и долготные группы) рассмотрены в системе биогеографических координат, разработанных Б.А. Юрцевым с соавторами [Юрцев и др., 1979a, b (Yurtsev et al., 1979a, b)] и традиционно используемых в публикациях по арктическим флорам [Khitun et al., 2016]. Виды, объем которых в настоящий момент трактуется неоднозначно, приняты в широком смысле

(с включением географических и экологических рас).

Собственные данные по ХЧ были получены для 25 видов водных и прибрежно-водных растений (87 опубликованных определений и более 15 неопубликованных) из различных регионов СВА, в основном с юга Магаданской области [Andriyanova, Mochalova, 2016, 2017, 2020; Andriyanova et al., 2018; Andriyanova, 2019]. Для подсчета хромосом использовались кончики растущих корней, собранные в природе, в нескольких случаях – корни проростков, полученные в лабораторных условиях. Материал обрабатывался 0.02% колхицином в течение 2–4 ч, затем фиксировался в смеси уксуса и этилового спирта (1:3), окрашивание проводилось в уксуснокислом гематоксилине. Подсчет хромосом проводился на временных давленных препаратах [Смирнов, 1968 (Smirnov, 1968)].

При обобщении литературных данных по ХЧ были использованы более 140 литературных источников [Хромосомные числа, 1969 (Chromosome numbers, 1969); Крогулевич, Ростовцева, 1984 (Krogulevich, Rostovtseva, 1984); Агапова и др., 1990, 1993 (Agapova et al., 1990, 1993); Пробатова, 2014 (Probatova, 2014); Чепинога, 2014 (Cherpinoga, 2014); Roalson, 2008; Prancel et al., 2014 и др.] и международные базы данных “Index to plant chromosome numbers” [Goldblatt, Jonson, 1979] and “The Chromosome Counts Database” [Rice et al., 2015]. В спорных случаях мы, как правило, обращались к первоисточнику, но большая часть ссылок сделана на обзорные работы.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Флористическое разнообразие. На СВА, в азиатской части Берингии, насчитывается 137 таксонов водных и прибрежно-водных сосудистых растений (123 вида и 16 гибридов), относящихся к 59 родам и 34 семействам (табл. 1). В состав водной флоры включены гигрофиты и гигромезофиты, закономерно встречаются в водной среде, например, растущие вдоль берегов *Comarum palustre*, *Stellaria crassifolia*, на обсыхающих участках озер *Epilobium palustre*, *Ranunculus reptans*, а также *Agrostis scabra*, *Galium trifidum*, *Tephrosieris palustris* и другие виды, в высоких широтах часто произрастающие вдоль уреза воды и на редко обсыхающих мелководьях.

На СВА преобладают голарктические (55 видов, 45%) и плюрирегиональные виды (27 видов, 22%), например, *Callitriche palustris*, *Hippuris vulgaris*, *Potamogeton gramineus*, *Sparganium angustifolium* и др. Участие амфи-пацифических (*Eleocharis kamtschatica*, *Myriophyllum ussuriense*, *Ruppia occidentalis*, *Scirpus microcarpus*), амфиберингийских (*Isoetes maritima*, *Ranunculus codyanus*) и берингийских (произрастающих в одном из секторов Берингии) (*Callitriche subanceps*, *Hippuris montana*, *Zannichellia komarovii*) видов низкое (9 видов, 7% флоры). Преимущественно американское распространение с небольшим фрагментом ареала в СВА характерно для *Elatine americana*, *Schoenoplectus acutus*, обратная картина наблюдается у *Agrostis clavata* и *Ranunculus mongolicus*. Состав водной флоры в азиатском и американском секторах Берингии довольно близок, он характеризуется преобладанием широко распространенных видов, а также существованием 11 пар близких аллопатрических видов.

Два вида водных злаков являются заносными на СВА, собиравшимися в единственных местонахождениях: *Glyceria notata* (Камчатка) и *Alopecurus geniculatus* (Чукотка). Несколько видов, аборигенных для флор Камчатки и Якутии, в северных районах СВА являются заносными, например, *Lemna minor* и *Typha latifolia* в Магаданской области.

Три вида приводятся нами для СВА по указаниям, подтвердить которые до сих пор не удалось:

- *Isoetes echinospora* – циркумбореальный вид, похожий по вегетативным признакам на азиатский *I. asiatica*, но отличающийся от него как по размерам и строению макроспор, так и генетически. Сборы из Якутии, из Нерюнгринского района, оз. М. и Б. Токо (SASY) были опубликованы как *I. echinospora*, но со-

стояние гербария не позволяет однозначно определить их видовую принадлежность;

- *Hippuris montana* – североамериканский вид, приводимый для Командор и Нижнего Амура на основании старых сборов, гербарные сборы не найдены. На Командорах, несмотря на наши целенаправленные поиски, не обнаружен;

- *Potamogeton richardsonii* – североамериканский вид, указанный для океанических районов российского Дальнего Востока (ДВ), таксономическая принадлежность сборов, на основании которых вид приводится, сейчас уточняется, хотя большая часть просмотренного нами гербария относится к *P. perfoliatus*.

Еще несколько таксонов флоры СВА можно отнести к недостаточно изученным в систематическом и (или) в географическом плане: *Isoetes maritima*, *Caltha palustris* s.l., *Ranunculus hyperboreus* subsp. *tricrenatus*, *R. codyanus*, *Stuckenia subretusa*, *Zannichellia komarovii*, *Eleocharis termale*, *Utricularia* x *ochroleuca*. Название *Isoetes maritima* было предложено для американских популяций полушника, и к азиатским популяциям, которые ранее назывались *I. beringensis*, оно применено не так давно. До сих пор не понятно, имеет ли таксономическое значение экологическая и географическая дифференциация *Ranunculus hyperboreus*, к примеру, самостоятельность и таксономический статус описанного из Арктики *R. hyperboreus* subsp. *tricrenatus*, произрастающего в минерализованных водоемах на приморских маршах. Полиморфный вид *Caltha palustris* s.l., включает в себя несколько разноранговых таксонов и полиплоидных рас (*C. caespitosa*, *C. sibirica*, *C. renifolia*, *C. violacea* и др.), признаки большинства из них перекрываются и статус неясен. Не хватает данных, чтобы определить, самостоятелен ли эндемик Камчатки *Zannichellia komarovii* и каковы его взаимоотношения с американским *Z. intermedia*. Нуждаются в уточнении взаимоотношения двух близких гибридов *Utricularia ochroleuca* и *U. stygia*. *Stuckenia subretusa*, встречающийся только в низовьях и устьевых областях крупных рек Евразии, рядом авторов включается в *S. vaginata*, однако по нашим данным эти виды отличаются как экологически, так и морфологически и генетически [Бобров, Мочалова, 2017 (Bobrov, Mochalova, 2017)].

Хромосомные числа водных растений СВА и их изученность. ХЧ сосудистых растений на СВА активно изучались в 1970–80-е гг., но водные растения в этих исследованиях

охвачены слабо. На настоящий момент для 51 из 123 видов водных растений известны определения ХЧ, сделанные на СВА, в основном на Чукотке и в Магаданской области, из них 3 вида изучались только здесь (*Ranunculus codyanus*, *R. nipponicus* и *Callitriche subanceps*). Большинство не изученных и слабоизученных видов либо имеют мелкие, трудно различимые хромосомы (виды семейств Elatinaceae, Lentibulariaceae, Potamogetonaceae, Sparganiaceae), либо редки на рассматриваемой территории (*Persicaria amphibia*, *Nuphar pumila*, *Nymphaea tetragona*, *Ceratophyllum demersum*, *Tillaea aquatica*, *Nymphoides peltata*, *Limosella aquatica*, *Acorus calamus*, *Calla*

palustris, виды родов *Isoetes*, *Zannichellia* и др.). Для 116 видов известны определения ХЧ за пределами СВА. Отсутствует информация по ХЧ 4 видов: эндемикам Камчатки *Zannichellia komarovii* и *Eleocharis termale*, и арктическим видам *Stuckenia subretusa* и *Potamogeton sibiricus*.

Среди водных сосудистых растений на СВА наибольшее число видов приходится на 4 семейства: Potamogetonaceae (2 рода/19 видов), Ranunculaceae (4/15), Роасеae (11/14) и Сурегасеae (4/11). ХЧ большинства видов этих семейств достаточно подробно изучены в разных частях ареала, но на СВА изучались в основном виды Ranunculaceae и Роасеae (табл. 1).

Таблица 1. Видовой состав, хромосомные числа и ареалы водных и прибрежно-водных сосудистых растений Северо-Востока Азии

Table 1. Check list, chromosome numbers and geographical ranges of aquatic and semiaquatic vascular plants of North East Asia

Семейство / Вид Family / Species	Полиплоидия Polyploidy	Разные уровни плоидности Different ploidy levels	ХЧ, определенные на СВА (2n) Chromosome numbers identified in the North East Asia (2n)	ХЧ, определенные в остальной части ареала (2n) Chromosome numbers identified in another part of ranges (2n)	Ареал, долготная группа Longitudinal group of ranges	Ареал, широтная группа Latitudinal group of ranges
Isoetaceae	2	1				
<i>Isoetes asiatica</i> (Makino) Makino	–	–	n.d.	22	EAs	AB
<i>I. echinospora</i> Durieu (incl. <i>I. muricata</i> Durieu)	+	+	n.d.	22, 33	Holar	AB
<i>I. maritima</i> Underw. (incl. <i>I. beringensis</i> Kom.)	+	–	n.d.	44	Ber	H
Equisetaceae	0	0				
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	–	–	n.d.	216	Holar	Pz
<i>E. palustre</i> L.	–	–	n.d.	216	Holar	Pz
Polygonaceae	2	2				
<i>Rumex aquaticus</i> L.	+	+	n.d.	100, 140, 200	EA	AB
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray	+	+	n.d.	66, 88, 96*	Holar	B
Portulacaceae	1	0				
<i>Montia fontana</i> L.	+	–	18, 20	18, 20	Holar	AB
Caryophyllaceae	0	0				
<i>Stellaria crassifolia</i> Ehrh.	–	–	26	26	Holar	AB
Nymphaeaceae	1	1				
<i>Nuphar pumila</i> (Timm) DC.	–	–	n.d.	34	EA	AB
<i>Nymphaea tetragona</i> Georgi	+	+	n.d.	28, ca. 52, 66, 84, 112, 120	Holar	AB
Ceratophyllaceae	1	1				
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	+	+	n.d.	24, 28, 38	Holar	Pz
Ranunculaceae	13	7				
<i>Caltha arctica</i> R. Br. (<i>C. palustris</i> L. s.l., incl. <i>C. caespitosa</i> Schipcz.)	+	+	32 , 52, 56, 60, 72	32, 56, 60 , ca. 80	Holar	H

Семейство / Вид Family / Species	Полиплоидия Polyploidy	Разные уровни плоидности Different ploidy levels	ХЧ, определенные на СВА (2n) Chromosome numbers identified in the North East Asia (2n)	ХЧ, определенные в остальной части ареала(2n) Chromosome numbers identified in another part of ranges (2n)	Ареал, долготная группа Longitudinal group of ranges	Ареал, широтная группа Latitudinal group of ranges
<i>C. palustris</i> L. (incl. <i>C. sibirica</i> (Regel) Tolm., <i>C. violacea</i> Khokhr., <i>C. palustris</i> subsp. <i>renifolia</i> (Tolm.) Luferov)	+	+	<u>32</u> , 34, <u>48</u> , 52, 56, 58, 60, <u>64</u> , 72	32 , 48, 52, 56, 60, 64, 70	Holar	AB
<i>Halerpestes sarmentosa</i> (Adams) Kom.	+	+	16	16 , 32, 46*, 48	As	Pz
<i>Ranunculus (Batrachium) ashibetsuensis</i> Wiegleb (<i>R. kauffmannii</i> auct.)	+	+	18*, 24*, 36*, >40, 48	16, 32	EAs	B
<i>R. codyanus</i> B. Boivin	+	?	<u>48</u> , > <u>36</u>	n.d.	Ber	A
<i>R. mongolicus</i> (Kryl.) Serg. (<i>R. setosissimus</i> auct. p. p.)	+	-	n.d.	32	As-NA	AB
<i>R. nipponicus</i> (Makino) Nakai (<i>R. setosissimus</i> auct. p. p.)	+	-	<u>32</u> , >40*	n.d.	EAs	B
<i>R. trichophyllus</i> Chaix (<i>R. eradicatus</i> auct.)	+	+	16 , >20*, 24, <u>32</u> , 36*, 48**	16 , <u>32</u> , 48*	Pr	Pz
<i>R. subrigidus</i> W. B. Drew (<i>R. circinatus</i> auct.)	-	-	16	16	As-NA	AB
<i>R. (Ranunculus) gmelinii</i> DC. (incl. <i>R. purshii</i> Richard)	+	+	<u>16</u> , <u>24</u> , <u>32</u>	16 , 24, 32	Holar	AB
<i>R. hyperboreus</i> Rottb. (incl. <i>R. hyperboreus</i> subsp. <i>tricrenatus</i> (Rupr.) A. Löve et D. Löve)	+	-	32	32	Holar	AB
<i>R. reptans</i> L.	+	-	32	32	Holar	AB
<i>R. (Coptidium) lapponicus</i> L.	-	-	<u>16</u>	16	Holar	AB
<i>R. pallasii</i> Schlecht.	+	-	<u>32</u>	32	Holar	H
<i>Thacla natans</i> (Pall. ex Georgi) Deyl et Sojak	+	+	<u>16</u> , <u>32</u>	16 , 32	As-NA	AB
Brassicaceae	3	3				
<i>Rorippa barbareaifolia</i> (DC.) Kitag. (<i>R. hispida</i> (Desv.) Britt)	+	+	16	16 , 32*	Holar	B
<i>R. palustris</i> (L.) Bess.	+	+	32	16*, 32	Pr	Pz
<i>Subularia aquatica</i> L.	+	+	n.d.	28 , c.36	Holar	H
Crassulaceae	1	0				
<i>Tillaea aquatica</i> L.	+	-	n.d.	42	Holar	B
Rosaceae	1	1				
<i>Comarum palustre</i> L.	+	+	36*, 42	28 , 36*, 42	Holar	AB
Callitrichaceae	3	1				
<i>Callitriche hermaphroditica</i> L.	+	+	<u>6</u>	6 , 12*	Holar	Pz
<i>C. palustris</i> L.	+	-	<u>20</u>	20	Pr	Pz
<i>C. subanceps</i> Petrov (<i>C. anceps</i> Fernald auct.??)	+	-	20	n.d.	WestBer	H
Elatinaceae	2	0				
<i>Elatine americana</i> (Pursh) Arn. (<i>E. triandra</i> auct.?)	+	?	n.d.	70–72	Ber-NA	Pz
<i>E. orthosperma</i> Düben (<i>E. spathulata</i> auct.)	+	?	n.d.	36	EA	B
Onagraceae	1	0				
<i>Epilobium palustre</i> L.	+	-	36	36	Holar	AB
Haloragaceae	3	2				
<i>Myriophyllum sibiricum</i> Kom.	+	-	n.d.	28	Holar	Pz
<i>M. ussuriense</i> (Regel) Maxim.	+	+	<u>14</u>	14 , 21	Пас	B

Семейство / Вид Family / Species	Полиплоидия Polyploidy	Разные уровни плоидности Different ploidy levels	ХЧ, определенные на СВА (2n) Chromosome numbers identified in the North East Asia (2n)	ХЧ, определенные в остальной час- ти ареала(2n) Chromosome numbers identified in another part of ranges (2n)	Ареал, долготная группа Longitudinal group of ranges	Ареал, широтная группа Latitudinal group of ranges
<i>M. verticillatum</i> L.	+	+	28	14*, 28 , 42*	Pr	Pz
Hippuridaceae	2	1				
<i>Hippuris montana</i> Ledeb.	-	-		16	EastBer	B
<i>H. tetraphylla</i> L. f.	+	-	32	32	Holar	H
<i>H. vulgaris</i> L.	+	+	32 , 48	32	Pr	Pz
Apiaceae	2	2				
<i>Cicuta virosa</i> L. (incl. <i>C. mackenzieana</i> Raup.)	+	+	22	22 , 44	Holar	Pz
<i>Sium suave</i> Walt.	+	+	n.d.	12 , 18*, 20*, 22*	As-NA	B
Primulaceae	1	1				
<i>Naumburgia thyrsoflora</i> (L.) Reichenb.	+	+	n.d.	20*, 36-38*, 40 , 42	Holar	B
Menyanthaceae	2	1				
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	+	+	54	54 , 108	Pr	Pz
<i>Nymphoides peltata</i> (S. G. Gmel.) O. Kuntze	+	-	n.d.	54	Holar	B
Scrophulariaceae	1	0				
<i>Limosella aquatica</i> L.	+	-	n.d.	36*, 40	Pr	Pz
Lentibulariaceae	3	2				
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne	+	+	n.d.	22, 44	Holar	AB
<i>U. macrorhiza</i> Leconte	+	?	n.d.	40	As-NA	AB
<i>U. minor</i> L.	+	+	n.d.	34- 40 , 44	Holar	AB
Rubiaceae	1	0				
<i>Galium trifidum</i> L. (incl. <i>G. brandegei</i> A. Gray)	+	-	24	24	Holar	AB
Asteraceae	1	0				
<i>Tephrosieris palustris</i> (L.) Reichenb. (<i>Se- necio congestus</i> (R. Br.) DC.)	+	-	48	48	Holar	H
Typhaceae	0	0				
<i>Sparganium angustifolium</i> Michx.	-	-	n.d.	30	Holar	AB
<i>S. emersum</i> Rehm.	-	-	30	30	Holar	Pz
<i>S. glomeratum</i> (Laest.) L. Neum.	-	-	n.d.	30	EA-Pac	B
<i>S. gramineum</i> Georgi	-	-	n.d.	30	EA	AB
<i>S. hyperboreum</i> Laest.	-	-	30	30	Holar	AB
<i>S. natans</i> L.	-	-	30	30	Holar	B
<i>Typha latifolia</i> L.	-	-	n.d.	30	Pr	Pz
Zosteraceae	0	0				
<i>Zostera angustifolia</i> (Hornem.) Reichenb. (incl. <i>Z. stenophylla</i> Rafin.?)	-	-	n.d.	12	Holar	AB
<i>Z. japonica</i> Asch. et Graebn.	-	-	n.d.	12	As	B
<i>Z. marina</i> L.	-	-	n.d.	12	Holar	Pz
Potamogetonaceae	13	7				
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb. (incl. <i>P. tenuifolius</i> Rafin.)	+	+	26 *	52	Holar	AB
<i>P. berchtoldii</i> Fieb.	-	-	n.d.	26	Holar	Pz
<i>P. compressus</i> L.	+	+	n.d.	26*, 28 , 42	EA	Pz
<i>P. distinctus</i> A. Benn.	+	-	n.d.	52	As	B
<i>P. friesii</i> Rupr.	-	-	26	26	Holar	Pz
<i>P. fryeri</i> A. Benn.	+	-	n.d.	42*, 48*, 52	As	B
<i>P. gramineus</i> L.	+	-	n.d.	52	Holar	Pz

Семейство / Вид Family / Species	Полиплоидия Polyploidy	Разные уровни плоидности Different ploidy levels	ХЧ, определенные на СВА (2n) Chromosome numbers identified in the North East Asia (2n)	ХЧ, определенные в остальной час- ти ареала(2n) Chromosome numbers identified in another part of ranges (2n)	Ареал, долготная группа Longitudinal group of ranges	Ареал, широтная группа Latitudinal group of ranges
<i>P. maackianus</i> A. Benn.	+	+ -	n.d.	26*, 52 , 56*	As	B
<i>P. natans</i> L.	+	+ -	n.d.	26*, с. 42*, 52	Pr	Pz
<i>P. obtusifolius</i> Mert. et W. D. J. Koch	-	-	n.d.	26	Holar	AB
<i>P. perfoliatus</i> L.	+	+ -	52	26*, с.40*, с.48*, 52 , 78*	Pr	Pz
<i>P. praelongus</i> Wulf.	+	-	n.d.	52	Holar	Pz
<i>P. pusillus</i> L.	+	+	n.d.	26 , 39	Pr	Pz
<i>P. richardsonii</i> (A. Benn.) Rydb.	+	+ -	n.d.	26*, 52	Pac-NA	B
<i>P. rutilus</i> Wolfg.	-	-	n.d.	26	EA	AB
<i>P. sibiricus</i> A. Benn.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	Holar	A
<i>Stuckenia filiformis</i> (Pers.) Börner	+	-	86**	78 , 66*	Pr	Pz
<i>S. pectinata</i> (L.) Börner	+	-	86**	78 , 66*, 84*	Pr	Pz
<i>S. subretusa</i> (Hagstr.) Holub (<i>S. vaginata</i> (Turcz.) Holub s.l.)	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	Holar	A
Ruppiales	2	1				
<i>Ruppia maritima</i> L.	+	+	40	10, 16, 20, 24, 40	Pr	Pz
<i>R. occidentalis</i> S. Wats. (<i>R. spiralis</i> L. s.l.)	+	-	40	40	Pac	Pz
Zannicelliales	2	1				
<i>Zannichellia komarovii</i> Tzvel. (<i>Z. palu- stris</i> L. s.l. ?)	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	WestBer	B
<i>Z. pedunculata</i> Reichenb.	+	+	n.d.	24, 36	EA	Pz
<i>Z. repens</i> Boenn. (<i>Z. palustris</i> L. s.l.)	+	-	n.d.	24	Holar	Pz
Alismataceae	1	1				
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	+	+	14	14 , 16*, 28	Pr	Pz
<i>Sagittaria natans</i> Pall.	-	-	22	22	EA	AB
Poaceae	13	8				
<i>Agrostis scabra</i> Willd.	+	-	42	42	Holar	Pz
<i>A. stolonifera</i> L. s.l. (incl. <i>A. jacutica</i> Schischkin)	+	+	n.d.	28 , 29–35, 42, 44, 46	Pr	Pz
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol. (adv) <i>A. geniculatus</i> L.	+	+	14	14 , 28	Holar	AB
	+	-	n.d.	28	Pr	B
<i>Arctophila fulva</i> (Trin.) Anders.	+	+	42	42 , 63	Holar	H
<i>Beckmannia syzigachne</i> (Steud.) Fern.	+	+	14 , 28	14	Pr	H
<i>Deschampsia borealis</i> (Trautv.) Roshev.	+	+	26 , 52	28	As	H
<i>Dupontia fisheri</i> R. Br. s.l. (<i>D. aggr. fi- sheri</i>) (adv) <i>Glyceria notata</i> Chevall.	+	+	42, 84, 88	44 , 80–85, 88, с.105, с.126	Holar	A
	+	-	n.d.	40	Pr	B
<i>G. triflora</i> (Korsh.) Kom.	+	-	20	20	EA	B
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud. s.l.	+	+	n.d.	48 , 50, 52, 56, 72, 96, 120	Pr	Pz
<i>Pleuropogon sabinei</i> R. Br.	+	+	40, 42	40, 42	Holar	A
<i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link	+	-	28	28	Holar	B
<i>Torreyochloa natans</i> (Kom.) Church	-	-	14	14	As	B
Cyperaceae	9	8				
<i>Bolboschoenus planiculmis</i> (Fr. Schmidt) Egor. (<i>B. maritimus</i> (L.) Palla s.l.)	+	+	n.d.	50, 52, 56	EA-Pac	B
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult.	+	+	n.d.	18, 20 , 36–38, 50–58	Pr	Pz

Семейство / Вид Family / Species	Полиплоидия Polyploidy	Разные уровни плоидности Different ploidy levels	ХЧ, определенные на СВА (2n) Chromosome numbers identified in the North East Asia (2n)	ХЧ, определенные в остальной части ареала (2n) Chromosome numbers identified in another part of ranges (2n)	Ареал, долготная группа Longitudinal group of ranges	Ареал, широтная группа Latitudinal group of ranges
<i>E. kamtschatica</i> (C. A. Mey.) Kom.	+	+	n.d.	12, 16, 38–40, 41, 42 –47, 56	Pac	AB
<i>E. mamillata</i> H. Lindb.	–	+	n.d.	14, 15, 16	EA	B
<i>E. palustris</i> (L.) Roem. et Schult. s.l.	+	+	n.d.	5, 7, 8, 10, 16 , 14–20, 33–42, 46–51	Holar	Pz
<i>E. quinqueflora</i> (Hartm.) O. Schwarz	+	+	n.d.	50, 56, 80, 100, 136	Holar	Pz
<i>Eleocharis termale</i> (Hult.) Egor.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	EAs	B
<i>E. uniglumis</i> (Link) Schult. s. l.	+	+	n.d.	40, 46 , 49–51, 54, 56, 60–88, 92	Pr	Pz
<i>Schoenoplectus acutus</i> (Muhl. ex J. M. Bigelow) A. et D. Löve	+	+	n.d.	36, 38, 42, 84	Pac-NA	B
<i>S. tabernaemontani</i> (C. C. Gmel.) Palla	+	–	n.d.	42	Pr	Pz
<i>Scirpus microcarpus</i> J. Presl et C. Presl	+	–	n.d.	62, 66	Pac	B
Acoraceae	1	1				
<i>Acorus calamus</i> L.	+	+	n.d.	24 , 33– 36 , 44–46, 48	Holar	B
Araceae	1	1				
<i>Calla palustris</i> L.	+	+	n.d.	36 , 60, 63, 69, 72	Holar	B
Lemnaceae	5	5				
<i>Lemna japonica</i> Landolt	+	+	n.d.	40, 50	As	B
<i>L. minor</i> L.	+	+	n.d.	20, 30, 40 , 42, 50, 66, 80	Pr	Pz
<i>L. trisulca</i> L.	+	+	n.d.	20, 40, 60 , 80	Pr	Pz
<i>L. turionifera</i> Landolt	+	+	n.d.	40 , 42, 44, 50, 80	Pr	Pz
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleid.	+	+	n.d.	40 , 42, 50, 80	Pr	Pz
Всего – 123 вида	94	59	51	116		

Примечания. (adv) – заносные виды; n.d. – нет информации; жирным шрифтом обозначены наиболее часто встречающиеся ХЧ; звездочкой* – ХЧ, нуждающиеся в подтверждении; двумя звездочками ** – ХЧ, гербарные образцы которых были проверены и переопределены как другие таксоны (подробности в обсуждении); подчеркиванием – определения ХЧ, сделанные авторами, ? – невозможно определить, есть ли изменчивость уровней плоидности, так как известно всего одно определение ХЧ.

Ареалы: долготные группы: As – азиатский, As-NA – азиатско-североамериканский, Ber – амфиберингийский, Ber-NA – берингийско-североамериканский, EA – евразийский, EAs – восточноазиатский, EA-Pac – евразийско-пацифический, EastBer – восточноберингийский, Holar – голарктический (евразийско-североамериканский), Pac – амфипацифический, Pac-NA – пацифическо-североамериканский, Pr – плюрирегиональный, WestBer – западноберингийский; широтные группы: A – арктический, H – гипоарктический; AB – арктобореальный; B – бореальный; Pz – плюризональный.

Note. (adv) – adventive species, n.d. – no data, the most common chromosome numbers are in bold, an asterisk * marks the chromosome numbers that need confirmation; underlining – definitions of chromosome numbers made by the authors, ? – it is impossible to determine whether there is variability in ploidy levels, since only one definition of chromosome numbers is known.

Geographical ranges: longitudinal groups: As – Asian, As-NA – Asian-North American, Ber – Amphi-Beringian, Ber-NA – Beringian-North American, EA – Eurasian, EAs – East Asian; EA-Pac – Eurasian-Pacific, EastBer – East Beringian, Holar – Holarctic, Pac – Amphi-Pacific, Pac-NA – Pacific-North American, Pr – Pluriregional, WestBer – West Beringian; latitudinal groups: A – Arctic, H – Hypoarctic, AB – Arctic boreal, B – Boreal, Pz – Plurizonal.

Всего сейчас известны ХЧ для 119 видов водных сосудистых растений СВА. Полиплоидия отмечена у 94 видов (79% изученных).

Здесь к полиплоидным мы отнесли виды, у которых хотя бы один раз был отмечен уровень плоидности выше диплоидного.

Постоянные УП характерны для 52 видов (42%), разные УП, по имеющимся данным, наблюдаются у 61 вида (50%). У нескольких видов наличие различных УП вызывает сомнения (см. ниже). Для 6 видов (*Ranunculus codyanus*, *Elatine americana*, *E. orthosperma*, *Utricularia macrorhiza*, *Sparganium gramineum*, *Zostera japonica*) известно только одно определение ХЧ, поэтому невозможно определить, существуют ли различные УП у этих видов. ХЧ гибридов нами не рассматривались в связи с малым количеством данных.

Изменчивость УП в пределах отдельных семейств. В семействе *Potamogetonaceae* обзор ХЧ и изменчивости УП проведен Z. Kaplan с соавторами [Kaplan et al., 2013], которые показали, что основное ХЧ для большинства видов этого семейства составляет $x=13$, а для нескольких видов – $x=14$. Разные УП, по мнению авторов, – крайне редкое явление в этом семействе. Приводятся лишь единичные случаи автотриплоидии в европейских популяциях 2 видов рдестов из 42 обсуждаемых – *Potamogeton compressus* ($2n=42$) и *P. pusillus* ($2n=39$). Для 4 видов *Potamogeton* приводятся только диплоидные ХЧ $2n=26$ или $2n=28$, для 8 – только тетраплоидные $2n=52$, а для 2 видов *Stuckenia* – только гексаплоидные $2n=78$. Лишь для одного вида, *P. perfoliatus*, гексаплоидное ХЧ $2n=78$, приведенное по литературным данным, признано нуждающимся в проверке.

С российского ДВ известны определения ХЧ, которые авторы данной публикации [Kaplan et al., 2013] считают ошибочными. Так, диплоидный набор хромосом $2n=26$ приводится Н.С. Пробатовой [Пробатова, 2014 (Probatova, 2014)] из Приморья для 4 видов рдестов: *P. maackianus*, *P. natans*, *P. perfoliatus*, *P. richardsonii*. Нами опубликовано $2n=26$ для *P. alpinus* с Охотско-Колымского водораздела [Andriyanova, Mochalova, 2020]. По мнению Z. Kaplan [Kaplan et al., 2013], все эти виды могут быть только тетраплоидами ($2n=52$), а определения $2n=26$ ошибочны. Отметим, что определение $2n=26$ для *P. richardsonii* из Приморья (пос. Рудная Пристань) на наш взгляд наиболее вероятно относится к *P. perfoliatus*, т.к. произрастание североамериканского вида *P. richardsonii* на территории России вызывает сомнения.

Редкое для рода определение $2n=28$ приводится для *P. compressus* [Kaplan et al., 2013]. Для этого вида основное ХЧ – $x=14$, а определения $2n=26$ для *P. compressus* [Хромосомные числа, 1969 (Chromosome numbers, 1969); Чепинога, 2014 (Cherpinoga, 2014); Rice et al., 2015] являются, по мнению Z. Kaplan с соавто-

рами, ошибочными. Ошибка в подсчете ХЧ в данном случае вполне вероятна, так как хромосомы рдестов плохо различимы из-за небольших размеров. Определение $2n=28$ известно также из Японии для *P. pusillus* [Nishikawa, 2008], это может быть связано с наличием сателлитов у 2 хромосом этого вида [Kaplan et al., 2013].

Для *P. sibiricus* из Японии приводится ХЧ $2n=28$, но, по более поздним данным, это определение относится к *P. compressus* [Nishikawa, 2008]. По мнению Z. Kaplan [Kaplan et al., 2013], ожидаемое ХЧ для *P. sibiricus* – $2n=26$, так как он гибридизирует с *P. berchtoldii*, для которого доказано постоянное ХЧ $2n=26$ в разных точках ареала. Только из Японии известны три определения ХЧ для *P. fryeri* [Nishikawa, 2008] – $2n=52$, $2n=42$ и $2n=48$. По мнению Z. Kaplan с соавторами, все эти определения относятся к тетраплоидной хромосомной расе $2n=52$.

Наибольшие сомнения у видов рода *Potamogeton* вызывают ХЧ $2n=40$, 48 , 56 , так как они не кратны основным $x=13$ и $x=14$. В связи с неопределенностью вопроса о наличии разных УП в роде *Potamogeton* нуждаются в подтверждении в первую очередь определения $2n=40$, 48 , 56 , 78 , а также $2n=26$ для *P. alpinus*, *P. maackianus*, *P. natans*, *P. perfoliatus* и *P. richardsonii*.

Для рода *Stuckenia* характерен гексаплоидный набор хромосом ($2n=78$), основное ХЧ $x=13$, изменчивость УП, по мнению Z. Kaplan с соавторами [Kaplan et al., 2013], отсутствует. Определения $2n=66$ сомнительны, так как не кратны основному ХЧ. С Гильмимлинейских термальных источников на восточной Чукотке опубликованы ХЧ $2n=86$ для *Stuckenia filiformis* и *S. pectinata* [Жукова и др., 2009 (Zhukova et al., 2009)]. Без сомнения, оба этих определения относятся к произрастающей там *S. ×suecica* (*S. filiformis* × *S. pectinata*), которая ранее приводилась из этой точки и как *S. pectinata*, и как *S. filiformis* [Бобров и др., 2021 (Bobrov et al., 2021)]. Для этого гибрида термоминеральные источники – единственное местонахождение на Чукотке, других видов *Stuckenia* на Гильмимлинейских источниках нет. ХЧ $2n=86$ [Жукова и др., 2009 (Zhukova et al., 2009)], возможно, является ошибочным, так как оно не кратное основному ХЧ рода *Stuckenia*. Однако нельзя полностью исключить возможность нетипичного для рода ХЧ у вегетативно размножающегося гибрида. Поэтому желательно повторное определение ХЧ *S. ×suecica* с Гильмимлинейских источников. Возможно, определение $2n=84$ для *S. pectinata*

из Японии [Uchiyama, 1989] также относится к какому-то гибриду *Stuckenia*.

ХЧ *S. subretusa* неизвестно, наиболее вероятное – $2n=78$, как у *S. vaginata*.

Таким образом, есть данные о нетипичных ХЧ 5 видов *Potamogeton* и одного гибрида *Stuckenia* на российском Дальнем Востоке. Эти данные нуждаются в тщательной проверке. Наиболее часто используемый метод окраски хромосом гематоксилином имеет недостаток – плохое окрашивание мелких хромосом, характерных для рдестов, из-за чего возможны ошибки при подсчете в сторону уменьшения. Поэтому при изучении хромосом рдестов желательнее использовать другие методы.

Для семейства *Ranunculaceae* характерны полиплоидия и высокий уровень изменчивости УП [Гриф, 2007 (Grif, 2007)]. В нашем случае полиплоидия встречается у 13 видов из 15. У 7 видов (*Caltha arctica*, *C. palustris*, *Ranunculus gmelinii*, *R. ashibetsuensis*, *R. trichophyllus*, *Halerpestes sarmentosus* и *Thacla natans*) отмечена внутривидовая изменчивость УП. У 2 видов, *Ranunculus subrigidus* и *R. lapponicus* отмечены только диплоиды ($2n=16$), у 5 видов (*R. mongolicus*, *R. nipponicus*, *R. hyperboreus*, *R. pallasii*, *R. reptans*) только тетраплоиды ($2n=32$).

Виды *Ranunculus* подрода *Batrachium* характеризуются значительной морфологической изменчивостью и частой внутривидовой гибридизацией. Для многих видов подрода *Batrachium*, изученных достаточно подробно, отмечено две или более хромосомных расы [Wiegleb et al, 2017]. Наибольшее количество разных хромосомных рас обнаружено у 2 видов подрода *Batrachium* – *R. ashibetsuensis* и *R. trichophyllus*. *R. trichophyllus* – широко распространенный, приводимый в большинстве “Флор” вид, к которому нередко относят все “непонятные сборы”. *R. ashibetsuensis* – камчатско-японский речной вид, произрастающий на Камчатке, Сахалине и в Японии [Бобров и др., 2014 (Bobrov et al., 2014)], ранее определявшийся как *R. trichophyllus* или как *R. kauffmannii*. Для обоих видов неоднократно приводятся ди-, тетра- и гексаплоиды, реже триплоиды [Бобров и др., 2015 (Bobrov et al., 2015), Wiegleb et al, 2017]. Очевидно, что определения $2n=48$ для *R. trichophyllus* с восточной Чукотки (п. Янракинот) относятся к другому виду – *R. codyanus* [Бобров и др., 2021 (Bobrov et al., 2021)], а с Камчатки – к *R. ashibetsuensis* [Бобров и др., 2014 (Bobrov et al., 2014)]. Все 8 определений, сделанных авторами для *R. trichophyllus* из Якутии, Магаданской области и Чукотского АО, показали $2n=32$

[Andriyanova et al., 2018, Andriyanova, Mochalova, 2020]. Некоторые определения ($2n=18, 20, 36$), не кратные основному числу хромосом $x=8$, нуждаются в проверке. Вероятно, это единичные случаи анеуплоидии, либо ХЧ определены неверно.

Для 2 видов из подрода *Batrachium* характерны постоянные УП: у *R. subrigidus* – диплоидный ($2n=16$) и у *R. mongolicus* – тетраплоидный ($2n=32$). По нашему мнению, постоянный УП имеет и *R. nipponicus* ($2n=32$). Для *R. nipponicus* опубликованных определений ХЧ четыре, все они сделаны в Магаданской области, одно – в бассейне р. Яма, остальные – в бассейне р. Ола. Из них 3 (из бассейнов рек Ола и Яма) показали $2n=32$ [Бобров и др., 2015 (Bobrov et al., 2015); Andriyanova, Mochalova, 2016, 2020], и одно (из бассейна р. Ола) $2n>40$ [Бобров и др., 2015 (Bobrov et al., 2015)]. Мы сомневаемся в правильности определения $2n>40$, так как все просмотренные нами 14 образцов этого вида из бассейна р. Ола, включая 12 неопубликованных, показали $2n=32$.

R. codyanus – амфиберингийский вид, распространенный на восточной Чукотке, Северо-Западе Канады и на Аляске. По нашим данным из окрестностей г. Анадырь, этот вид – гексаплоид ($2n=48$) [Andriyanova et al., 2018]. Для второго образца этого вида, собранного в том же полевом сезоне в 300 м от первого, точное ХЧ определить не удалось, но оно было больше 36. Эти данные подтверждают высокий УП у *R. codyanus*, хотя делать выводы о постоянстве ХЧ у этого вида еще рано.

У *Ranunculus gmelinii* известно >60 определений ХЧ, диплоидные ($2n=16$) и тетраплоидные ($2n=32$) расы перекрываются на протяжении всего ареала. Диплоиды преобладают в южной части ареала, а тетраплоиды – на севере, большая часть тетраплоидных определений сделана на Чукотке. Октаплоидные растения ($2n=64$), иногда выделяемые в отдельный вид *R. purshii*, встречаются только в Северной Америке.

В последние годы на СВА нами подробно изучаются ХЧ двух видов семейства *Ranunculaceae* с различными УП – *Caltha palustris* (9 определений ХЧ) и *Ranunculus gmelinii* (34 определения) [Andriyanova, Mochalova, 2016; 2017; 2020; Andriyanova et al., 2018]. У этих обычных на СВА видов было выявлено биотопическое разделение различных хромосомных рас. В зависимости от условий обитания *Ranunculus gmelinii* образует наземную, мелководную (на глубине <20 см) и глубоководную формы [Барыкина, Байкова, 1991 (Barykina, Baykova, 1991)]. По нашим наблюдени-

ям, наземная и водная формы существуют и у калужницы. Все наземные растения, обитающие по берегам стоячих водоемов и медленно текущих водотоков в Магаданской области, имели постоянное ХЧ: $2n=16$ для *Ranunculus gmelinii* (19 определений) и $2n=32$ для *Caltha palustris* (7 определений). На Чукотке, в верховьях р. Каральвеем, в небольшом водоеме антропогенного происхождения была собрана наземная форма *R. gmelinii* с $2n=32$ [Andriyanova, Mochalova, 2016]. В Магаданской области ХЧ $2n=32$ всего дважды отмечалось у водной формы *R. gmelinii* из крупных рек Ола и Кава [Andriyanova, Mochalova, 2016, 2020].

Все растения с редкими кариотипами ($2n=24$ для *Ranunculus gmelinii*, и $2n=48$, 64 для *Caltha palustris*) были представлены водной формой и произрастали в одном типе местообитаний – в незамерзающих круглый год водотоках, связанных на СВА с существованием подрусловых таликов [Михайлов, 2009 (Mikhailov, 2009)]. Все эти растения были полностью погружены в воду, росли на глубине 20–80 см на небольшом течении. По нашим наблюдениям, у водных форм *Caltha palustris* и *Ranunculus gmelinii* преобладает вегетативное размножение. Цветение водных форм этих видов наблюдалось редко, семена отмечались только у *R. gmelinii* (с $2n=16$) при падении уровня воды в конце лета, которое случается не каждый год. Триплоидные растения *R. gmelinii* ($2n=24$) стерильны, за 4 года наблюдений завязывания полноценных плодов не наблюдалось ни разу. До наших работ триплоиды *R. gmelinii* отмечались только однажды [Крогулевич, 1986 (Krogulevich, 1986), а по нашим данным, такие растения отмечены в 6 точках в долинах трех рек бассейна Охотского моря – Ола, Яма и Ойра.

Таким образом, незамерзающие водотоки в Магаданской области являются местом концентрации растений 2 видов Ranunculaceae с редкими кариотипами. Отметим, что круглогодичная вегетация в незамерзающих водотоках – редкое явление, но, возможно, существует в незамерзающих водотоках на Камчатке и в Якутии. Расширение географии подобного исследования на соседние регионы помогло бы прояснить роль факторов среды в распространении хромосомных рас водных видов семейства Ranunculaceae.

Высокая доля полиплоидов и значительная изменчивость УП у водных видов *Ranunculus* и *Caltha* может говорить об активных эволюционных процессах. Целесообразно проведение генетических исследований для выявления возможных гибридов и определения

таксономического статуса разных хромосомных рас.

Для семейства Poaceae характерен высокий уровень полиплоидии. Известно, что доля полиплоидов у видов данного семейства возрастает при расширении ареала и при обитании в нестабильных условиях среды [Пробатова, 2007 (Probatova, 2007); Пробатова и др., 2007 (Probatova et al., 2007)]. Среди водных видов семейства Poaceae на СВА полиплоидия присутствует у 13 видов из 14, постоянное ХЧ характерно для 6 видов, а разные УП наблюдаются у 8 видов.

Диплоидный УП отмечен у 4 видов: $2n=14$ у *Alopecurus aequalis*, *Beckmannia syzigachne*, *Torreyochloa natans* и $2n=20$ у *Glyceria triflora*, у двух последних известны только диплоидные ХЧ. У *Alopecurus aequalis* и *Beckmannia syzigachne* преобладают диплоидные растения (>30 определений), отмечены по 1–2 тетраплоида. Для *B. syzigachne* известно тетраплоидное определение $2n=28$, сделанное на Чукотке, оно является единственным из 45 опубликованных для этого широко распространенного вида и для всего рода *Beckmannia* [Цвелев, Пробатова, 2019 (Tsvelev, Probatova, 2019)].

Среди остальных видов преобладают тетра- и гексаплоиды, реже наблюдаются более высокие УП. У преимущественно гексаплоидного (более 10 определений $2n=42$) *Arctophila fulva* с основным числом $x=7$, отмечен нонаплоид $2n=63$ на о. Врангеля [Цвелев, Пробатова, 2019 (Tsvelev, Probatova, 2019)]. Интересно, что у *A. fulva* и *Beckmannia syzigachne* растения с наивысшими УП отмечены вблизи северных границ их ареалов (о. Врангеля и с. Погындено в среднем течении М. Анюя, Чукотка). Наибольшее разнообразие хромосомных рас наблюдается у *Agrostis stolonifera*. Это полиморфный вид, вероятно, состоящий из нескольких внутривидовых таксонов. На территории России отмечались ХЧ от $2n=28$ до $2n=35$ [(Цвелев, Пробатова, 2019)], за пределами России приводятся $2n=42$, 44 , 46 [Хромосомные числа, 1969 (Hromosomnye chisla, 1969) и др.].

Dupontia – единственный эндемичный для Арктики род семейства Poaceae. Полиморфный комплекс *Dupontia fisheri* s. l. нередко рассматривают как 3 близкородственных вида или подвида с различными ХЧ: *D. psilosanta* Rupr. ($2n=42$), *D. pelligera* ($2n=88$), *D. fisheri* ($2n=84$) [(Цвелев, Пробатова, 2019 (Tsvelev, Probatova, 2019)].

Семейство Cyperaceae характеризуется крайне высоким уровнем изменчивости ХЧ [Гриф, 2007 (Grif, 2007); Roalson, 2008]. Для 8 из

10 изученных видов отмечено более двух хромосомных рас и характерно отсутствие четких полиплоидных рядов. Лишь для 2 видов характерны постоянные ХЧ: *Schoenoplectus tabernaemontani* ($2n=42$, $n=21$), *Scirpus microcarpus* ($2n=62$, $n=ca.33$) [Хромосомные числа, 1969 (Chromosome numbers, 1969); Roalson, 2008]. С территории СВА известно по одному определению ХЧ для *Eleocharis acicularis* и *E. uniglumis* [Крогулевич, Ростовцева, 1984 (Krogulevich, Rostovtseva, 1984)].

В семействе *Typhaceae* все 7 видов, произрастающих на СВА – диплоиды с постоянными ХЧ $2n=30$. Полиплоидия в этом семействе – редкое явление, встречается только в роде *Typha* [Хромосомные числа, 1969 (Chromosome numbers, 1969); Goldblatt & Johnson, 1979; Nishikawa, 2008; Rice et al., 2015 и др.], но у *T. latifolia*, встречающейся на СВА, не обнаружена. Изменчивость УП у видов *Sparganium* не известна [Cook & Nichols, 1986].

Для видов семейства *Lemnaceae* отмечены полиплоидные ряды с основным ХЧ $x=10$ (от 20 до 80). Определения ХЧ, не кратных 10, единичны. С СВА данных нет.

В семействе *Callitricheaceae* преобладают виды с постоянным УП. Есть мнение, что у *Callitriche* изменчивость УП отсутствует [Prancl et al., 2014]. У *C. palustris* и *C. subanceps* изменчивость УП не обнаружена ($2n=20$). Но с Сахалина приводится тетраплоид *C. hermaphroditica* ($2n=12$) [Пробатова и др., 2007 (Probatova et al., 2007)]. Это единственный случай полиплоидии, диплоидный набор хромосом ($2n=6$) отмечался для этого вида не менее 12 раз в разных частях ареала. Ошибка в подсчете ХЧ и в определении образца маловероятна, т.к. хромосомы видов *Callitriche* крупные, а *C. hermaphroditica* хорошо определяется как по вегетативным, так и по генеративным признакам.

Информации по ХЧ видов рода *Utricularia* (*Lentibulariaceae*) немного, возможно из-за трудности их подсчета. Растения этого рода не имеют корней, что усложняет работу уже на этапе сбора материала, хромосомы у пузырчаток мелкие и плохо различимые. Тем не менее, у 2 видов флоры СВА, изученных более-менее подробно (4 и более определений ХЧ на вид), известно более одной хромосомной расы. У *U. intermedia* отмечались диплоиды и тетраплоиды ($2n=22$ и $2n=44$), а у *U. minor* четких полиплоидных рядов не наблюдается [Хромосомные числа..., 1969 (Chromosome numbers, 1969); Rice et al., 2015]. Данных по ХЧ видов этого рода с территории СВА нет.

В семействе *Hippuridaceae* для *Hippuris montana* известно только диплоидное ХЧ ($2n=16$) с тихоокеанского побережья Северной Америки [Rice et al. 2015], а остальные виды *Hippuris* – в основном тетраплоиды. Внутри вида изменчивость УП наблюдается крайне редко. Известно единичное определение $2n=48$ для *H. vulgaris* из п. Апапельхино на севере Чукотки вблизи северной границы его ареала [Крогулевич, Ростовцева, 1984 (Krogulevich, Rostovtseva, 1984)], в то время как тетраплоиды ($2n=32$) отмечались более 30 раз, в том числе в 11 точках на территории СВА.

В семействе *Haloragaceae* 2 вида, *Myriophyllum sibiricum* и *M. verticillatum*, являются тетраплоидами ($2n=28$). Для *M. verticillatum* дважды отмечались диплоиды ($2n=14$) в восточной Сибири [Чепинога, 2014 (Cherpinoga, 2014)]. На СВА отмечено стандартное для этого вида ХЧ ($2n=28$) [Andriyanova, Mochalova, 2017]. Для *M. ussuriense* характерны диплоиды ($2n=14$) в том числе и с СВА [Andriyanova, Mochalova, 2020], но нередки и триплоидные растения ($2n=21$) [Ceska et al., 1986; Ueno et al., 1999].

В семействе *Isoetaceae* у видов с СВА представлены как диплоиды – *Isoetes asiatica*, *I. echinospora* с $2n=22$, так и тетраплоиды – *I. maritima* с $2n=44$. Изменчивость ХЧ (триплоид $2n=33$) отмечена только однажды у *I. echinospora* в Британии [Rumsey et al., 1993]. Можно предположить, что триплоидное растение *I. echinospora* является гибридом. По данным Britton and Brunton [1996] триплоидное ХЧ отмечено у *I. × pseudotruncata* D.M. Britton et D.F. Brunt. (*I. echinospora* subsp. *muricata* (Durieu) Á. et D. Löve × *I. maritima*). Определения ХЧ видов этого семейства с СВА отсутствуют.

Полиплоидия отмечена для 3 видов семейства *Brassicaceae*. Для *Rorippa barbareaifolia* известно не менее 10 диплоидов ($2n=16$) и всего 2 тетраплоида ($2n=32$). У *R. palustris* известны в основном тетраплоиды ($2n=32$). Таксономическая принадлежность диплоидного образца *R. palustris* ($2n=16$) из Приморского края вызывает сомнения у Н.С. Пробатовой [Пробатова, 2014 (Probatova, 2014)]. Возможно, разные уровни плоидности у видов *Rorippa* связаны с внутривидовым полиморфизмом. У *Subularia aquatica* известно 4 определения ХЧ: $2n=28$ и $2n=c.36$.

Для видов семейства *Zosteraceae* флоры СВА известны только диплоиды ($2n=12$), хотя в роде *Zostera* есть тетраплоидные виды [Хромосомные числа..., 1969 (Chromosome numbers..., 1969) и др.].

В семействе *Zannicelliaceae* у широко распространенного *Zannichellia repens*, рассматриваемого иногда как синоним *Z. palustris*, отмечались только тетраплоиды $2n=24$. У *Z. pedunculata*, включаемой некоторыми авторами в качестве подвида в полиморфный таксон *Z. palustris*, известны как тетраплоиды $2n=24$, так и гексаплоиды $2n=36$ [Пробатова, 2014 (Probatova, 2014); Чепинога, 2014 (Cheripnoga, 2014); Rice et al., 2015].

Таким образом, виды семейств *Syringaceae*, *Lemnaceae*, *Ranunculaceae* и *Roaceae* характеризуются высокой изменчивостью ХЧ. Наибольшим уровнем изменчивости характеризуются полиморфные виды *Caltha palustris*, *Agrostis stolonifera*, *Dupontia fisheri*, *Phragmites australis*, все виды рода *Eleocharis*, а также *Nymphaea tetragona*, *Acorus calamus*, *Calla palustris*. Наличие изменчивости УП в семействе *Potamogetonaceae* требует дальнейшего исследования.

В семействах *Equisetaceae*, *Typhaceae*, *Zosteraceae* флоры СВА известны только диплоиды, хотя большинство их представителей имеют широкий ареал. У 4 преимущественно диплоидных видов (*Callitriche hermaphroditica*, *Cicuta virosa*, *Alopecurus aequalis*, *Beckmannia syzigachne*) полиплоиды отмечены только однажды, у *Beckmannia syzigachne* – на северной границе ареала. Единичные нетипично высокие УП отмечены у *Arctophila fulva* и *Hippuris vulgaris* также на северной границе ареала.

Анализ распределения полиплоидных видов и видов с разными ХЧ. Полиплоидия широко распространена в природе, ее значение, как одного из ведущих механизмов современной эволюции растений, обсуждается во многих работах [Гриф, 2007 (Grif, 2007); Камелин, 2009 (Kamelin, 2009); Masterson, 1994]. Наличие полиплоидии и различных УП маркирует таксоны, в которых идут современные процессы видообразования. Полиплоидия у растений часто возникает при ухудшении условий обитания растений и освоении новых экологических ниш. Повышенная доля полиплоидов наблюдается во флорах арктических районов, в высокогорных флорах, а также на нарушенных территориях [Пробатова, 2007 (Probatova, 2007); Brochmann et al., 2004; Parisod, 2009].

С. Brochmann с соавторами [Brochmann et al., 2004] была изучена доля полиплоидов во флорах разных регионов Арктики, основой для анализа послужили 1719 таксонов панактической флоры [Elvebakk et al., 1999]. Авторы отдельно рассматривали виды, у которых встречаются и диплоиды и полиплоиды,

и отдельно только диплоидные и только полиплоидные виды. Мы проанализировали распределение полиплоидов в зависимости от типа ареала среди 119 видов флоры СВА, для которых известны ХЧ (табл. 2, 3). Общая доля полиплоидов в водной флоре СВА по нашим данным составляет 79% (94 вида). Для 25 видов из этих 94 известны и диплоидные хромосомные расы.

По данным С. Brochmann с соавторами [Brochmann et al., 2004] в Берингийском секторе Голарктики доля полиплоидов среди видов, встречающихся только в Арктике (“arctic specialist taxa”), составляет 69%, в Атлантическом секторе Голарктики доля полиплоидов в этой же группе значительно выше – 87%. “Arctic specialist taxa” в общих чертах соответствуют рассматриваемым нами видам с арктическим и гипоарктическим распространением. Во флоре СВА все арктические и гипоарктические виды являются полиплоидами (100%). Самая низкая доля полиплоидов наблюдается среди арктобореальных видов. Участие видов с разными УП изменяется в пределах 39–67% и ниже всего у арктобореальных видов (табл. 2). Таким образом, при рассмотрении только водных флор на СВА доля полиплоидов получается выше, чем при анализе всей флоры.

В Арктике и на сопредельных территориях наблюдается четкий градиент повышения уровня плоидности и количества полиплоидных таксонов при сравнении арктических и арктоальпийских видов с видами с более южным распространением [Brochmann et al., 2004]. При рассмотрении видов водной флоры СВА закономерность выражена не столь четко, наименьшая доля полиплоидов отмечена у арктобореальных видов. Вероятно, сказывается аazonальный характер водных местообитаний на СВА, а также тот факт, что по долинам крупных рек многие южные виды водных растений проникают далеко на север [Бобров, Мочалова, 2017 (Bobrov, Mochalova, 2017)]. Т.е. изначально бореальные виды, заходя по речным долинам далеко в Заполярье, становятся по типу ареала арктобореальными.

При рассмотрении видов по долготным группам ареалов мы укрупнили группы с малым количеством видов. Оставив неизменными пльорирегинальные (1) и голарктические (2) группы, оставшиеся виды мы объединили в две группы: 3 – с ареалом только в восточном полушарии, объединенные евразийские ареалы и 4 – виды, встречающиеся в одной из областей Евразии и в Северной Америке (табл. 3).

Таблица 2. Распределение водных и прибрежно-водных сосудистых растений по наличию полиплоидии и разных уровней плоидности в зависимости от типа ареала – широтные группы**Table 2.** The distribution of aquatic and semiaquatic vascular plants by the presence of polyploidy and different levels of ploidy depending on latitudinal group of ranges

.Группа ареалов Geographical group of ranges	Общее количество видов Total number of species	Количество видов с известными ХЧ Number of species with known chromosome numbers	Количество полиплоидных видов Number of polyploid species	Процент полиплоидов (%) Percentage of polyploids (%)	Количество видов с разными УП Number of species with various ploidy levels	Процент видов с разными УП (%) Percentage of species with various ploidy levels (%)
Арктический (А) Arctic	5	3	3	100	2	67
Гипоарктический (Н) Huroarctic	10	10	10	100	5	50
Арктобореальный (АВ) Arctic-boreal	31	31	19	61	12	39
Бореальный (В) Boreal	32	30	24	80	14	47
Плюризональный (Pz) Plurizonal	45	45	38	84	26	58
Все виды All species	123	119	94	79	59	50

Примечания. В скобках приведены обозначения групп ареалов как в таблице 1.

Note. The designations of the geographical group of ranges are given in brackets as in table 1.

Преобладают по численности голарктические (евразиатско-североамери-канские) виды, из них 74% являются полиплоидами. Самая высокая доля полиплоидов (96%) наблюдается

среди плюрирегиональных видов, а наименьшая (65%) – среди евразиатских и азиатских видов, не встречающихся в Северной Америке.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На Северо-Востоке Азии, восточнее р. Лена, насчитывается 137 таксонов водных и прибрежно-водных сосудистых растений (123 вида и 16 гибридов), относящихся к 59 родам и 34 семействам, преобладают широко распространенные виды – голарктические и плюризональные. Хромосомные числа известны для 119 (97%) видов. Только за пределами Северо-Востока Азии определения хромосомных чисел проводились для 67 видов, а только на этой территории – для 3 видов. Для 48 видов известны определения чисел хромосом водных растений, сделанные как непосредственно на северо-востоке Азии, так и за его пределами. Для 6 видов известно одно определение числа хромосом.

Постоянные уровни плоидности характерны для 52 видов, разные уровни плоидности – для 59 видов. Высоким уровнем полиплоидии

и изменчивости числа хромосом характеризуются виды семейств Cyperaceae, Lemnaceae, Ranunculaceae и Poaceae. Наличие изменчивости уровней плоидности в семействе Potamogetonaceae требует дальнейшего исследования. Наибольшее разнообразие хромосомных чисел наблюдается у полиморфных видов *Caltha palustris* s. l., *Agrostis stolonifera*, *Dupontia fisheri* s. l., *Phragmites australis*, у всех видов рода *Eleocharis*, а также у *Nymphaea tetragona*, *Acorus calamus*, *Calla palustris*. У 3 видов – *Hippuris vulgaris*, *Arctophila fulva* и *Beckmannia syzigachne* на северо-востоке Азии, на северных границах ареалов, обнаружены единичные случаи высоких уровней плоидности. В семействах Equisetaceae, Typhaceae, Zosteraceae известны только диплоиды.

Таблица 3. Распределение водных сосудистых растений по наличию полиплоидии и разным уровням плоидности (УП) в зависимости от типа ареала – долготные группы**Table 3.** The distribution of aquatic vascular plants by the presence of polyploidy and different ploidy levels (PL) depending depending on longitudinal group of ranges

Группа ареалов Geographical group of ranges	Общее количество видов Total number of species	Количество видов с известными хромосомными числами Number of species with known chromosome numbers	Количество полиплоидных видов Number of polyploid species	Процент полиплоидных видов (%) Percentage of polyploid species (%)	Количество видов с разными УП Number of species with various ploidy levels	Процент видов с разными УП (%) Percentage of species with various ploidy levels (%)
Плюрирегиональный Pluriregional (Pr)	27	27	26	96	9	33
Голарктический Holarctic (Holar)	55	53	39	74	19	36
Объединенные евразийские ареалы United Eurasian group of ranges	22	20	13	65	9	45
Объединенные ареалы видов, встречающихся в Евразии и Северной Америке United group of ranges of species found in Eurasia and North America	19	19	15	79	9	47
Все виды All species	123	119	93	78	46	39

Примечания. Объединенные евразийские ареалы включают: азиатский (As), евразийский (EA), восточноазиатский (EAs); западноберингийский (WestBer) типы ареалов. Объединенные ареалы видов встречающихся в Евразии и Северной Америке включают: азиатско-североамериканский (As-NA), тихоокеанско-североамериканский (Pac-NA), евразийско-тихоокеанский (EA-Pac), амфиокеанский (Pac), берингийско-североамериканский (Ber-NA), амфиберингийский (Ber), восточноберингийский (EastBer) типы ареалов. Обозначения типов ареалов даны как в таблице 1.

Note. United Eurasian group of ranges include: Asian (As), Eurasian (EA), East Asian (EAs); West Beringian (WestBer) type of areas. United group of ranges of species found in Eurasia and North America include: Asian-North American (As-NA), Pacific-North American (Pac-NA), Eurasian-Pacific (EA-Pac), Amphi-Pacific (Pac), Beringian-North American (Ber-NA), Amphi-Beringian (BER), East Beringian (EastBer). The designations of the types of areas are given as in table 1.

У *Ranunculus gmelinii* и *Caltha palustris* выявлено существование нескольких хромосомных рас, распределение которых определяется не столько географическим положением, сколько местообитаниями видов. Редкие кариотипы отмечены у водных форм этих видов с преимущественно вегетативным размножением, произрастающих в незамерзающих круглый год водотоках.

Доля полиплоидов в водной флоре Северо-Востока Азии (79%) выше приводимой в литературе [Brochmann et al., 2004] для всей фло-

ры Берингийского сектора Арктики (69%). При анализе видов по наличию полиплоидии в зависимости от типа ареала выявлено, что все арктические и гипоарктические виды водных растений являются полиплоидами. Минимальная доля полиплоидов наблюдается среди арктобореальных видов. При анализе видов по долготным группам самая низкая доля полиплоидов отмечена среди видов, встречающихся в разных регионах Евразии и отсутствующих в Северной Америке (65%), а самая высокая – среди плюрирегиональных видов (96%).

БЛАГОДАРНОСТИ

Большая часть полевых исследований проводилась совместно с сотрудниками лаборатории систематики и географии водных растений Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН А.А. Бобровым и Е.В. Чемерис. Авторы признательны за помощь в проведении полевых работ сотрудникам разных лабораторий ИБПС ДВО РАН, заповедника Магаданский, национального парка

Берингия, Северо-Восточной базы ТИГ ДВО РАН (пос. Черский), а также рыбакам, охотникам, речникам, жителям поселков различных районов российского Северо-Востока, где проводились полевые исследования. При написании статьи неоценимую помощь и консультации оказали А.А. Бобров и М.Г. Хорева.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 15-29-02498-офи_м, 19-04-01090-а, 19-05-00133-а) и в рамках госзадания (тема № АААА-А17-117122590002-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агапова Н.Д., Архарова К.Б., Вахтина Л.И., Земскова Е.А., Тарвис Л.В. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Асераеae–Menyanthaceae. Л.: Наука, 1990. 509 с.
- Агапова Н.Д., Архарова К.Б., Вахтина Л.И., Земскова Е.А., Тарвис Л.В. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Морасеae–Zygophyllaceae. СПб.: Наука, 1993. 429 с.
- Арктическая флора СССР. Вып. 1–10. Л.: Наука, 1960–1987.
- Барыкина Р.П., Байкова Е.В. Анатомо-морфологический анализ экологических форм *Ranunculus gmelinii* DC. В ходе онтоморфогенеза // Биологические науки. 1991. № 1. С. 115–124.
- Бобров А.А., Мочалова О.А. Водные сосудистые растения долины Колымы: разнообразие, распространение, условия обитания // Бот. журн. 2017. Т. 102. № 10. С. 1347–1378. <https://doi.org/10.1134/S0006813617100015>
- Бобров А.А., Мочалова О.А., Чемерис Е.В. Водные сосудистые растения и состояние популяций охраняемых видов в национальном парке “Берингия” (восточная Чукотка) // Бот. журн. 2021. Т. 106. № 1. С. 101–119. DOI: 10.31857/S0006813621010026
- Бобров А.А., Мочалова О.А., Чемерис Е.В. Заметки о водных и прибрежно-водных сосудистых растениях Камчатки // Бот. журн. 2014. Т. 99. № 9. С. 1025–1043.
- Бобров А.А., Эрст А.С., Анькова Т.В., Мовергоз Е.А. Числа хромосом водяных лютиков (*Ranunculus* секция *Batrachium*, Ranunculaceae) флоры России // Бот. журн. 2015. Т. 100. № 6. С. 595–601.
- Гриф В.Г. Мутагенез и филогенез растений // Цитология. 2007. Т. 49. № 6. С. 433–441.
- Жукова П.Г., Коцеруба В.В., Петровский В.В. Числа хромосом видов растений севера Евразии // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 12. С. 1855–1867.
- Камелин Р.В. Особенности видообразования у цветковых растений // Труды Зоологического института РАН. Приложение 1. 2009. С. 141–149.
- Крогулевич Р.Е. Роль полиплоидии в генезисе флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск: Наука, 1976. С. 217–235.
- Крогулевич Р.Е., Ростовцева Т.С. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1984. 285 с.
- Михайлов В.М. Пойменные талики северо-востока России. Новосибирск: ГЕО, 2013. 244 с.
- Пробатова Н.С. Хромосомные числа сосудистых растений Приморского края (Дальний Восток России). Владивосток, Дальнаука, 2014. 343 с.
- Пробатова Н.С., Баркалов В.Ю., Рудыка Э.Г. Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии. Владивосток: Дальнаука, 2007. 392 с.
- Пробатова Н.С. Хромосомные числа в семействе Роасеae и их значение для систематики, филогении и географии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. 2007. Вып. 55. С. 9–101.
- Смирнов Ю.А. Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых // Цитология. 1968. Т. 10. № 12. С. 1601–1602.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1–8. Л., СПб.: Наука, 1985–1996.
- Флора Сибири. Т. 1–14. Новосибирск: Наука. 1987–2003.
- Хромосомные числа цветковых растений. Под ред. А. А. Федорова. Л.: Наука. 1969. 926 с.
- Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. Злаки России. Москва: КМК, 2019. 646 с.
- Чепинога В.В. Хромосомные числа растений флоры Байкальской Сибири. Новосибирск: Наука, 2014. 419 с.
- Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с.
- Юрцев Б.А., Петровский В.В., Коробков А.А., Королева Т.М., Разживин В. Ю. Обзор географического распространения растений Чукотской тундры. Сообщение 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979б. Т. 84. № 6. С. 74–83.
- Юрцев Б.А., Петровский В.В., Коробков А.А., Королева Т.М., Разживин В.Ю. Обзор географического распространения растений Чукотской тундры. Сообщение 1 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979а. Т. 84. № 5. С. 111–122.
- Andriyanova E.A. Chromosome numbers of some vascular plants from North of Russian Far East: Magadan Region, Chukotka Autonomous Area // Botanica Pacifica. 2019, Vol. 7. № 2. P. 119–122. DOI:10.17581/bp.2019.08214
- Andriyanova E.A., Mochalova O.A. IAPT/IOPB chromosome data 21 // Taxon. 2016. Vol. 65. № 3. P. 673. <http://dx.doi.org/10.12705/653.44>
- Andriyanova E.A., Mochalova O.A. IAPT/IOPB chromosome data 26 // Taxon. 2017. Vol. 66. № 6. P. 1487. <https://doi.org/10.12705/666.30>

- Andriyanova E.A., Mochalova O.A. IAPT Chromosome Data 32 // *Taxon*. 2020. Vol. 69. № 5. P. 1127. DOI: 10.1002/tax.12322
- Andriyanova E.A., Mochalova O.A., Movergoz E.A., Kapustina N.V., Bobrov A.A. IAPT/IOPB chromosome data 27 // *Taxon*. 2018. Vol. 67. № 5. P. 1041–1047. <https://doi.org/10.12705/675.24>
- Britton, D. M., Brunton D. F. *Isoetes x pseudotruncata*, a new triploid hybrid from western Canada and Alaska // *Canad. J. Bot.* 1996. № 74. P. 51–59.
- Brochmann C., Brysting A.K., Alsos I.G., Borgen H.H., Grundt H.H., Scheen A.C., Elven R. Polyploidy in arctic plants // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2004. № 82. P. 521–536.
- Ceska, O., Ceska A., Warrington P. D. *Myriophyllum quitense* and *Myriophyllum ussuriense* (Haloragaceae) in British Columbia, Canada // *Brittonia*. 1986. № 38. P. 73–81.
- Cook C.D.K., Nichols M.S. A monographic study of the genus *Sparganium* // *Botanica Helvetica*. 1986. Vol. 96. № 2. P. 213–266. <http://dx.doi.org/10.5169/seals-67202>
- Elvebakk A., Elven R., Razzhivin V.Yu. Delimitation, zonal and sectorial subdivision of the Arctic for the Panarctic Flora Project. Det Norske Videnskaps-Akademi. I. Matematisk-Naturvitenskapelig Klasse, Skrifter, 1999. № 38. P. 375–386.
- Goldblatt P., Johnson D.E. Index to plant chromosome numbers (IPCN). 1979. Available from: <http://www.tropicos.org/Project/IPCN>. Last accessed 20 January 2021
- Hultén E. Flora of Alaska and neighboring territories. A manual of the vascular plants. 2nd ed. Stanford: Stanford Uni. Press, 1981. 1008 p.
- Kaplan Z., Jarolímová V., Fehrer J. Revision of chromosome numbers of Potamogetonaceae: A new basis for taxonomic and evolutionary implications // *Preslia*. 2013. Vol. 85. № 4. P. 421–482.
- Khitun O.V., Koroleva T.M., Chinenko S.V., Petrovsky V.V., Pospelova E.B., Pospelov I.N., Zverev A.A. Applications of local floras for floristic subdivision and monitoring vascular plant diversity in the Russian Arctic // *Arctic Science*. 2016. Vol. 2. P. 103–126
- Masterson J. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms // *Science*. 1994. Vol. 264. P. 421–423.
- Nishikawa T. Chromosome atlas of flowering plants in Japan. Tokyo: National Science Museum, 2008. 706 p.
- Panarctic flora. Annotated checklist of the Panarctic flora. Vascular plants. 2020. <http://panarcticflora.org/>
- Parisod C., Holderegger R., Brochmann C. Evolutionary consequences of autopolyploidy // *New Phytologist*. 2010. № 186. P. 5–17. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.03142.x
- Prancl J., Kaplan Z., Travnicek P., Jarolímová V. Genome size as a key to evolutionary complex aquatic plants: polyploidy and hybridization in *Callitriche* (Plantaginaceae) // *PloS ONE*. 2014. Vol. 9. № 9. P. 1–15. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0105997>
- Rice A., Glick L., Abadi S., Einhorn M., Kopelman N.M., Salman-Minkov A., Mayzel J., Chay, O., Mayrose I. The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers // *New Phytologist*. 2015. № 206. P. 19–25.
- Roalson E.H. A synopsis of chromosome number variation in the Cyperaceae // *Bot. Rev.* 2008. V. 74 P. 209–393. DOI: 10.1007/s12229-008-9011-y
- Rumsey, F. J., Thompson P., Sheffield E. Triploid *Isoetes echinospora* (Isoetaceae: Pteridophyta) in northern England // *Fern Gaz.* 1993. № 14. P. 215–221.
- Uchiyama H. Karyomorphological studies on some taxa of the Helobiae // *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2, Bot.*, 1989. Vol. 22. P. 271–352.
- Ueno, S., Nakamura T., Kadono Y. Chromosome numbers of *Myriophyllum ussuriense* Maxim. (Haloragidaceae) in Japan // *Acta Phytotax. Geobot.* 1999. Vol. 50. P. 225–228.
- Wiegleb G., Bobrov A.A., Zalewska-Galosz J. A taxonomic account of *Ranunculus* section *Batrachium* (Ranunculaceae) // *Phytotaxa*. 2017. Vol. 319. № 1. P. 1–55.
- Yurtsev B.A. Floristic division of the Arctic // *J. Veg. Sci.* 1994. Vol. 5. № 6. P. 765–776.

REFERENCES

- Agapova N.D., Arkharova K.B., Vakhtina L.I., Zemskova E.A., Tarvis L.V. *Chisla khromosom tsvetkovykh rasteniy flory SSSR. Aceraceae–Menyanthaceae* [Chromosome numbers of flowering plants of the flora of the USSR. Aceraceae–Menyanthaceae]. Leningrad, Nauka, 1990. 509 p. (In Russian)
- Agapova N.D., Arkharova K.B., Vakhtina L.I., Zemskova E.A., Tarvis L.V. *Chisla khromosom tsvetkovykh rasteniy flory SSSR. Moraceae–Zygophyllaceae* [Chromosome numbers of flowering plants of the flora of the USSR. Moraceae–Zygophyllaceae]. Leningrad: Nauka, 1993. 429 p. (In Russian)
- Andriyanova E.A., Mochalova O.A. IAPT/IOPB chromosome data 21. *Taxon*, 2016, vol. 65, no. 3, pp. 673. doi: 10.12705/653.44
- Andriyanova E.A., Mochalova O.A. IAPT/IOPB chromosome data 26. *Taxon*, 2017, vol. 66, no. 6, pp. 1487. doi: 10.12705/666.30
- Andriyanova E.A. Chromosome numbers of some vascular plants from North of Russian Far East: Magadan Region, Chukotka Autonomous Area. *Botanica Pacifica*, 2019, vol. 7, no. 2, pp. 119–122. doi: 10.17581/bp.2019.08214
- Andriyanova E.A. Chromosome numbers of some vascular plants from North of Russian Far East: Magadan Region, Chukotka Autonomous Area. *Botanica Pacifica*, 2019, vol. 7, no. 2, pp. 119–122. doi: 10.17581/bp.2019.08214

- Andriyanova E.A., Mochalova O.A. IAPT Chromosome Data 32. *Taxon*, 2020, vol. 69, no. 5, pp. 1126–1132. doi: 10.1002/tax.12322
- Andriyanova E.A., Mochalova O.A., Movergoz E.A., Kapustina N.V., Bobrov A.A. IAPT/IOPB chromosome data 27. *Taxon*, 2018, vol. 67, no. 5, pp. 1041–1047. doi: 10.12705/675.24
- Arkticheskaya flora SSSR* [Arctic flora of USSR]. Vols. 1–10. Leningrad? Nauka, 1960–1987. (In Russian)
- Barykina R.P., Baykova E.V. Anatomical and morphological analysis of ecological forms of *Ranunculus gmelinii* DC. during ontomorphogenesis. *Biologicheskkiye nauki* [Biological Science], 1991, no. 1, pp. 115–124. (In Russian)
- Bobrov A.A., Erst A.S., Ankova T.V., Movergoz E.A. Chromosome numbers of water buttercups (*Ranunculus* section *Batrachium*, *Ranunculaceae*) of the flora of Russia. *Botanicheskij Zhurnal* [Bot. Journ.], 2015, vol. 100, no. 6, pp. 595–601. (In Russian)
- Bobrov A.A., Mochalova O.A. Aquatic vascular plants of the Kolyma river valley: diversity, distribution, habitat conditions. *Botanicheskij Zhurnal* [Bot. Journ.] 2017 vol. 102, no. 10, pp. 1347–1378. doi: 10.1134/S0006813617100015 (In Russian)
- Bobrov A.A., Mochalova O.A., Chemeris E.V. Aquatic vascular plants and status of protected species population in the national park “Beringia” (eastern Chukotka). *Botanicheskij Zhurnal* [Bot. Journ.], 2021, vol. 10, no. 1, pp. 101–119. doi: 10.31857/S0006813621010026 (In Russian)
- Bobrov A.A., Mochalova O.A., Chemeris E.V. Notes on aquatic vascular plants of Kamchatka. *Botanicheskij Zhurnal* [Bot. Journ.], 2014, vol. 99, no. 9, pp. 1025–1043.
- Britton, D. M., Brunton D. F. *Isoetes x pseudotruncata*, a new triploid hybrid from western Canada and Alaska. *Canada. J. Bot.* 1996, no. 74, pp. 51–59.
- Brochmann C., Brysting A.K., Alsos I.G., Borgen H.H., Grundt H.H., Scheen A.C., Elven R. Polyploidy in arctic plants. *Biological J. of the Linnean Society*, 2004, no. 82, pp. 521–536.
- Ceska, O., Ceska A., Warrington P.D. *Myriophyllum quitense* and *Myriophyllum ussuriense* (Haloragaceae) in British Columbia. Canada, *Brittonia*, 1986, no. 38, pp. 73–81.
- Chepinoga V.V. *Khromosomnyye chisla rasteniy flory Baykal'skoy Sibiri* [Chromosome numbers of plant species from Baikal Siberia]. Novosibirsk, Nauka, 2014, 419 p. (In Russian)
- Cook C.D.K, Nichols M.S. A monographic study of the genus *Sparganium*, *Botanica Helvetica*, 1986, vol. 96, no. 2, pp. 213–266. doi: 10.5169/seals-67202
- Elvebakk A, Elven R, Razzhivin V.Yu. *Delimitation, zonal and sectorial subdivision of the Arctic for the Panarctic Flora Project*. Det Norske Videnskaps-Akademi. I. Matematisk-Naturvitenskapelig Klasse, Skrifter, 1999. no. 38, pp. 375–386.
- Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Vol. 1–14. Novosibirsk, Science. 1987–2003. (In Russian)
- Goldblatt P., Johnson D.E. *Index to plant chromosome numbers (IPCN)*. 1979. Available from: <http://www.tropicos.org/Project/IPCN>. Last accessed 20 January 2021
- Grif V.G. Mutagenesis and phylogenesis of plant. *Tsitologiya* [Cytology], 2007, vol. 49, no 6, pp. 433–441. (In Russian)
- Hultén E. *Flora of Alaska and neighboring territories. A manual of the vascular plants*. 2nd ed. Stanford: Stanford Uni. Press, 1981. 1008 p.
- Kaplan Z., Jarolímová V., Fehrer J. Revision of chromosome numbers of Potamogetonaceae: A new basis for taxonomic and evolutionary implications, *Preslia*, 2013, vol. 85, no. 4, pp. 421–482.
- Khitun O.V., Koroleva T.M., Chinenko S.V., Petrovsky V.V., Pospelova E.B., Pospelov I.N., Zverev A.A. Applications of local floras for floristic subdivision and monitoring vascular plant diversity in the Russian Arctic, *Arctic Science*, 2016, vol. 2, pp. 103–126.
- Khitun O.V., Koroleva T.M., Chinenko S.V., Petrovsky V.V., Pospelova E.B., Pospelov I.N., Zverev A.A. Applications of local floras for floristic subdivision and monitoring vascular plant diversity in the Russian Arctic. *Arctic Science*, 2016, vol. 2, pp. 103–126.
- Khromosomnyye chisla tsvetkovykh rasteniy* [Chromosome numbers of flowering plants]. Leningrad, Nauka, 1969. 926 p. (In Russian)
- Krogulevich R.E., Rostovtseva T.S. *Khromosomnyye chisla tsvetkovykh rasteniy Sibiri i Dal'nego Vostoka*. [Chromosome numbers of flowering plants in the Siberia and the Far East]. Novosibirsk, Nauka, 1984. 285 p. (In Russian)
- Masterson J. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms, *Science*, 1994, vol. 264, pp. 421–423.
- Mikhailov V.M. *Poymennyye taliki severo-vostoka Rossii* [Flood-plain taliks in Northeastern Russia]. Novosibirsk, GEO, 2013. 244 p. (In Russian)
- Nishikawa T. *Chromosome atlas of flowering plants in Japan*. Tokyo, National Science Museum, 2008. 706 p.
- Panarctic flora. Annotated checklist of the Panarctic flora. Vascular plants*. 2020. <http://panarcticflora.org/>
- Parisod C., Holderegger R., Brochmann C. Evolutionary consequences of autopolyploidy, *New Phytologist.*, 2010, no. 186, pp. 5–17. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03142.x
- Prancl J., Kaplan Z., Travnicek P., Jarolímová V. Genome size as a key to evolutionary complex aquatic plants: polyploidy and hybridization in *Callitriche* (Plantaginaceae). *PLoS ONE*, 2014, vol. 9, no. 9, pp. 1–15. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0105997>

- Probatova N.S. Chromosome numbers in family Poaceae and their value for taxonomy, phylogeny and geography (on the example of grasses of the Russian Far East). *Komarovskie chtenia* [Komarov readings], 2007, iss. 55, pp. 9–101. (In Russian)
- Probatova N.S. *Khromosomnyye chisla sosudistykh rasteniy Primorskogo kraya (Dal'niy Vostok Rossii)*. [Chromosome numbers of vascular plants of Primorsky Krai (Far East of Russia)]. Vladivostok, Dalnauka, 2014. 343 p. (In Russian)
- Probatova N.S., Barkalov V.Yu., Rudyka E.G. *Kariologiya flory Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov. Chisla khromosom, taksonomicheskiye i fitogeograficheskiye kommentarii*. [Cariology of the flora of Sakhalin and Kuril Islands. Chromosome numbers, taxonomic and phytogeographic comments]. Vladivostok, Dalnauka, 2007, 392 p. (In Russian)
- Rice A., Glick L., Abadi S., Einhorn M., Kopelman N.M., Salman-Minkov A., Mayzel J., Chay, O., Mayrose I. The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers, *New Phytologist.*, 2015, no. 206. pp. 19–25.
- Roalson E. H. A synopsis of chromosome number variation in the Cyperaceae. *Bot. Rev.*, 2008, no. 74, pp. 209–393. doi: 10.1007/s12229-008-9011-y
- Rumsey, F. J., Thompson P., Sheffield E. Triploid Isoetes echinospora (Isoetaceae: Pteridophyta) in northern England, *Fern Gaz.*, 1993, no. 14, pp. 215–221.
- Smirnov Yu.A. Accelerated method for the study of somatic chromosomes of fruit. *Tsitologiya* (Cytology), 1968, vol. 10, no. 12, pp. 1601–1602. (In Russian)
- Sosudistyye rasteniya sovet'skogo Dal'nego Vostoka*. [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vols. 1–8. Leningrad, St. Petersburg: Nauka, 1985–1996. (In Russian)
- Tselev N.N., Probatova N.S. *Zlaki Rossii*. [Grasses of Russia]. Moscow, KMK, 2019. 646 p. (In Russian)
- Uchiyama H. Karyomorphological studies on some taxa of the Helobiae, *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2, Bot.*, 1989, vol. 22, pp. 271–352.
- Ueno S., Nakamura T., Kadono Y. Chromosome numbers of *Myriophyllum ussuriense* Maxim. (Haloragaceae) in Japan, *Acta Phytotax. Geobot.*, 1999, vol. 50, pp. 225–228.
- Wiegand G., Bobrov A.A., Zalewska-Galosz J. A taxonomic account of *Ranunculus* section *Batrachium* (Ranunculaceae), *Phytotaxa*, 2017, vol. 319, no. 1, pp. 1–55.
- Yurtsev B.A. *Problemy botanicheskoy geografii Severo-Vostochnoy Azii* [Problems of Botanical Geography of North-East Asia]. Leningrad: Nauka, 1974. 159 p. (In Russian)
- Yurtsev B.A. Floristic division of the Arctic. *J. Veg. Sci.*, 1994, vol. 5, no. 6, pp. 765–776.
- Yurtsev B.A., Petrovskii V.V., Korobkov A.A., Korolyova T.M., Razzhivin V.Yu. Overview of the geographical distribution of plants of the Chukotka tundra. Part 1. *Byulleten. MOIP. Otd. biol.* [Bull. Moscow Society of Naturalists. Ser. Biological], 1979a, vol. 84, no. 5, pp. 111–122. (In Russian)
- Yurtsev B.A., Petrovskii V.V., Korobkov A.A., Korolyova T.M., Razzhivin V.Yu. Overview of the geographical distribution of plants of the Chukotka tundra. Part 2. *Byulleten. MOIP. Otd. biol.* [Bull. Moscow Society of Naturalists. Ser. Biological], 1979b, vol. 84, no. 6, pp. 74–83. (In Russian)
- Zhukova P.G., Kotseruba V.V., Petrovsky V.V. Chromosome numbers of plant species in northern Eurasia. *Botanicheskij Zhurnal* [Bot. Journ.], 2009, vol. 94, no. 12. pp. 1855. (In Russian)

POLYPLOIDY OF NORTH EAST ASIA AQUATIC AND SEMIAQUATIC VASCULAR PLANTS

E. A. Andriyanova, O. A. Mochalova

*Institute of biological problems of the North Far East Branch of Russian Academy of Sciences
685000, Portovaya str., 18, Magadan, Russia, e-mail: l_chipmunk@mail.ru, mochalova@inbox.ru*

The chromosome numbers of aquatic and semiaquatic vascular plants growing in extreme North-East Asia, east of the Lena River, were analyzed. We have reviewed the information about the karyological peculiarity of the aquatic flora based on published data, including our own definitions. The karyological data are considered depending on the taxonomic position, distribution and ecological characteristics of the species. The chromosome numbers are known for 119 out of 123 species. There is no data on *Zannichellia komarovii*, *Eleocharis termale*, *Stuckenia subretusa* and *Potamogeton sibiricus*. In the aquatic flora of North-East Asia, the proportion of polyploids is higher (79%) than that reported for the entire Beringian flora (69%). We analyzed species for the presence of polyploidy depending on the type of area. Analysis by latitudinal groups revealed that all Arctic and hyparctic species of aquatic plants are polyploids. The minimum proportion of polyploids is observed among arc-toboreal species. Analysis by longitudinal groups revealed that the lowest proportion of polyploids was noted among species found only in Eurasia and absent in North America (61%), and it was the highest among pluriregional species (96%). The species of the families Cyperaceae, Lemnaceae, Ranunculaceae and Poaceae are characterized by a high level of variability in the number of chromosomes. The greatest variety of chromosome numbers is observed in the polymorphic species *Caltha palustris* s. l., *Agrostis stolonifera*, *Dupontia fisheri* s. l., *Phragmites australis*, in all species of the genus *Eleocharis*, and in *Nymphaea tetragona*, *Acorus calamus*, *Calla palustris*. The isolated cases of a high level of ploidy were found in the extreme northeast, at the northern bor-

ders of ranges, in 3 species – *Hippuris vulgaris*, *Arctophila fulva* and *Beckmannia syzigachne*. Only diploids are known in the families Equisetaceae, Typhaceae, Zosteraceae from the flora of North East Asia. We revealed the existence of several chromosomal races in *Ranunculus gmelinii* and *Caltha palustris* (Ranunculaceae) in the Magadan region; the distribution of chromosomal races is partly related to geographic location and partly to plant habitats. Rare karyotypes in these species are observed in aquatic forms with mainly vegetative reproduction, growing in non-freezing watercourses.

Keywords: aquatic vascular plants, chromosomal races, polyploidy, ploidy levels, North-East Asia, Russia