RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

BOTANICHESKII ZHURNAL

Volume 107

№ 9

MOSCOW
2022

Founders:

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
BRANCH OF BIOLOGICAL SCIENCES RAS
RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

BOTANICHESKII ZHURNAL

Periodicity 12 issues a year

Founded in December 1916

Journal is published the algis of the Branch of Biological Sciences RAS

Editor-in-Chief
L. V. Averyanov, Doctor of Sciences (Biology)

EDITORIAL BOARD

O. M. Afonina (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
I. N. Safronova (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
I. I. Shamrov (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
D. S. Kessel (Executive Secretary, St. Petersburg, Russia),
N. V. Bityukova (Secretary, St. Petersburg, Russia),
O. G. Baranova (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
S. Volis (PhD, Kunming, China),
A. V. Herman (Doctor of Sciences (Geology and Mineralogy), Moscow, Russia),
T. E. Darbayeva (Doctor of Sciences (Biology), Uralsk, Kazakhstan),
L. A. Dimeyeva (Doctor of Sciences (Biology), Almaty, Kazakhstan),
M. L. Kuzmina (PhD, Guelph, Canada),
M. V. Markov (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
T. A. Mikhaylova (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. A. Oskolski (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia; Johannesburg, RSA),
Z. Palice (PhD., Prùhonice, Czech Republic),
A. A. Pautov (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
M. G. Pimenov (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
A. N. Sennikov (Candidate of Sciences (Biology), Helsinki, Finland),
D. D. Sokoloff (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
I. V. Sokolova (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. K. Sytin (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
M. J. Tikhodeeva (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia)
A. C. Timonin (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
V. S. Shneyer (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
G. P. Yakovlev (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia)

Managing editor M. O. Gongalskaya
Executive editor of the issue O. M. Afonina

E-mail: botzhurn@mail.ru, mari.gongalskaya@gmail.com

Moscow

2022

© Russian Academy of Sciences, 2022
© Compilation Editorial board
of "Botanicheskii Zhurnal", 2022

СОДЕРЖАНИЕ

Том 107, номер 9, 2022

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Мхи Авамской тундры (Южный Таймыр)

Е. Д. Лапшина, Г. Н. Ганасевич, О. В. Лавриненко, О. М. Афонина 825

Палеофитогеография Сибирской флористической области во второй половине средней юры и в поздней юре

А. И. Киричкова, Е. И. Костина, Н. В. Носова 848

Структурное разнообразие устьичных и перистоматических колец

А. А. Паутов, Ю. О. Сапач, Г. Р. Трухманова, О. В. Яковлева, Е. Г. Крылова, И. А. Паутова 869

Строение апикальных меристем побегов и особенности ультраструктуры их клеток у плауновидных и папоротниковидных

М. А. Романова, О. В. Яковлева, А. И. Максимова (Евкайкина), А. Н. Иванова, В. В. Домашкина 885

СООБЩЕНИЯ

Saccharina latissima (Ochrophyta, Laminariales) в Прикамчатских водах: экологические особенности, распространение и молекулярная филогения

Т. А. Клочкова, А. В. Климова, Г. Х. Ким, Н. Г. Клочкова 906

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Aulacoseira makarovae (Bacillariophyta) – новый вид из России

С. И. Генкал, И. С. Трифонова, Е. В. Лепская 917

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Новые находки для лихенобиоты Дагестана

А. Б. Исмаилов 926

Первая достоверная находка *Cypripedium shanxiense* (Orchidaceae) в Амурской области

Т. Н. Веклич, Н. А. Кочунова 931

Указатель новых названий растений 936

Contents

Vol. 107, No. 9, 2022

ORIGINAL ARTICLES

Mosses of Avam tundra (South Taimyr)

E. D. Lapshina, G. N. Ganasevich, O. V. Lavrinenko, O. M. Afonina 825

Palaeophytogeography of the Siberian palaeofloristic region in the second half of the Middle Urassic and in the Late Jurassic

A. I. Kiritchkova, E. I. Kostina, N. V. Nosova 848

Structural diversity of stomatal rings and peristomatal rims

A. A. Pautov, Yu. O. Sapach, G. R. Truchmanova, O. V. Yakovleva, E. G. Krylova, I. A. Pautova 869

Structure of shoot apical meristems and peculiarities of ultrastructure of their cells in lycophytes and ferns

M. A. Romanova, O. V. Yakovleva, A. I. Maximova (Evkaykina), A. N. Ivanova, V. V. Domashkina 885

COMMUNICATIONS

Saccharina latissima (Ochrophyta, Laminariales) from Kamchatka waters: ecology, distribution and molecular phylogeny

T. A. Klochkova, A. V. Klimova, G. H. Kim, N. G. Klochkova 906

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Aulacoseira makarovae (Bacillariophyta), a new species from Russia

S. I. Genkal, I. S. Trifonova, E. V. Lepskaya 917

FLORISTIC RECORDS

New records for lichen biota of Dagestan

A. B. Ismailov 926

First reliable record of *Cypripedium shanxiense* (Orchidaceae) in Amur Region

T. N. Veklich, N. A. Kochunova 931

Index to new plant names 936

EDN: OKWAAL
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 9, с. 825–847

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

МХИ АВАМСКОЙ ТУНДРЫ (ЮЖНЫЙ ТАЙМЫР)

© 2022 г. Е. Д. Лапшина[1,*], Г. Н. Ганасевич[1,], О. В. Лавриненко[2,***], О. М. Афонина[2,****]**

[1] *Югорский государственный университет*
ул. Чехова, 16, Ханты-Мансийск, 628012, Россия

[2] *Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

**e-mail: e_lapshina@ugrasu.ru*

***e-mail: ganasevich@yandex.ru*

****e-mail: lavrino@mail.ru*

*****e-mail: stereodon@yandex.ru*

Поступила в редакцию 04.07.2022 г.
После доработки 18.07.2022 г.
Принята к публикации 19.07.2022 г.

В статье представлены результаты определения коллекции мхов, собранных на юге Северо-Сибирской низменности в южной части п-ова Таймыр, в среднем течение р. Дудыпты (70.5–71.5° N и 90.5°–95.0° E). Район исследования, известный под названием Авамской тундры, охватывает подзоны северных лиственничных редколесий и южных тундр Средней Сибири.

Сборы мхов проводили на трех ключевых участках: I – Нерпалах, II – Батайка, III – Кыстыктах с 23 июля по 9 августа 2021 г. Всего было собрано и определено около 5000 образцов мхов и составлен аннотированный список, включающий 179 видов с указанием предпочитаемых типов сообществ/местообитаний в порядке убывания встречаемости. Число зарегистрированных видов в пределах изученных ключевых участков приводится в Приложении.

Наибольшее разнообразие видов отмечено на участке Батайка, где зарегистрировано 140 видов мхов. На участке Кыстыктах выявлено 125 видов, Нерпалах – 111. Коэффициент сходства трех сравниваемых между собой локальных бриофлор варьирует в пределах 0.68–0.74.

Флора мхов Авамской тундры является типичной для равнинных территорий тундровой зоны Таймыра. По числу видов локальная бриофлора каждого из участков сопоставима с хорошо изученной ранее бриофлорой пос. Кресты в устье р. Дудыпта (подзона южных тундр) (Kannukene, Matveyeva, 1986).

Наибольший вклад в разнообразие мхов вносят местообитания зональных тундровых сообществ с пятнами голого суглинка и кустарничково-разнотравно-моховые сообщества на крутых склонах долин рек и ручьев южной экспозиции (луговины) с разрывами в дернине, где поселяются многие редкие мхи.

Впервые для п-ова Таймыр приведены четыре вида – *Meesia hexasticha*, *Niphotrichum elongatum*, *Oncophorus integerrimus*, *Sphagnum inexspectatum*. Редко встречаются *Aloina brevirostris*, *Amblystegium serpens*, *Aplodon wormskioldii*, *Arctoa fulvella*, *Distichium inclinatum*, *Encalypta longicolla*, *Meesia minor*, *Schistidium sordidum*, *Stegonia pilifera*, *Stereodon subimponens*, *Tomentypnum vittii*.

Сравнительно редкими в Авамской тундре являются и многие обычные бореальные лесные и болотные виды – *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum fuscescens*, *Helodium blandowii*, *Ptilium crista-castrensis*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. girgensohnii*, *S. majus*, *S. russowii*.

Особенностью изученной флоры мхов является большое разнообразие видов рода *Sphagnum* (22), среди которых выявлен целый ряд редких – *Sphagnum alaskense*, *S. arcticum*, *S. inexpectatum*, *S. mirum*. Повсеместно в подзоне южных тундр встречается *Sphagnum orientale*, которому нередко сопутствует *S. beringiense*. На нескольких болотных массивах отмечены *Sphagnum perfoliatum* и *S. steerei*.

Ключевые слова: бриофлора, видовое разнообразие, распространение, экология, фитоценология, Таймыр, Россия

DOI: 10.31857/S0006813622090071

Флора мхов Таймыра к настоящему времени является одной из наиболее изученных в Российской Арктике и Гипоарктике. Значительная часть публикаций посвящена бриофлоре арктической части полуострова (Arnell, 1918; Savicz-Lyubitskaya, Abramova, 1954; Blagodatskikh, 1972, 1973a, b; 1978; Blagodatskikh et al., 1979a, b; Afonina, 1978, 2004; Kannukene, Matveyeva, 1996; Fedosov, Ignatova, 2005; Fedosov, Afonina, 2009). Сведения о бриофлоре западной гипоарктической части Таймыра содержатся в нескольких работах (Lindberg, Arnell, 1890; Kannukene, Matveyeva, 1986; Czernyadjeva, 1990). Большой вклад в изучение и обобщение всех накопленных материалов по бриофлоре полуострова внес В.Э. Федосов. Им детально изучена флора мхов юго-восточного Таймыра в пределах Анабарского плато (Fedosov et al., 2011; Fedosov, 2014).

В центральной части южного Таймыра целенаправленных бриологических исследований до настоящего времени не проводилось. Наиболее близкой из изученных локальных флор мхов является бриофлора окрестностей пос. Кресты, расположенного в подзоне южных тундр Таймыра в устье р. Дудыпты. Аннотированный список этой достаточно полно выявленной локальной бриофлоры, которая изучалась тщательно в течение трех лет (1975–1977), включает 141 вид (Kannukene, Matveyeva, 1986).

В данной статье представлены результаты обработки коллекции мхов, собранных в 2021 г. в районе, известном под названием Авамской тундры в среднем течении р. Дудыпты, которые в значительной мере дополняют сведения о разнообразии мхов, частоте их встречаемости, экологии и особенностях распространения в центральной части южного Таймыра.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение бриофлоры проведено в ходе комплексных геоботанических и ландшафтно-экологических исследований на трех ключевых участках: **I** – Нерпалах, **II** – Батайка, **III** – Кыстыктах (рис. 1).

Участок Нерпалах (71°03'–71°04'N, 93°41'–93°44'E) расположен в верховьях руч. Нерпалах (бассейн р. Хета) на водоразделе между реками Хета и Авам (бассейн р. Дудыпты) в полосе лиственничной лесотундры и захватывает южные отроги возвышенности Малый Камень (песчаные

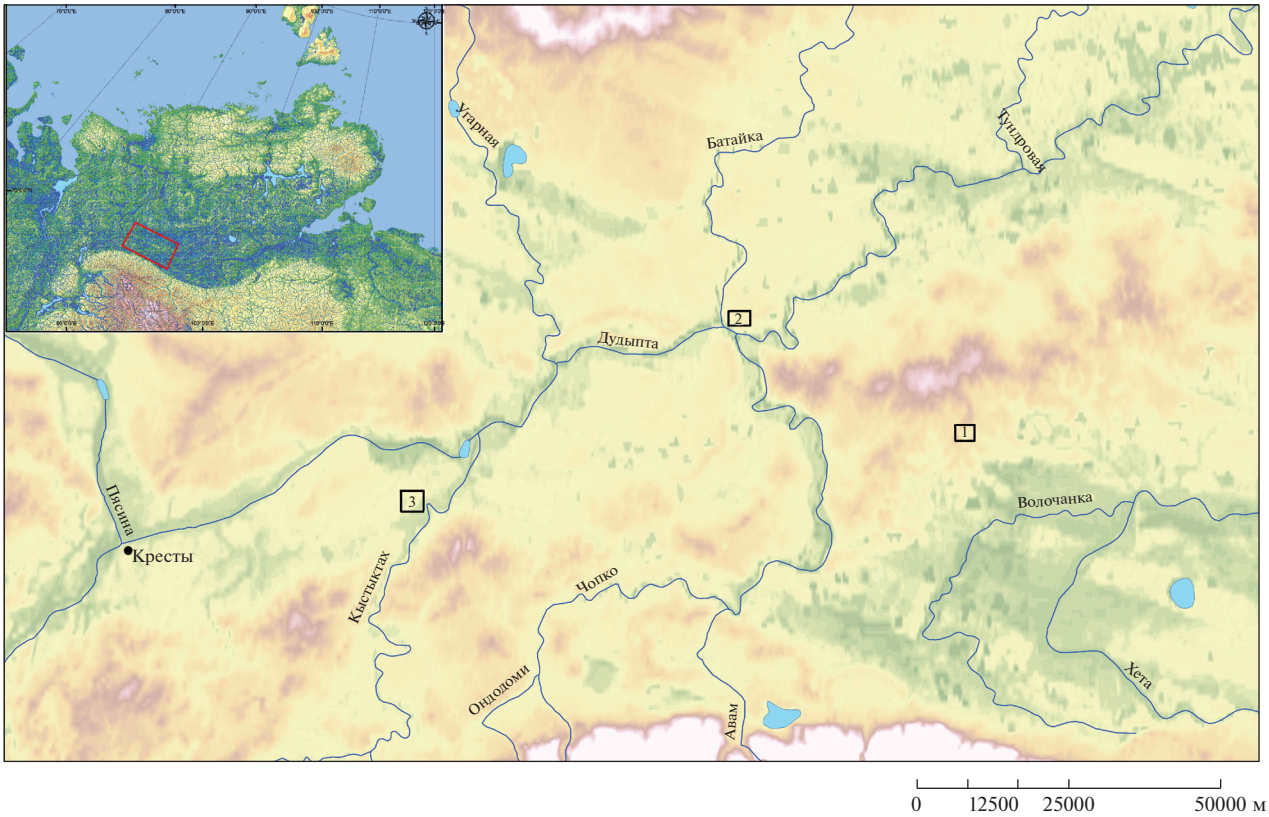


Рис. 1. Район исследования. Ключевые участки: I – Нерпалах, II – Батайка, III – Кыстыктах.
Fig. 1. Study area. Key sites: I – Nerpalakh, II – Bataika, III – Kystyktakh.

холмы с аккумулированным на поверхности каменистым материалом) (рис. 2a).

Участок Батайка (71°12'–71°13'N, 92°35'–92°41'E) находится в среднем течении р. Дудыпты, на участке между устьями рек Батайка и Авам в подзоне южных тундр (рис. 2b).

Участок Кыстыктах (70°56'–70°58'N, 91°14'–91°19'E) расположен несколько ниже по течению р. Дудыпты, недалеко от устья р. Кыстыктах, в подзоне южных тундр.

Полевые маршруты прокладывали таким образом, чтобы охватить все разнообразие типов ландшафтов (долины рек, склоны коренных берегов, пологие суглинистые террасы, возвышенные песчаные гривы и холмы) и растительности.

При выполнении геоботанических описаний большое внимание уделяли тщательному выявлению мохообразных, для чего на каждой геоботанической площадке проводили сборы бриофитов для их последующего определения и уточнения в лабораторных условиях.

(a)

(b)

Рис. 2. Ландшафты ключевых участков (общий вид с вертолета): a – Нерпалах, b – Батайка.
Fig. 2. Landscapes of key sites (general view from helicopter): a – Nerpalakh, b – Bataika.

Всего выполнено 400 геоботанических описаний с полным выявлением видового состава мохообразных; в 42 точках, приуроченных к берегам рек, озер, обнаженным субстратам моренных холмов, сборы мхов проводили без описания растительности. Географические координаты определяли с помощью спутникового навигатора (GPS).

Всего с 23 июля по 9 августа 2021 г. было собрано около 5000 образцов мхов. Все образцы, собранные Е.Д. Лапшиной и Г.Н. Ганасевич, хранятся в биологической коллекции Югорского государственного университета, г. Ханты-Мансийск (YSU), часть дублетов проверены и переданы в бриологический гербарий Ботанического института РАН (LE), там же хранятся образцы, собранные О.В. Лавриненко, определены О.М. Афониной.

При сравнении бриофлор ключевых участков использовали коэффициент сходства Серенсена-Чекановского, рассчитанный как число общих видов мхов к среднему арифметическому числу видов в двух списках (Shmidt, 1980).

Названия мхов даны по “Списку мхов Восточной Европы и Северной Азии” (Ignatov et al., 2006) и “Anannotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus” (Hodgetts et al., 2020) с учетом последних таксономических обработок, включая Флору мхов России (Ignatov et al., 2017, 2018, 2020, 2022), сосудистых растений – по Н.А. Секретаревой (Sekretareva, 2004).

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Район исследования расположен на юге Северо-Сибирской низменности в южной части п-ова Таймыр, севернее плато Путорана (70.5–71.5° N и 90.5–95.0° E). Административно территория входит в состав Таймырского Долгано-Ненецкого района Красноярского края. В ботанико-географическом отношении район исследования охватывает экотон лесотундры (подзоны северных лиственничных редколесий) и южных тундр Средней Сибири.

Климат суровый, континентальный, определяющий повсеместное распространение многолетней мерзлоты. Среднегодовая температура воздуха –12°C, средняя температура самого холодного месяца (января) –30°C. Холодный период с устойчивыми отрицательными среднемесячными температурами длится около 8 месяцев с октября по май. Лето относительно теплое, но короткое. Безморозный период – от 50 до 70 дней. Средняя температура самого теплого месяца (июля) +12°C. Годовое количество осадков в среднем 350 мм. Основная часть их выпадает летом, на холодный период приходится от 20 до 40 мм.

Рельеф преимущественно денудационный, поверхность изрезана густой сетью речных долин. Низменные аллювиальные и озерно-ледниковые равнины с большим числом термокарстовых озер и хасыреев (спущенные озера) сложены песками и суглинками, местами сильно заболочены. Рельеф возвышенных моренных равнин волнистый, пологохолмистый, иногда грядообразный с высотой холмов местами до 200 м над ур. м.

Повсеместное распространение многолетней мерзлоты обусловливает широкое распространение форм криогенного рельефа, с которым связана комплексность и мозаичность растительного покрова.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все многообразие природных ландшафтов и местообитаний, определяющих особенности распределения и ценотической приуроченности видов мхов, мы отнесли к нескольким основным типам.

Лиственничные редколесья и ерники. Лиственничные редколесья из *Larix sibirica* с хорошо выраженным (40–70%) кустарниковым ярусом из *Betula nana* широко распространены в лесотундре и описаны на юго-востоке изученного района (Нерпалах), где они развиваются на плоских и слабо наклоненных поверхностях водоразделов на высоких коренных террасах с суглинистыми почвами (рис. 3a). Зеленомошные ерники отличает отсутствие лиственницы, более густой кустарниковый ярус (покрытие 80–90%), в котором господствует *Betula nana*, и невысокое обилие трав и кустарничков. Моховой покров (80–90%) по общему видовому составу мало отличается от такового в лиственничных редколесьях.

Тундры. Зональные пятнистые осоково-кустарничково-моховые тундры с участием дриады *Dryas* spp. распространены на суглинистых почвах плакорных местообитаний (рис. 3b). Пятна суглинка частично заросшие, реже голые, занимают 10–40% площади. В аналогичных местообитаниях на почвах более легкого механического состава развиваются осоковые (*Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*) мохово-лишайниковые и лишайниково-моховые тундры, которые отличаются гомогенной структурой, отсутствием пятен голого грунта и более бедным видовым составом мхов. На слабо дренированных поверхностях водораздельных пространств и тяжелых суглинках широкое распространение имеют кочкарные пушицевые кустарничково-лишайниково-моховые тундры с доминированием *Eriophorum vaginatum* (50–70%) (рис. 3c), формирующей крупные (25–50 см

в диам. и 15–20 см выс.) кочки, все пространство между которыми заполнено гипновыми и сфагновыми мхами (общее покрытие варьирует от 25 до 50%). Хорошо дренированные и обдуваемые местообитания с песчаными почвами заняты кустарничково-лишайниковыми тундрами, в которых мхи малозаметны (покрытие 3–10%).

Болота представлены разнообразными низинными, переходными и верховыми сообществами, которые различаются по типу водно-минерального питания, определяющему особенности их структуры и флористического состава.

Осоково-гипновые сообщества с доминированием в травяном ярусе *Carex rotundata*, *C. chordorrhiza*, *C. rariflora* сравнительно широко распространены на богатых суглинистых грунтах в южных тундрах (рис. 3d). Они встречаются в хасыреях и за их пределами, формируя сплавины вокруг зарастающих термокарстовых озер (участки Батайка, Кыстыктах), реже в основании склонов песчаных холмов в местах выхода на поверхность грунтовых вод (Нерпалах). Особую группу низинных болот умеренно богатого питания представляют осоково-гипновые сообщества в основе из *Carex aquatilis* subsp. *stans* и видов рода *Warnstorfia* spp., в основном *W. pseudostraminea*. Они развиваются в зоне регулярного затопления вокруг крупных озер и в термокарстовых просадках среди тундрово-болотных комплексов.

Болота переходные представлены разнообразными осоково-сфагновыми и кустарниково (*Salix* spp., *Betula nana*)-осоково-моховыми сообществами с доминированием *Carex aquatilis* subsp. *stans* (рис. 3e), которые развиваются в приозерных депрессиях, занимают большие площади на месте хасыреев, а также встречаются небольшими фрагментами в термокарстовых просадках среди тундрово-болотных комплексов и плоскобугристых болот. В сообществах с хорошо выраженным кустарниковым ярусом из низкорослых ив и *Betula nana* моховой покров более разнообразный, в нем в разном соотношении участвуют виды гипновых и сфагновых мхов.

Болота верховые повсеместно встречаются на равнинных территориях юга Таймыра. Олиготрофные багульниково-пушицево-сфагновые, багульниково-морошково-сфагновые сообщества входят в состав плоскобугристых болот (рис. 3f) и разнообразных тундрово-болотных комплексов, где развиваются на плоских мерзлых участках или слегка выпуклых торфяных буграх, а также занимают обширные пространства в основании пологих склонов, занятых кочкарными тундрами. В молодых, неглубоких термокарстовых просадках (мочажинах) среди мерзлых торфяных бугров и в обводненных канавах вытянутой формы в плоскобугристых и деградирующих плоскобугристо-полигональных комплексах развиваются олиготрофные пушицево (*Eriophorum russeolum*)-сфагновые и осоково (*Carex rotundata*)-пушицево-сфагновые сообщества с доминированием *Sphagnum balticum* в моховом покрове.

Заросли ольховника. В лесотундре (Нерпалах) *Alnus fruticosa* нередко формирует кустарниковый ярус в лиственничных кустарничково-зеленомошных редколесьях, который не оказывает заметного влияния на видовой состав мохового покрова. В подзоне южных тундр (Батайка и Кыстыктах) заросли ольховника развиты по крутым склонам коренных берегов рек или формируют неширокие (5–10 м) полосы вдоль основания склонов. Напочвенный покров их пятнистого сложения, представлен лесными и болотными видами мхов.

Пойменные ивняки, образованные преимущественно ивой шерстистой *Salix lanata* (1.0–2.2 м выс., 50–80% покрытие), формируются в поймах рек на аллювии, испытывая регулярное затопление в половодье. При сокращении частоты и длительности затопления на высоких центральных частях пойм под ивами развивается сплошной и многовидовой моховой покров, в котором сочетаются лесные и болотные мхи.

Склоны речных долин и логов (рис. 3g) разной экспозиции и крутизны представляют особый тип местообитаний, на которых развиваются разнотравные луговины и мохово-травяно-кустарничковые сообщества. Нигде не занимая больших площадей, они широко распространены и отличаются наиболее высоким видовым разнообразием мхов.

Нивальные сообщества. Нивальные ивково (*Salix polaris*)-разнотравно-моховые сообщества формируются в основании и нижних частях крутых склонов логов северной экспозиции, где зачастую до начала августа задерживается снежный покров. Покрытие мохообразных составляет 40–100%.

Слабо задернованные субстраты моренных холмов. На выпуклых вершинах песчаных холмов (Нерпалах), где на поверхности аккумулирован каменистый материал, слабо сомкнутый покров образуют редкие криофитно-степные и горно-луговые травянистые растения и дерновинки мхов, которые растут на песке между камнями (рис. 3h).

Берега рек. Территория Авамской тундры имеет довольно густую речную сеть и сильно заозерена. Песчаные, заиленные и галечниковые берега водотоков и водоемов зарастают мхами, устойчивыми к регулярному затоплению.

В ходе геоботанических и ландшафтно-экологических исследований, проведенных на трех

Рис. 3. Основные типы местообитаний мхов: a – лиственничное редколесье ерниково-зеленомошное, b – осоково-кустарничково-моховая тундра с голыми пятнами суглинка, c – кочкарная кустарничково-пушицево (*Eriophorum vaginatum*)-сфагновая тундра, d – осоково-гипновое (*Scorpidium revolvens*) болото, e – кустарниково (*Salix* spp., *Betula nana*)-осоково-моховое болото в обширном заторфованном хасырее (на месте спущенного термокарстового озера), f – сочетание плоских мерзлых торфяных бугров и осоково-моховых мочажин в плоскобугристом комплексе, g – разнотравно-злаковый луг на пологом склоне северной экспозиции, h – лишайниково-тимьяново-разнотравное сообщество на вершине песчаного холма.

Fig. 3. Main types of habitats of mosses: a – dwarf birch (ernik)-green moss larch sparse forest, b – sedge-dwarf shrub-moss tundra with bare patches of loam, c – dwarf shrub-cotton grass (*Eriophorum vaginatum*) tussock-*Sphagnum* moss tundra, d – sedge-hypnum (*Scorpidium revolvens*) fen, e – shrubby (*Salix* spp., *Betula nana*)-sedge-moss mire in the vast peaty "khasyrey" (drained thermokarst lake area), f – combination of flat mounds and sedge-moss hollows in the flat-palsa mire complex, g – herb-grass meadow on the gentle slope of the northern exposure, h – lichen-*Thymus* sp.-grass community on the top of sandy hill.

ключевых участках (Нерпалах, Батайка, Кыстыктах), во флоре мхов Авамской тундры выявлено 179 видов. Аннотированный список видов дан ниже в алфавитном порядке. Для ряда видов, названия которых изменились в последнее время, приведены синонимы и краткие комментарии. Аннотация включает встречаемость вида в пределах каждого из трех ключевых участков (**I** – Нерпалах, **II** – Батайка, **III** – Кыстыктах) и предпочитаемые типы сообществ/местообитаний в порядке убывания частоты встречаемости. Для видов, обнаруженных не более трех раз, цитируются этикетки. Встречаемость в пределах ключевого участка оценена по шкале: Un – вид встречен 1 раз, R – редко (2–4 раза), Sp – спорадично (5–9 раз), Fr – часто (10 и более раз).

АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК

Abietinella abietina (Hedw.) M. Fleisch. – Un **I**; R **II**, **III**: мохово-травяно-кустарничковые сообщества на сухих склонах южной экспозиции,

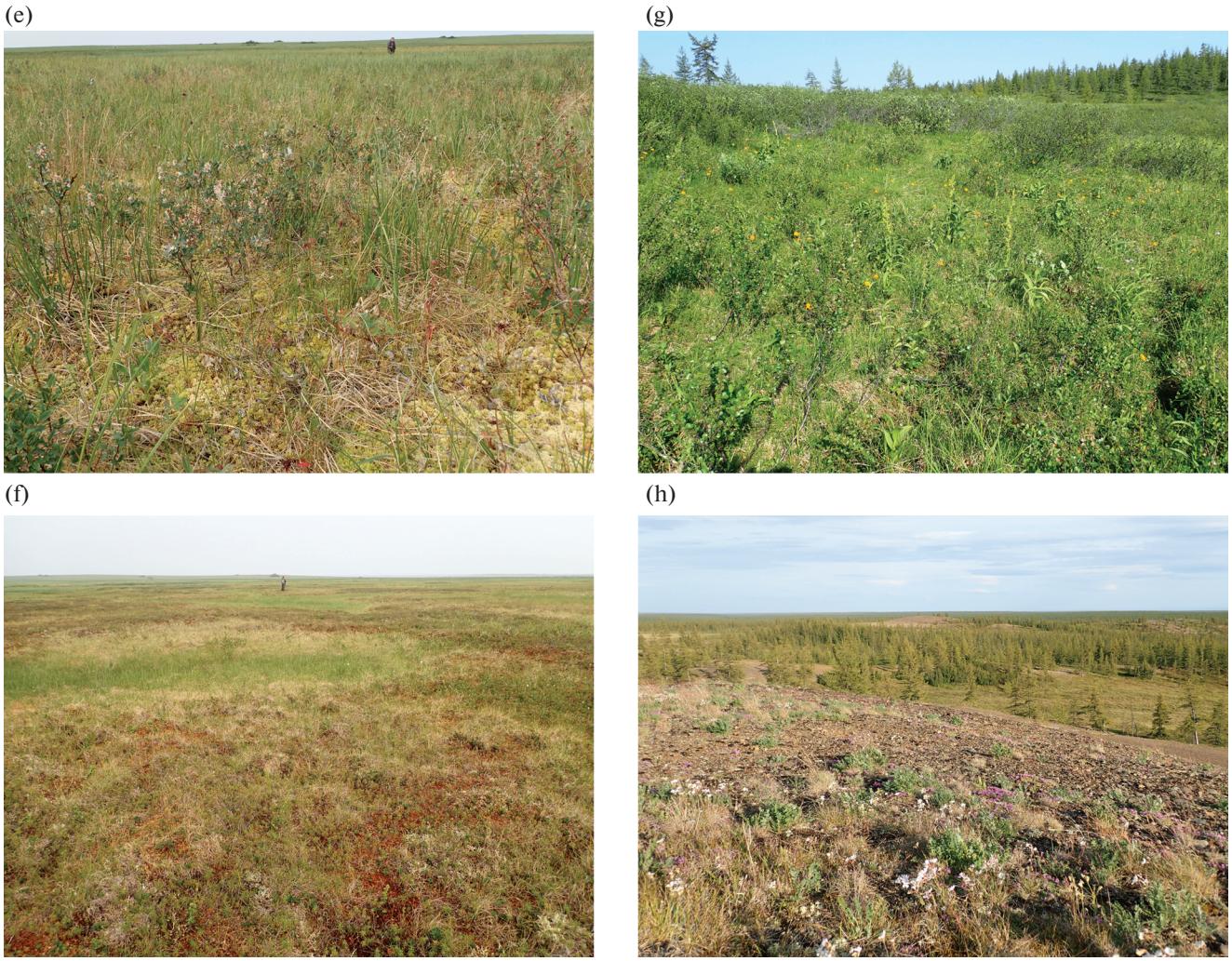


Рис. 3. Окончание.

лиственничные редколесья мохово-лишайниковые.

Aloina brevirostris (Hook. et Grev.) Kindb. – R **III**: разнотравная луговина на склоне южной экспозиции (70.94639°N, 91.25592°E), 06.08.2021, Лавриненко; слабо задернованный эрозионный участок склона коренного берега р. Кыстыктах (70.94797°N, 91.26497°E; 70.94803°N, 91.26672°E), 09.08.2021, Лавриненко. Довольно редкий арктомонтанный кальцефильный вид.

Amblystegium serpens (Hedw.) Schimp. – Un **II:** ивово-ерниково-сфагновое (*Sphagnum teres*) сообщество на пологом склоне в долине ручья (71.22396°N, 92.66496°E), 02.08.2021, Лапшина.

Aplodon wormskioldii (Hornem.) R. Br. – R **II:** осоково (*Carex aquatilis* subsp. *stans*)-гипново-сфагновое сообщество (71.22400°N, 92.66161°E), 28.07.2021, Лапшина; осоково (*Carex rotundata*)-гипновая мочажина в бугристо-топяном комплексе (71.20575°N, 92.59337°E), 01.08.2021, Лапшина. Арктический вид, обычно растет на разлагающихся трупах леммингов и экскрементах животных на болотах и в сырых полигональных тундрах.

Aquilonium plicatulum (Lindb.) Hedenäs, Schlesak et D. Quandt (*Stereodon plicatulus* Lindb.) – Sp **I**, **II**, **III**: кустарниково-осоково-моховые и кочкарные пушицевые кустарничково-лишайниково-моховые тундры, заросли тундровых кустарников, реже кустарничково-сфагновые сообщества на торфяных буграх. Согласно последним молекулярно-филогенетическим исследованиям *Stereodon plicatulus* Lindb. (*Hypnum plicatulum* (Lindb.) A. Jaeger) был выделен в самостоятельный род *Aquilonium* Hedenäs, Schlesak, D. Quandt (Schlesak et al., 2018).

Arctoa fulvella (Dicks.) Bruch et Schimp. – Un **I**: осоково (*Carex rariflora*)-моховое сообщество по

краю озера (71.05174°N, 93.69656°E), 23.07.2021, Лапшина.

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwägr. – Fr **I**, **II**, **III**: лиственничные редколесья, заболоченные тундры, моховые болота, заросли кустарников.

A. turgidum (Wahlenb.) Schwägr. – Fr **I**, **II**, **III**: лиственничные редколесья, различные типы тундр и болот, заросли кустарников.

Bartramia ithyphylla Brid. – Un **III:** верхняя часть крутого склона коренного берега р. Кыстыктах юго-восточной экспозиции (71.22400°N, 92.66161°E), 04.08.2021, Лапшина. Весьма обычный в Арктике арктомонтанный вид, но на исследованной территории встречен только один раз. Очень редкая встречаемость вида отмечена также для окрестностей пос. Кресты (Западный Таймыр) (Kannukene, Matveyeva, 1986). Как редкий вид приводится для флоры мхов низовьев р. Чугорьяха (Гыданский полуостров) (Czernyadjeva, 1994).

Brachythecium albicans (Hedw.) Schimp. – Un **I;** R **II:** разнотравно-злаковая луговина на склоне к долине руч. Нерпалах южной экспозиции (71.05872°N, 93.71269°E), 24.07.2021, Лавриненко; верхняя часть крутого склона коренного берега р. Дудыпты (71.218337°N, 92.650181°E), 04.08.2021, Лапшина; ерниково-разнотравное сообщество в распадке на юго-восточном крутом склоне (70.94341°N, 91.24123°E), 08.08.2021, Лапшина.

B. cirrosum (Schwägr.) Schimp. – Un **II**: кустарничково-осоково-гипновое заболоченное сообщество в притеррасной части поймы р. Дудыпты (71.21791°N, 92.64832°E), 31.07.2021, Лапшина.

B. mildeanum (Schimp.) Schimp. – Sp **I**, **II**, **III**: сырые луговины, заросли ивняков и ольховника в долинах рек и ручьев.

B. salebrosum (F. Weber et D. Mohr) Schimp. – Un **I**, **II**; R **III**: заросли ольховника на склонах в долинах рек и ручьев.

B. turgidum (Hartm.) Kindb. – R **I**; Un **III**: травяно-моховые сообщества на склонах в речных долинах.

Brideliella demetrii (Renauld et Cardot) Fedosov, M. Stech et Ignatov (*Oncophorus demetrii* (Renauld et Cardot) Hedenäs) – Sp **I**, **III**; Fr **II**: осоково-гипновые болота, кустарниково-осоково-моховые заболоченные тундры. Два вида, ранее относимые к роду *Oncophorus* – *O. demetrii* и *O. wahlenbergii* (Hedenäs, 2018), недавно были помещены в новый описанный род *Brideliella* (Fedosov et al., 2021).

B. wahlenbergii (Brid.) Fedosov, M. Stech et Ignatov (*Oncophorus wahlenbergii* Brid.) – R **I**, **II**; Un **III**: Осоково-гипновые и кустарничково-осоково-сфагновые болота, ерниково-осоковые сообщества.

Bryoerythrophyllum recurvirostrum (Hedw.) P.C. Chen – Un **I**; R **II**; F **III**: пятнистые кустарничково-осоково-моховые тундры, на пятнах голого грунта; травяно-моховые сообщества на склонах речных долин, в нишах на голой почве.

Bryum algovicum Sendtn. ex Müll. Hal. – Un **I:** лишайниково-разнотравная группировка на вершине песчаного моренного холма с аккумулированным на поверхности каменистым материалом (71.05627°N, 93.72053°E), 26.07.2021, Лавриненко.

B. arcticum (R. Br.) Bruch et Schimp. – Un **II**: осоково (*Carex aquatilis* subsp. *stans*)-вейниково-моховое сообщество в мочажине в тундрово-болотном комплексе (71.22749°N, 92.65871°E), 02.08.2021, Ганасевич.

B. caespiticium Hedw. – Un **II**; R **III**:, травяно-моховые сообщества на сухих склонах южной экспозиции в речных долинах.

B. cyclophyllum (Schwägr.) Bruch et Schimp. – Un **II**: пойма р. Дудыпты, берег термокарстового озера (71.21641°N, 92.65125°E), 31.07.2021, Лапшина.

B. elegans Nees – Un **I, III:** луговина среди ерника на склоне в долине ручья, под уступом (71.05772°N, 93.70914°E), 24.07.2021, Лапшина; заросли ольховника (70.94761°N, 91.31258°E), 07.08.2021, Лавриненко.

B. neodamense Itzigs. – R **II**, Sp **III**: осоково-гипновые болота, в виде незначительной примеси среди других мхов.

B. pallens Sw. ex anon. – Un **I**; R **III**: берега рек и ручьев, на голой почве.

B. pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb. – Fr **I**, **II**, **III**: заболоченные лиственничные редколесья и заросли кустарников, осоково-гипновые болота.

B. rutilans Brid. – Un **III**: заросли *Arctophila fulva* на берегу реки (70.94694°N, 91.25961°E), 06.08.2021, Лавриненко.

B. wrightii Sull. et Lesq. – R **II**, Un **III**: пятнистые кустарничково-осоково-моховые тундры, на пятнах голого грунта. Арктический кальцефильный вид.

Bucklandiella microcarpa (Hedw.) Bedn.-Ochyra et Ochyra – Un **I:** галечниковая отмель на левом берегу р. Нерпалах (71.05289°N, 93.72134°E), 25.07.2021, Лапшина.

Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb. – R **I**, **II**: ивняки в долинах рек, берега рек и ручьев.

C. giganteum (Schimp.) Kindb. subsp. ***sibiricum*** Ignatova et Czernyadjeva – Un **I**, **III**; R **II**: термокарстовые просадки в тундре, осоково-гипновые болота. Новый подвид *C. giganteum* subsp. *sibiricum*, описанный в результате проведенной ревизии ро-

да *Calliergon*, распространен в азиатской части России, в то время как типовой имеет преимущественное распространение в европейской части России и встречается также в Западной и Южной Сибири и на Дальнем Востоке (Ignatova et al., 2021).

C. richardsonii (Mitt.) Kindb. – Sp **I**, **III**; Fr **II**: осоково-гипновые и кустарниково-осоково-моховые болота.

Calliergonella lindbergii (Mitt.) Hedenäs – Sp **I**, **II**: регулярно заливаемые берега рек и ручьев, заросли ивняков.

Campylium bambergeri (Schimp.) Hedenäs, Schlesak et D. Quandt (*Stereodon bambergeri* (Schimp.) Lindb.) – Un **II:** пятнистая кустарничково-осоково-моховая тундра, на пятнах грунта (71.21723°N, 92.67318°E), 30.07.2021, Ганасевич.

C. longicuspis (Lindb. et Arnell) Hedenäs – R **II:** плоская западина в кустарничково-осоково (*Carex bigelowii* subsp. *arctosibirica*)-моховой тундре, в дерновине *Drepanocladus brevifolium* (71.22054°N, 92.65468°E), 28.07.2021, Лапшина; пятнистая кустарниково-осоково-моховая тундра, на глинистых пятнах (71.21661°N, 92.67673°E) 30.07.2021, Лапшина; такое же местообитание (71.21714°N, 92.67183°E), 30.07.2021, Лавриненко. Редкий вид, встречается в России, в основном, в Арктике – Новая Земля, Таймыр, Анабарское плато, Полярный Урал, Чукотка и в горах – Якутия, Алтай (Ignatov et al., 2022).

C. stellatum (Hedw.) C.E.O. Jensen – R **I**; Fr **II**; Sp **III**: осоково-гипновые болота, среди других мхов.

Catoscopium nigritum (Hedw.) Brid. – Un **I**; R **II**, **III**: кустарничково-осоково-моховые и мохово-лишайниковые тундры.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. – Sp **I**, **II**; Fr **III**: сухие склоны южной экспозиции, реже кустарничково-мохово-лишайниковые тундры и лиственничные редколесья.

Cinclidium arcticum (Bruch et Schimp.) Schimp. – Un **I, II**: пушицево-осоково-гипновое болото на пологом склоне холма (71.05564°N, 93.72271°E), 26.07.2021, Лапшина; пятнистая кустарниково-осоково-моховая тундра (71.21775°N, 92.67146°E), 29.07.2021, Лапшина.

C. latifolium Lindb. – R **II**: осоково-гипновые и кустарниково-осоково-моховые болотные сообщества в хасыреях и поймах рек.

C. stygium Sw. – R **I**; Un **III**: осоково-гипновые присклоновые болота богатого грунтового питания.

C. subrotundum Lindb. – Fr **I**, **II**, **III**: осоково-гипновые и кустарниково-осоково-гипновые болота.

Climacium dendroides (Hedw.) F. Weber et D. Mohr – Sp **II**: заросли кустарниковых ив и ольховника в долине р. Дудыпты.

Conostomum tetragonum (Hedw.) Lindb. – R **I**, **II**, **III**: пятнистые кустарничково-осоково-моховые тундры, на голых пятнах.

Cynodontium tenellum (Schimp.) Limpr. – Un **III**: верхняя часть склона коренного берега р. Кыстыктах юго-восточной экспозиции (71.22400°N, 92.66161°E), 04.08.2021, Лапшина.

Cyrtomnium hymenophylloides (Huebener) T.J. Kop. – Un **II:** кустарниково-осоково-лишайниково-моховая тундра (71.21358 °N, 92.68612 °E), 30.07.2021, Ганасевич.

Dicranella cerviculata (Hedw.) Schimp. – R **I**, **III**: мерзлые торфяные бугры в плоскобугристых болотных комплексах, на голом торфе.

D. crispa (Hedw.) Schimp. – Un **II:** ивняк в долине ручья (71.22175°N, 92.67122°E), 02.08.2021, Лавриненко.

D. grevilleana (Brid.) Schimp. – Un **I, III:** лиственничное редколесье кустарниково-зеленомошно-лишайниковое (71.04603°N, 93.72135°E), 25.07.2021, Лапшина; кочкарная пушицевая кустарничково-лишайниково-моховая тундра (70.95229°N, 91.25443°E), 05.08.2021, Лапшина.

D. heteromalla (Hedw.) Schimp. – R **II**: ивово (*Salix reptans*)-моховые тундры в пойме р. Дудыпты, на глинистых пятнах.

D. humilis R. Ruthe – Un **III:** кочкарная пушицевая кустарничково-сфагновая тундра, на глинистых пятнах (70.95215°N, 91.25641°E), 05.08.2021, Лапшина.

D. subulata (Hedw.) Schimp. – R **II**; Un **III**: кустарничково-осоково-моховые и кочкарные пушицевые кустарничково-лишайниково-моховые тундры, на глинистых пятнах.

D. acutifolium (Lindb. et Arnell) C.E.O. Jensen ex I.J. Weinm. – Fr **I**, **II**; Sp **III**: лиственничные редколесья, заросли ольховника, кустарничково-моховые тундры и ерники.

D. bonjeanii De Not. – Un **II**: разреженный осоково (*Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*)-гипновый ерник, в напочвенном покрове вместе с *D. acutifolium* (70.22510°N, 92.66573°E), 02.08.2021, Лапшина.

D. elongatum Schleich. ex Schwägr. – Fr **I**, **II**, **III**: кустарничково-сфагновые сообщества на мерзлых торфяных буграх, осоково-кустарниково-мо-

ховые и мохово-лишайниковые тундры, заросли кустарников, лиственничные редколесья.

D. flexicaule Brid. – Sp **I**; F **II**: лиственничные редколесья, моховые ерники, нивальные разнотравно-моховые луговины на склонах логов.

D. fuscescens Turn. – R **I**; Un **II**: лиственничные редколесья.

D. laevidens R.S. Williams – Fr **I**, **II**, **III**: кустарничково-сфагновые и кустарниково-моховые болота, тундры, заросли кустарников, лиственничные редколесья.

D. leioneuron Kindb. – R **I**, **II**; Sp **III**: кустарниково-осоково-моховые болота и тундры.

D. majus Sm. – Sp **I**, **II**: нивальные разнотравно-моховые луговины по склонам логов, лиственничные редколесья.

D. spadiceum J.E. Zetterst. – Sp **I**; R **II**, **III**: нивальные разнотравно-моховые луговины на склонах логов, лиственничные редколесья.

Distichium capillaceum (Hedw.) Bruch et Schimp. – Sp **II**; R, **III**: кустарничково-осоково-моховые пятнистые тундры, среди других мхов и на пятнах голого грунта.

D. inclinatum (Hedw.) Bruch et Schimp. – Un **III**: пятнистая кустарничково-осоково-моховая тундра, на пятнах голого грунта (70.94744°N, 91.25286°E), 06.08.2021, Лавриненко.

Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst. – R **I**; Un **III:** берег р. Нерпалах (71.05621°N, 93.71424°E), 26.07.2021, Лапшина; термокарстовая просадка с небольшим озерком в центре (71.05717°N, 93.69517°E), 27.07.2021, Лапшина; заросли *Arctophila fulva* на берегу реки (70.94694°N, 91.25961°E), 06.08.2021, Лавриненко.

D. brevifolius (Lindb.) Warnst. (*Pseudocalliergon brevifolium* (Lindb.) Hedenäs) – Un **I**; Sp **II**, **III**: осоково-гипновые торфяные болота и термокарстовые просадки в тундрово-болотных комплексах.

D. lycopodioides (Brid.) Warnst. (*Pseudocalliergon lycopodioides* (Brid.) Hedenäs) – Un **II**; **R III**: термокарстовые просадки в тундрово-болотных комплексах.

D. polygamus (Schimp.) Hedenäs – Un **III**: заросли ольховника на дюнообразных песчаных холмах (70.94675°N, 91.31273°E), 07.08.2021, Лапшина.

D. sendtneri (Schimp. ex H. Müll.) Warnst. – Un **III**: ивово-осоково (*Carex rotundata*)-гипновое сообщество в тундрово-болотном комплексе (70.95036°N, 91.30767°E), 07.08.2021, Лапшина.

D. trifarius (F. Weber et D. Mohr) Broth. ex Paris (*Pseudocalliergon trifarium* (F. Weber et D. Mohr) Loeske) – Un **II**; **R III**: осоково-гипновые болота, в виде незначительной примеси среди других мхов.

Encalypta alpina Sm. – Un **III**: разнотравная луговина на крутом склоне коренного берега р. Кыстыктах южной экспозиции (70.94672°N, 91.25833°E), 06.08.2021, Лавриненко.

E. longicollis Bruch – Un **II**: пятнистая кустарничково-осоково-моховая тундра (71.21775°N, 92.67146°E), 30.07.2021, Лапшина.

E. rhaptocarpa Schwägr. – R **I**, **III**; Un **II**: травяно-моховые сообщества на сухих, хорошо освещенных склонах в долинах рек, пятнистые кустарничково-осоково-моховые тундры, на пятнах грунта.

Eurhynchiastrum pulchellum (Hedw.) Ignatov et Huttunen – R **III**: травяно-моховые и кустарниково-моховые сообщества в верхней части склона коренного берега р. Кыстыктах.

Flexitrichum flexicaule (Schwägr.) Ignatov et Fedosov (*Ditrichum flexicaule* (Schwägr.) Hampe) – Sp **I**; R **II**; Un **III**: кустарничково-осоково-моховые и лишайниково-моховые тундры.

F. gracile (Mitt.) Ignatov et Fedosov – Sp **II**; Un **III**: кустарничково-осоково-моховые и лишайниково-моховые тундры.

Fissidens osmundoides Hedw. – R **I**: луговина среди ерника на склоне в долине ручья, под уступом (71.05772°N, 93.70914°E), 24.07.2021, Лапшина; кустарничково-осоково-моховая тундра (71.05771°N, 93.71287°E), 26.07.2021, Ганасевич.

Funaria hygrometrica Hedw. – R **III**: разнотравная луговина на склоне коренного берега р. Кыстыктах южной экспозиции (70.94672°N, 91.25833°E), 06.08.2021, Лавриненко; нижняя часть крутого склона коренного берега р. Кыстыктах, на голой суглинистой почве (70.94803°N, 91.26672°E), 09.08.2021, Лавриненко.

Hamatocaulis lapponicus (Norrl.) Hedenäs – Un **I**, **III; R II**: по берегам и в воде небольших термокарстовых озер.

H. vernicosus (Mitt.) Hedenäs – Fr **II**; R **III**: кустарниково-осоково-моховые и осоково-гипновые болота.

Helodium blandowii (F. Weber et D. Mohr) Warnst. – Un **II**: ивняк в основании крутого склона к долине р. Дудыпты (71.21786°N, 92.65042°E), 03.08.2021, Лавриненко.

Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp. – Fr **I**, **II**, **III**: пятнистые кустарничково-осоково-моховые и мохово-лишайниковые тундры, заросли кустарников, лиственничные редколесья.

Hypnum cupressiforme Hedw. – Un **III**: ерниково-разнотравное сообщество в распадке на крутом склоне юго-восточной экспозиции (70.94341°N, 91.24123°E), 08.08.2021, Лапшина.

Isopterygiella pulchella (Hedw.) Ignatov et Ignatova (*Isopterygiopsis pulchella* (Hedw.) Iwats.) – Un **III:** верхняя часть крутого склона коренного берега р. Кыстыктах юго-восточной экспозиции (71.22400°N, 92.66161°E), 04.08.2021, Лапшина.

Isopterygiopsis catagonioides (Broth.) Ignatov et Ignatova – Un **III**: ерниково-разнотравное сообщество в распадке на крутом склоне юго-восточной экспозиции (70.94341°N, 91.24123°E), 08.08.2021, Лапшина.

Согласно E.A. Ignatova, M.S. Ignatov (2020) все азиатские растения, которые ранее указывались как *Isopterygiopsis muelleriana* следует относить к *I. catagonioides*.

Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wilson – R **I**, **III**; Un **II**: тундры, заросли кустарников, берега рек и озер, на голой почве, реже среди других мхов.

Loeskypnum badium (C. Hartm.) H.K.G. Paul – Fr **I**, **II**; Sp **III**: осоково-гипновые болота, кустарниково-осоково-моховые заболоченные тундры.

Meesia hexasticha (Funck) Bruch – R **II**: пятнистая кустарничково-осоково-моховая тундра, на голых пятнах (71.21775°N, 92.67146°E; 71.21326°N, 92.69042°E), 30.07.2021, Лапшина; такое же местообитание (71.21723°N, 92.67318°E), 30.07.2021, Ганасевич.

Ранее для Таймыра *M. hexasticha* не приводилась. Редкий вид, ближайшие его находки в Архангельской и Мурманской областях, известен также в Якутии и на Чукотке (Ignatov et al., 2018).

M. longiseta Hedw. – R **I**, **II**: осоково-гипновые болота, в виде незначительной примеси среди других мхов.

M. minor Brid. – Un **III**: пятнистая кустарничково-травяно-моховая тундра, на пятнах грунта (70.94681°N, 91.25114°E), 05.08.2021, Лавриненко.

Впервые для территории России этот вид был приведен А.Л. Абрамовой (Abramova, 1956) как *Meesia uliginosa* Hedw. var. *minor* (Brid.) F. Weber et D. Mohr. Потом долгое время таксон не упоминался в бриологических работах, но в 2020 г. L. Hedenäs (2020) опубликовал статью, в которой на основании молекулярных и морфологических исследований показал, что *M. uliginosa* представлена тремя видами – *M. uliginosa* Hedw., *M. minor* Brid и *M. minutissima* Hedenäs. В этом же году В.Э. Федосов опубликовал находку *M. minor* для о. Диксон (Западный Таймыр) (Fedosov et al., 2020), а 2021 г. отметил местонахождения этого вида в целом ряде регионов России (европейская и сибирская Арктика, Алтай, Якутия, Магаданская обл., Камчатка, острова Беринга и Сахалин) (Ellis et al., 2021). Недавно вид был обнаружен и на Чукотке (Ellis et al., 22). *M. minor* морфологически хорошо отличается от *M. uliginosa* желто-коричневыми зубцами экзостома с хорошо развитой орнаментацией на их поверхностях, крупными спорами и короткой ножкой спорофита.

M. triquetra (L. ex Jolycl.) Ångstr. – Un **I**; Fr **II**; Sp **III**: осоково-гипновые болота.

M. uliginosa Hedw. – Sp **I**; R **II**; Un **III**: осоково-гипновые болота, кустарниково-осоково-моховые заболоченные тундры.

Myurella julacea (Schwägr.) Schimp. – Sp **II**; R **III**: пятнистые кустарничково-осоково-моховые тундры, по краям пятен голого грунта.

M. tenerrima (Brid.) Lindb. – Sp **II;** R **III**: пятнистые кустарничково-осоково-моховые тундры, по краям пятен голого грунта.

Niphotrichum elongatum (Frisvoll) Bedn.-Ochyra et Ochyra – R **III:** каменистое днище лога на месте длительного залеживания снега (70.94500°N, 91.24667°E), 04.08.2021, Лапшина; нивальное ивково-травяно-моховое сообщество (70.94475°N, 91.24605°E), 05.08.2021, Лавриненко.

Сравнительно недавно описанный вид, в настоящее время на территории России известны его находки в европейской части, на Кавказе, Чукотке, Камчатке, в Хабаровском крае, на Командорах и Курильских островах (Ignatov et al, 2017; Ivanov et al., 2017), для Таймыра приводится впервые.

N. panschii (Müll. Hal.) Bedn.-Ochyra et Ochyra – Un **II:** пятнистая кустарничково-осоково-моховая тундра (71.21389°N, 92.68678°E), 30.07.2021, Лавриненко.

Oncophorus integerrimus Hedenäs – Un **III**: ерниково-разнотравное сообщество в распадке на юго-восточном крутом склоне (70.94341°N, 91.24123°E), 08.08.2021, Лапшина.

Сравнительно недавно описанный вид (Hedenäs, 2017), на Таймыре ранее не был отмечен, распространен преимущественно в арктических регионах.

Orthothecium strictum Lorentz – Sp **II**; Un **III**: пятнистые кустарничково-осоково-моховые тундры, на голых глинистых пятнах, в виде незначительной примеси среди других мхов и печеночников.

Paludella squarrosa (Hedw.) Brid. – R **I**; Sp **II**; Un **III**: осоково-гипновые болота в местах выхода грунтовых вод.

Philonotis fontana (Hedw.) Brid. – R **I**, **III**: берега рек и ручьев, осоково-гипновые болота в местах выхода грунтовых вод.

P. tomentella Molendo – R **I**, **II**: берега рек и ручьев, осоково-гипновые болота в местах выхода грунтовых вод.

Plagiomnium curvatulum (Lindb.) Schljakov – R **I**; Un **II**: лиственничное редколесье кустарниково-зеленомошно-лишайниковое на склоне долины ручья (71.05102°N, 93.72351°E), 25.07.2021, Лапшина; заросли ольховника (71.05103°N, 93.72305°E), 25.07.2021, Лавриненко; заросли ольховника на крутом склоне коренного берега р. Дудыпты (71.21755°N, 92.66290°E), 30.07.2021, Лапшина.

P. ellipticum (Brid.) T.J. Kop. – Sp **I**; Un **II**, **III**: регулярно заливаемые в паводки и половодья осоково-моховые ивовые заросли в долинах рек и ручьев.

Plagiothecium berggrenianum Frisvoll – Un **II**, **III**: кочкарные пушицевые кустарничково-лишайниково-моховые тундры (71.22303°N, 92.64350°E), 02.08.2021, Лавриненко; такое же местообитание (70.94553°N, 91.24822°E), 05.08.2021, Лавриненко.

P. denticulatum (Hedw.) Schimp. – R **I, II**: лиственнично-ольховниковое редколесье (71.05695°N, 93.68195°E), 27.07.2021, Лапшина; заросли ольховника на крутом склоне в долине р. Дудыпты (71.21755°N, 92.66290°E), 30.07.2021, Лапшина.

P. svalbardense Frisvoll – Un **II**: ивово-ольховниковые заросли в притеррасной части поймы р. Дудыпты (71.21700°N, 92.66403°E), 30.07.2021, Лавриненко.

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. – Fr **I**; Sp **II**, **III**: лиственничные редколесья, заросли ольховника, кустарничково-осоково-моховые тундры.

Pogonatum dentatum (Brid.) Brid. – R **I**; Fr **II**; Un **III**: кустарничково-лишайниковые и кустарничково-осоково-моховые тундры, береговые склоны, на голой почве.

P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv. – Sp **I**, **III**; Un **II**: нарушенные и эродированные участки в тундрах, моренные песчаные холмы с аккумулированным на поверхности каменистым материалом, берега рек.

Pohlia bulbifera (Warnst.) Warnst. – R **II**; Un **III**: берега рек и ручьев, на грубозернистом аллювии.

P. cruda (Hedw.) Lindb. – Un **I**; R **II**, **III**: травяно-моховые и кустарничково-моховые сообщества в верхней части крутых склонов коренных берегов рек, реже на глинистых пятнах в тундрах.

P. crudoides (Sull. et Lesq.) Broth. – R **II**; Un **III**: кустарничково-лишайниковые тундры.

P. drummondii (Müll. Hal.) A.L. Andrews – Un **II**, **III**: нивальные ивково-травяно-моховые сообщества, ивняки.

P. filum (Schimp.) Märt. – Un **I**; R **II**, **III**: берега рек и ручьев, на грубозернистом аллювии.

P. nutans (Hedw.) Lindb. – F **I**, **II**, **III**: лиственничные редколесья, заросли кустарников, тундры, кустарниково-осоково-моховые болота.

P. proligera (Lindb. ex Breidl.) Lindb. ex H. Arnell – R **I**, **III;** Un **II**: травяно-моховые и ерниково-моховые сообщества в верхних частях склонов логов и коренных берегов рек.

P. wahlenbergii (F. Weber et D. Mohr) A.L. Andrews – Un **I**: регулярно заливаемый берег р. Нерпалах (71.05621°N, 93.71424°E), 26.07.2021, Лапшина.

Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G.L. Sm. – R **I**, **III**; Sp **II**: лиственничные редколесья, заросли ольховника.

Polytrichum commune Hedw. – Un **I**, **II**; R **III**: лиственничные редколесья, заросли ольховника.

P. hyperboreum R. Br. – Fr **I**, **II**, **III**: кустарничково-мохово-лишайниковые тундры.

P. jensenii I. Hagen – R **I**; Fr **II**, **III**: кустарниково-осоково-моховые и осоково-гипновые болота, кочкарные пушицевые кустарничково-лишайниково-моховые тундры, регулярно заливаемые луга и ивняки в поймах рек.

P. juniperinum Hedw. – Sp **I**; R **II**: лиственничные редколесья, травяно-моховые и кустарниково-моховые сообщества в верхних частях склонов логов и коренных берегов рек.

P. piliferum Hedw. – Fr **I**; Sp **II**; Un **III**: мохово-разнотравные сообщества на вершинах и склонах моренных холмов, заросли ольховника, на песчаной почве.

P. strictum Brid. – Fr **I**, **II**, **III**: кустарничково-сфагновые сообщества на мерзлых торфяных буграх, кустарничково-осоково-моховые и мохово-лишайниковые тундры, заросли кустарников, лиственничные редколесья.

Pseudobryum cinclidioides (Huebener) T.J. Kop. – R **I**, **II**; Un **III**: регулярно заливаемые ивняки вдоль русел ручьев.

Psilopilum cavifolium (Wilson) I. Hagen – Un **I**, **III:** R **II**: пятнистые кустарничково-осоково-моховые тундры и нивальные ивково-травяно-моховые сообщества, на пятнах голого грунта.

P. laevigatum (Wahlenb.) Lindb. – Un **I**: R **II**: кустарничково-лишайниковая тундра, на пятнах грунта (71.06055°N, 93.71464°E), 24.07.2021, Лавриненко; такое же местообитание (71.22494°N, 92.64558°E), 02.08.2021, Лавриненко; ивово (*Salix reptans*)-разнотравное сообщество в пойме р. Дудыпты, участки голого глинистого грунта (71.21517°N, 92.65224°E), 31.07.2021, Лапшина.

Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not. – Un **I**; R **II**: лиственничные редколесья и зеленомошные ерники.

Racomitrium lanuginosum (Hedw.) Brid. – Fr **I**, **II**, **III**: кустарничково-лишайниковые и кустарничково-осоково-моховые тундры, мохово-разнотравные сообщества на вершинах и склонах песчаных моренных холмов, песчано-галечниковые отмели по берегам ручьев.

Rhizomnium andrewsianum (Steere) T.J. Kop. – R **I**; Un **III**: кустарничково-мохово-разнотравные луговины, ложбины стока в ерниково-осоково-моховых тундрах, заросли ольховника.

R. pseudopunctatum (Bruch et Schimp.) T.J. Kop. – Un **I**; R **II**: ивово-ольховниковые заросли в основании склонов коренных берегов рек и логов.

Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst. – Un **II:** кустарниково-вейниково-моховое сообщество в пойме р. Дудыпты (71.21537°N, 92.65899°E), 31.07.2021, Ганасевич.

Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb. – Sp **I**, **III**; Fr **II**: травяно-моховые и кустарниково-моховые сообщества в верхних частях сухих, хорошо прогреваемых склонов коренных берегов рек и логов, реже в кустарничково-осоково-моховых тундрах.

Saelania glaucescens (Hedw.) Broth. – Un **I**; R **II**: кустарниково-травяно-моховые сообщества в верхних частях склонов коренных берегов рек и логов, на глинистых пятнах в тундрах.

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske – Fr **I**, **II**, **III**: лиственничные редколесья, различные типы тундр и болот, заросли кустарников по берегам рек и ручьев.

Sarmentypnum exannulatum (Schimp.) Hedenäs (*Warnstorfia exannulata* (Schimp.) Loeske) – Sp **I**; Fr **II**, **III**: осоково-гипновые болота, обводненные термокарстовые понижения в тундрово-болотных комплексах, в местах выхода грунтовых вод.

S. sarmentosum (Wahlenb.) Tuom. et T.J. Kop. (*Warnstorfia sarmentosa* (Wahlenb.) Hedenäs) – Fr **I**, **II**, **III**: осоково-гипновые болота.

Schistidium sordidum I. Hagen – Un **III:** каменистое днище лога (70.94500°N, 91.24667°E), 04.08.2021, Лапшина.

Sciuro-hypnum reflexum (Starke) Ignatov et Huttunen – Un **I:** заросли ольховника (71.05675°N, 93.68200°E), 27.07.2021, Лавриненко.

Scorpidium revolvens (Sw. ex anon.) Rubers – Fr **I**, **II**, **III**: осоково-гипновые болота.

S. scorpioides (Hedw.) Limpr. – Un **I**; R **II, III**: осоково-гипновые болота.

Sphagnum alaskense R.E. Andrus et Janssens – Un **II, III**: кустарничково-пушицево-моховое сообщество на плоском торфяном бугре в тундрово-болотном комплексе (71.23191°N, 92.64468°E), 02.08.2021, Ганасевич; такое же местообитание (70.96588°N, 91.27274°E), 06.08.2021, Ганасевич.

S. angustifolium (Russow) C.E.O. Jensen – R **II**; Un **III**: лиственничные редколесья, моховые ерники, заболоченные кустарниково-моховые тундры.

S. aongstroemii Hartm. – Sp **I**, **III**; R **II**: кустарниково-осоково-моховые болота и кочкарные пушицевые кустарничково-лишайниково-моховые тундры.

S. arcticum Flatberg et Frisvoll – Un **I:** сплошной плотный ковер в нижней (почти вертикальной) части крутого склона моренного холма, занятого лиственничным редколесьем, в месте его примыкания к осоково (*C. rariflora*)-гипновой мочажине. Определил А.И. Максимов.

S. balticum (Russow) C.E.O. Jensen – Fr **I**, **III**; Sp **II**: кустарничково-сфагновые сообщества на торфяных буграх в плоскобугристых болотных и тундрово-болотных комплексах, кочкарные пушицевые кустарничково-лишайниково-моховые тундры.

S. beringiense A.J. Shaw, R.E. Andruws et B. Shaw – Un **I**; Fr **II**; R **III**: кустарниково-осоково-моховые торфяные болота и заболоченные тундры.

S. capillifolium (Ehrh.) Hedw. – Sp **I**, **II**; Fr **III**: кустарничково-сфагновые сообщества на торфяных буграх в плоскобугристых болотных и тундрово-болотных комплексах, кочкарные пушицевые осоково-моховые тундры.

S. compactum Lam. et DC. – R **I**; Sp **II**, **III**: печеночниковые и печеночниково-сфагновые мочажины в плоскобугристых болотных комплексах.

S. girgensohnii Russow – R **II**: кустарничково-осоково-моховая тундра (71.22170°N, 92.65668°E), 02.08.2021, Ганасевич; мелкоерниковая осоково-лишайниково-моховая тундра (71.21861°N, 92.65486°E), 02.08.2021, Лавриненко.

S. inexpectatum Flatberg – Un **II:** осоково (*Carex aquatilis* subsp. *stans*)-сабельниково-гипновое сообщество в тундрово-болотном комплексе (71.21896°N, 92.64822), 02.08.2021, Лапшина. Образцы имеют промежуточные признаки между *S. inexpectatum* и *S. subsecundum*. Гиалодермис однослойный, но в гиалиновых клетках стеблевых листьев от 6 до 16 округлых, среднего размера пор, типичных для *S. inexpectatum*. Определил P. Lamkowski. Для Таймыра приводится впервые.

S. lenense H. Lindb. ex L.I. Savicz – Fr **I**, **III**; Sp **II**: кустарничково-сфагновые сообщества на торфяных буграх в плоскобугристых болотных и тундрово-болотных комплексах.

S. lindbergii Schimp. ex Lindb. – R **I:** осоково (*Carex rariflora*)-гипновое сообщество, примыкающее к песчаному моренному холму (71.05123°N, 93.70686), 25.07.2021, Лапшина; такое же местообитание (71.05121°N, 93.70679°E), 25.07.2021, Лапшина.

S. majus (Russow) C.E.O. Jensen – R **I:** пушицево (*Eriophorum russeolum*)-сфагновая мочажина в тундрово-болотном комплексе (71.05123°N, 93.70686°E), 27.07.2021, Лапшина; кустарничково (*Andromeda polifolia*)-осоково (*Carex rariflora*)-моховое болото (71.05165°N, 93.69642°E), 23.07.2021, Ганасевич.

S. mirum Flatberg et Thingsgaard – R **I**, **II**: осоково-моховые и кустарниково-осоково-моховые болота.

S. obtusum Warnst. – Un **I**; Fr **II**, **III**: осоково-сфагновые и кустарниково-осоково-сфагновые болота и мочажины в тундрово-болотных комплексах и хасыреях.

S. orientale L.I. Savicz – Fr **II**, **III**: кустарниково-осоково-моховые торфяные болота, заболоченные тундры и тундрово-болотные комплексы.

S. perfoliatum L.I. Savicz – R **II**; Fr **III**: пушицево-осоково-сфагново-гипновые мочажины в плоскобугристых болотных комплексах.

S. russowii Warnst. – Un **I:** осоково-моховое сообщество по краю озера (71.05174°N, 93.69656°E), 23.07.2021, Лапшина.

S. squarrosum Crome – Rn **I**; Fr **II**, **III**: осоково-сфагновые и кустарниково-осоково-сфагновые болота, плоские кочки и ковры в тундрово-болотных комплексах и хасыреях.

S. steerei R.E. Andrus – R **I**; Sp **II**: плоские сфагновые кочки и ковры среди осоково-гипновых сообществ в местах выходов грунтовых вод и в крупных хасыреях.

S. teres (Schimp.) Ångstr. – Sp **I**; F **II**; Un **III**: кустарниково-осоково-моховые болота, плоские кочки в тундрово-болотных комплексах и хасыреях.

S. warnstorfii Russow – F **I**, **II**, **III**: кустарниково-осоково-сфагновые болота в понижениях тундрово-болотных комплексов и в хасыреях, кочкарные пушицевые кустарничково-лишайниково-моховые и кустарничково-моховые тундры. Вид представлен двумя морфологическими типами. Наряду с типичными образцами широко распространены мхи с мелкими до средних размеров комиссуральными и угловыми порами (часто в триплетах) на наружной стороне веточных листьев. Мелкие кольчатые толстостенные поры встречаются не во всех листьях (Yousefi et al., 2019). Эту арктическую форму *S. warnstorfii* нередко ошибочно определяют как *S. rubellum*, который, по всей видимости, не встречается в азиатской части Арктики.

Streblotrichum convolutum (Hedw.) P. Beauv. (*Barbula convoluta* Hedw.) – Un **III**: разнотравная луговина на склоне коренного берега р. Кыстыктах южной экспозиции (70.94639°N, 91.25592°E), 06.08.2021, Лавриненко.

Stegonia pilifera (Brid.) H.A. Crum et L.E. Anderson – Un **II**: разнотравно-злаковая луговина на склоне южной экспозиции (71.21869°N, 92.63622°E), 31.07.2021, Лавриненко.

Stereodon holmenii (Ando) Ignatov et Ignatova – Sp **I**, **II**, **III**: лиственничные редколесья лишайниково-зеленомошные, кочкарные пушицевые кустарничково-лишайниково-моховые тундры, заросли ольховника.

S. pratensis (W.D.J. Koch ex Spruce) Warnst. (*Breidleria pratensis* (W.D.J. Koch ex Spruce) Loeske) – Un **III:** верхняя часть крутого склона коренного берега р. Кыстыктах юго-восточной экспозиции (71.22400°N, 92.66161°E), 04.08.2021, Лапшина.

S. subimponens (Lesq.) Broth. – Un **III**: пятнистая кустарничково-осоково-моховая тундра (70.94611°N, 91.25375°E), 09.08.2021, Лавриненко.

Straminergon stramineum (Dicks. et Brid.) Hedenäs – Fr **I**, **II**; Sp **III**: кустарниково-осоково-моховые болота и кочкарные пушицевые кустарничково-лишайниково-моховые тундры, заросли тундровых кустарников, реже кустарничково-сфагновые сообщества на торфяных буграх.

Symblepharis elongata (I. Hagen) Fedosov, M. Stech et Ignatov (*Oncophorus elongatus* (I. Hagen) Hedenäs) – Sp **I**, **II**: осоково-гипновые болота, заболоченные тундры и заросли кустарников. При ревизии рода *Oncophorus* для Скандинавии Л. Хеденас выделил *O. wahlenberii* var. *elongates* I. Hagen в самостоятельный вид *O. elongates* (Hedenäs, 2017), который позже был перемещен в род *Symblepharis* (Fedosov et al., 2021).

Syntrichia ruralis (Hedw.) F. Weber et D. Mohr – Sp **I**; Un **II**, **III**: мохово-разнотравные сообщества на вершинах песчаных моренных холмов, песчано-галечниковые отмели по берегам ручьев.

Tayloria splachnoides (Schleich. ex Schwägr.) Hook. – R **I**, **II**: лиственничное редколесье кустарничково-разнотравно-лишайниковое (71.04655°N, 93.72073°E), 25.07.2021, Ганасевич; ивняк в долине ручья (71.22175°N, 92.67122°E), 02.08.2021, Лавриненко.

Tetraplodon mnioides (Hedw.) Bruch et Schimp. – R **I**; Sp **II**; Un **III**: экскременты и кости животных (северного оленя).

T. paradoxus (R. Br.) I. Hagen – Un **II**: экскременты животных (71.22517°N, 92.65544°E), 29.07.2021, Лавриненко.

Tomentypnum involutum (Limpr.) Hedenäs et Ignatov – R **I**; Sp **II**: кустарничково-осоково-моховые тундры, на пятнах голого грунта; лиственничные редколесья кустарниково-зеленомошно-лишайниковые, заросли кустарников. Согласно недавно проведенным исследованиям (Hedenäs et al., 2020) выявлено, что род *Tomentypnum* в России представлен 4 видами, из них на Таймыре известно 3 (Ignatov et al., 2022). *T. involutum* в России является наиболее обычным видом рода в районах распространения вечной мерзлоты, особенно там, где имеются выходы карбонатных пород.

T. nitens (Hedw.) Loeske – Fr I, **II**; Sp **III**: тундры, кустарниково-моховые болота, лиственничные редколесья и заросли кустарников.

T. vittii Hedenäs et Ignatov – R **I**; Un **II**: лиственничное редколесье кустарниково-зеленомошно-лишайниковое на склоне в долине ручья (71.051027°N, 93.72351°E), 25.07.2021, Лапшина; луговина среди ерника на склоне в долине ручья (71.05722°N, 93.70914°E), 24.07.2021, Лапшина; ивово-пушицево (*E. angustifolium*)-моховое сообщество в тундрово-болотном комплексе (71.23197°N, 92.64327°E), 02.08.2021, Лапшина. Распространение этого недавно описанного вида на территории России (Hedenäs et al., 2020) нуждается в уточнении, для этого необходима ревизия объемного гербарного материала. На данный момент известно, что *T. vittii* является преимущественно ацидофильным видом и нередко растет в составе болотных комплексов, в которых доминируют сфагновые мхи (Ignatov et al., 2022).

Tortella fragilis (Hook. et Wils.) Limpr. – R **I**, **II**: травяно-моховые и кустарниково-моховые сообщества в верхних частях сухих, хорошо прогреваемых склонов коренных берегов рек и склонов логов, реже глинистые пятна в тундрах.

Tortula mucronifolia Schwägr. – Un **III**: верхняя часть крутого склона коренного берега р. Кыстыктах юго-восточной экспозиции (71.22400°N, 92.66161°E), 04.08.2021, Лапшина.

Warnstorfia fluitans (Hedw.) Loeske – Sp **I**; Fr **II**, **III**: кустарниково-осоково-моховые болота, пушицево-осоково-гипново-сфагновые мочажины в плоскобугристых комплексах, берега озер.

W. pseudostraminea (Müll. Hal.) Tuom. et T.J. Kop. – R **I**; Fr **II**, **III**: берега озер в зоне подтопления, понижения в болотных плоскобугристых и тундрово-болотных комплексах.

В ходе проведенных исследований была выявлена определенная закономерность в распределении видов мхов по основным типам обитаний.

В лиственничных редколесьях и ерниках основу сплошного мохового покрова составляют таежные виды – *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и печеночник *Ptilidium ciliare* с незначительной примесью *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*, *D. flexicaule*, *D. laevidens*, *Polytrichum commune*, *Pohlia nutans*. Реже в небольших понижениях нанорельефа встречаются *Aulacomnium palustre*, *Tomentypnum nitens*, *Loeskypnum badium*, *Sphagnum warnstorfii*.

В зональных пятнистых тундрах в моховом покрове (покрытие 50–70%) преобладают *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Ptilidium ciliare*, *Tomentypnum nitens*; менее обильны *Catoscopium nigritum*, *Dicranum acutifolium*, *D. elongatum*, *Polytrichum strictum*, *Rhytidium rugosum*. На пятнах суглинка встречаются *Bryum wrightii*, *Distichium capillaceum*, *Campylium longicuspis*, *Conostomum tetragonum*, *Meesia hexasticha*, *Brideliella demetrii*, *Myurella julacea*, *Orthothecium strictum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Tomentypnum involutum*.

В осоково-мохово-лишайниковых и лишайниково-моховых тундрах на почвах более легкого механического состава в напочвенном покрове преобладают *Aulacomnium turgidum* и *Ptilidium ciliare*. С меньшим обилием им сопутствуют *Racomitrium lanuginosum*, *Dicranum elongatum*, *Polytrichum strictum*, в западинках – *Loeskypnum badium*, *Sphagnum beringiense*. В кустарничково-лишайниковых тундрах на хорошо дренированных и обдуваемых местах поселяются *Dicranum elongatum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Pogonatum dentatum*, *Polytrichum piliferum*.

Среди болотных местообитаний особым видовым разнообразием выделяются низинные осоково-гипновые болота богатого грунтового питания. В их моховом покрове преобладает *Scorpidium revolvens* (50–95%), с большим или меньшим обилием встречаются *Bryum neodamense*, *Cinclidium subrotundum*, *Scorpidium scorpioides*, *Sarmentypnum sarmentosum*. Реже содоминирует *Drepanocladus brevifolium*. В небольшом обилии, но с высоким постоянством встречаются *Aulacomnium turgidum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Calliergon richardsonii*, *Campylium stellatum*, *Loeskypnum badium*, *Meesia* spp., *Oncophorus integerrimus*, *Polytrichum jensenii*, *Sphagnum obtusum*, *S. orientale*, *Symblepharis elongata*. В некоторых сообществах небольшими пятнами на кочках поселяются сфагновые мхи *Sphag-*

num steerei, *S. teres*. Индикаторами более богатого грунтового питания являются *Cinclidium stygium*, *C. arcticum*, *Paludella squarrosa*.

В моховом покрове осоково-сфагновых болот умеренно богатого минерального питания чаще всего доминирует *Sphagnum obtusum*, иногда со значительным участием *S. squarrosum*. Небольшую примесь обычно образует *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum jensenii*, *Warnstorfia fluitans*, *W. pseudostraminea*. В сообществах с хорошо выраженным кустарниковым ярусом из низкорослых ив и *Betula nana* моховой покров более разнообразный из видов гипновых и сфагновых мхов. Основу его слагают *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Cinclidium subrotundum*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Sarmenthypnum exannulata*, *Sphagnum beringiense*, *S. obtusum*, *S. orientale*, *S. perfoliatum*, *S. squarrosum*, *S. warnstorfii*. С высоким постоянством, но с небольшим обилием им сопутствуют *Dicranum laevidens*, *Loeskypnum badium*, *Polytrichum jensenii*, *Scorpidium revolvens*, *Warnstorfia pseudostraminea*.

На верховых болотах, на плоских мерзлых торфяных буграх и сфагновых пушичниках в моховом покрове доминирует *Sphagnum lenense* (40–90%), иногда с заметным участием *S. balticum* (до 30%, редко более). В малом обилии, но с высоким постоянством им сопутствуют *S. capillifolium* (до 1–2%), а также *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*, *D. laevidens*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum strictum*. На торфяных буграх среди лишайников дерновинками встречается *Sphagnum compactum*, на голых пятнах торфа нередко поселяется *Dicranella cerviculata*.

Находки типичных бореальных видов – *Brachythecium salebrosum*, *Climacium dendroides*, *Helodium blandowii*, *Plagiomnium curvatulum*, *Plagiothecium denticulatum*, *P. svalbardense*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, в подзоне южных тундр связаны преимущественно с зарослями ольховника, развитыми на крутых склонах коренных берегов рек.

В поймах рек в условиях регулярного затопления под пологом кустарниковых ив фрагментарный моховой покров (5–30%) образуют в основном *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella lindbergii*, *Plagiomnium ellipticum*, *Polytrichastrum alpinum*, *Pseudobryum cinclidioides*, *Sanionia uncinata*.

Заметное повышение видового разнообразия мхов связано с местообитаниями на склонах логов и коренных берегов рек – луговинами и травяно-кустарничково-моховыми сообществами. На хорошо прогреваемых склонах южных экспозиций (угол 40–70°) в условиях хорошего дренажа под пологом арктоальпийского разнотравья и злаков моховой покров (до 50% покрытия) образуют *Abietinella abietina*, *Brachythecium albicans*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Ceratodon purpureus*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, *Sanionia uncinata*. В верхней части крутого коренного склона р. Кыстыктах (угол 75°) в напочвенном покрове под пологом трав и кустарничков и в небольших зарастающих солифлюкционных нишах сочетаются виды сухих южных задернованных склонов и глинистых пятен зональных пятнистых тундр – *Bartramia ithyphylla*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Encalypta rhaptocarpa*, *Myurella julacea*, *Saelania glaucescens*. Только здесь собраны *Stereodon pratensis*, *Streblotrichum convolutum*, *Encalypta alpina*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Isopterygiopsis pulchella*, *Pohlia cruda*.

В нивальных местообитаниях на днищах логов и в нижних частях склонов северной экспозиции в местах долгого залеживания снега нередко сплошной ковер образуют *Sanionia uncinata*, *Niphotrichum elongatum*, *Pohlia drummondii*, *Polytrichastrum alpinum*, *Schistidium sordidum*.

На слабо задернованных субстратах выпуклых вершин моренных холмов (Нерпалах) на песке между камнями растут *Bryum algovicum*, *Ceratodon purpureus*, *Pogonatum urnigerum*, *Polytrichum piliferum*, *P. hyperboreum*, *Syntrichia ruralis*.

По галечниково-илистым берегам рек и ручьев на камнях по аллювию в условиях регулярного затопления чаще всего встречаются *Bryum pallens*, *B. rutilans*, *Bucklandiella microcarpa*, *Calliergon cordifolium*, *Drepanocladus aduncus*, *Pohlia filum*, *Calliergonella lindbergii*, *Pohlia bulbifera*, *P. wahlenbergii*.

Сравнение списков видов трех ключевых участков показало, что наибольшее разнообразие отмечено на участке Батайка (см. Приложение), где зарегистрировано 140 видов мхов. На участке Кыстыктах выявлено 125 видов, Нерпалах – 111. Из всего списка мхов 72 вида (40%) являются общими для всех трех участков, только на участке Батайка обнаружено 25 видов, Кыстыктах – 21, Нерпалах – лишь 9. Коэффициент сходства трех сравниваемых между собой локальных бриофлор варьирует в пределах 0.68–0.74. Наименьшее сходство имеется между флорами мхов участков Нерпалах и Кыстыктах, наиболее удаленных друг от друга. Относительно невысокое видовое разнообразие на участке Нерпалах обусловлено меньшим разнообразием местообитаний в полосе лиственничной лесотундры. Здесь отсутствуют тундры с пятнами голого глинистого грунта и слабо представлены луговые и нивальные сообщества на склонах логов и в долинах водотоков, которые отличаются повышенной концентрацией видов мхов, в том числе сравнительно редких, связанных именно с этими типами местообитаний.

В целом флора мхов Авамской тундры является типичной для равнинных территорий тундровой зоны Таймыра и вполне сопоставима с хорошо изученной бриофлорой окрестностей пос. Кресты, которая относится к подзоне южных тундр и включает 141 вид (Kannukene, Matveyeva, 1986). Более высокое богатство видов в Авамской тундре связано с охватом более обширной территории. При этом каждый из трех обследованных ключевых участков по отдельности уступает по числу видов флоре мхов окрестностей пос. Кресты, что можно объяснить не полным охватом биотопов в связи с непродолжительностью полевых работ (не более одной недели на каждом участке).

Анализируя таксономический состав бриофлоры Авамской тундры, следует отметить большое разнообразие видов рода *Sphagnum* (22), среди которых мы приводим целый ряд редких – *Sphagnum alaskense*, *S. arcticum*, *S. inexpectatum*, *S. mirum*. Повсеместно встречается *Sphagnum orientale*, которому нередко сопутствует *S. beringiense*. На нескольких болотных массивах отмечены *Sphagnum perfoliatum* и *S. steerei*.

К наиболее распространенным на исследованной территории видам, участвующим в сложении напочвенного покрова многих тундровых и болотных сообществ, лиственничных редколесий и ерников, относятся мхи с широкой экологической амплитудой – *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Dicranum acutifolium*, *D. elongatum*, *D. laevidans*, *Hylocomium splendens*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum strictum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Sanionia uncinata*, *Tomentypnum nitens*.

Широко распространенными и массовыми являются многие болотные мхи, такие как *Loeskypnum badium*, *Sarmentypnum exannulatum*, *S. sarmentosa*, *Scorpidium revolvens*, *Warnstorfia pseudostraminea*, с меньшим обилием, но постоянно встречаются *Bryum pseudotriquetrum*, *Calliergon richardsonii*, *Cinclidium subrotundum*, *Meesia triquetra*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Brideliella demetrii*, *Polytrichum jensenii*, *Drepanocladus brevifolius*, *Scorpidium scorpioides*. Среди сфагновых мхов наиболее часто доминируют *Sphagnum balticum*, *S. lenense*, *S. obtusum*, повсеместно встречаются *S. squarrosum*, *S. warnstorfii*, реже *S. teres*.

Впервые для п-ова Таймыр приведены четыре вида – *Meesia hexasticha*, *Niphotrichum elongatum*, *Oncophorus integerrimus*, *Sphagnum inexspectatum*. Из редко встречающихся видов можно отметить также *Aloina brevirostris*, *Amblystegium serpens*, *Aplodon wormskioldii*, *Arctoa fulvella*, *Distichium inclinatum*, *Encalypta longicolla*, *Meesia minor*, *Schistidium sordidum*, *Stegonia pilifera*, *Stereodon subimponens*, *Tomentypnum vittii*.

Сравнительно редкими в Авамской тундре являются и многие обычные бореальные лесные и болотные виды, фитоценотическая активность (обилие и частота встречаемости) которых заметно снижается за пределами бореальной зоны – *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum fuscescens*, *Helodium blandowii*, *Ptilium crista-castrensis*, *Sciurohypnum reflexum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. girgensohnii*, *S. majus*, *S. russowii*.

Одной из особенностей равнинных флор мхов подзоны южных тундр является слабая представленность семейства Grimmiaceae. Во флоре Авамской тундры и в окрестностях пос. Кресты не было выявлено ни одного вида рода *Grimmia*, а из рода *Schistidium* в Авамской трундре отмечен только *S. sordidum*. Из семейства Orthotrichaceae для окрестностей пос. Кресты указывается *Lewinskya* sp. (*Orthotrichum killiasii*), во флоре Авамской трундры видов этого семейства не найдено.

Учитывая, что в окрестностях пос. Кресты имеются выходы коренных пород (алевролиты), там были обнаружены некоторые виды из семейства Pottiaceae, отсутствующие во флоре Авамской тундры, поскольку эти виды предпочитают каменистые и щебнистые местообитания – *Didymodon ferrugineus*, *D. icmadophilus*, *D. regidulus*, *Syntrichia norvegica*, *Tortula systilia*, *Tortella tortuosa*, *Trichostomum crispulum*. В то же время во флоре мхов окрестностей пос. Кресты не отмечены многие болотные виды – *Bryum neodamense*, *B. pseudotriquetrum*, *Cinclidium latifolium*, *C. stygium*, *Drepanocladus trifarius*, *D. lycopodioides*, *Scorpidium scorpioides*, *Sphagnum arcticum*, *S. beringiense*, *S. lindbergii*, *S. majus*, *S. mirum*, *S. orientale*, *S. perfoliatum*, *S. steerei*, *Warnstorfia fluitans*, которые встречаются (некоторые распространены очень широко) в заболоченных тундрах, на болотах и в тундрово-болотных комплексах Авамской тундры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения флоры мхов Авамской тундры на трех ключевых участках (Нерпалах, Батайка, Кыстыктах), расположенных в среднем течении р. Дудыпты в южной части п-ова Таймыр выявлено 179 видов, из которых четыре вида – *Meesia hexasticha*, *Niphotrichum elongatum*, *Oncophorus integerrimus*, *Sphagnum inexspectatum* приводятся для Таймыра впервые.

Большой объем фактического материала (обследовано 442 географические точки, где собрано более 5000 образцов) позволил выявить экологические особенности произрастания и ценотической приуроченности видов, оценить частоту их встречаемости и особенности распространения на территории.

Наибольшее видовое разнообразие мхов отмечено на ключевом участке Батайка, где зарегистрировано 140 видов. На участке Кыстыктах выявлено 125 видов и на участке Нерпалах – 111. Коэффициент сходства бриофлор варьирует в пределах 0.68–0.74. Среди всех обследованных типов местообитаний наибольшим видовым разнообразием мхов отличаются зональные пятнистые кустарничково-осоково-моховые тундры с пятнами голого глинистого грунта и сообщества склонов коренных берегов рек и логов.

В целом флора мхов Авамской тундры является типичной для равнинных территорий тундровой зоны Таймыра и сопоставима с хорошо изученной флорой мхов окрестностей пос. Кресты в устье р. Дудыпты. Отличительной особенностью бриофлоры Авамской тундры является большое разнообразие видов рода *Sphagnum* (22), среди которых выявлен целый ряд редких – *Sphagnum alaskense*, *S. arcticum*, *S. beringiense*, *S. inexpectatum*, *S. mirum*, *S. perfoliatum*, *S. steerei*, а также широкое распространение многих болотных видов – *Bryum neodamense*, *B. pseudotriquetrum*, *Cinclidium latifolium*, *C. stygium*, *Drepanocladus trifarius*, *D. lycopodioides*, *Scorpidium scorpioides*, *Sphagnum orientale*, *Warnstorfia fluitans*, не отмеченных в окрестностях пос. Кресты.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны З.А. Янченко, директору Научно-исследовательского института сельского хозяйства и экологии Арктики КНЦ СО РАН, за организацию полевых исследований, P. Lamkowski, проф. университета Нойбранденбурга (Германия) и А.И. Максимову, старшему научному сотруднику лаборатории болотных экосистем Института биологии КарНЦ РАН за проверку определения сложных образцов сфагновых мхов.

Камеральные исследования Е.Д. Лапшиной и Г.Н. Ганасевич выполнены при финансовой поддержке гранта Правительства Тюменской области в рамках реализации национального проекта “Наука” и программы деятельности Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра мирового уровня”, О.В. Лавриненко и О.М. Афониной – за счет гранта РНФ (проект № 20-17-00160).

СПИСОК ЛИТЕРТУРЫ

[Abramova] Абрамова А.Л. 1956. Монографический обзор семейства Meesiaceae в СССР. – Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. 11 (10): 393–489.

[Afonina] Афонина О.М. 1978. Флора листостебельных мхов. – В кн.: Ары-Мас: Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива (ред. Б.Н. Норин). Л. С. 87–97.

[Afonina] Афонина О.М. 2004. Дополнения к флоре мхов мыса Челюскин (полуостров Таймыр). – Бот. журн. 89 (10): 1612–1616.

Arnell H. W. 1918. Die Moose der Vega-Expedition. – Ark. Bot. Bd. 15 (5): 1–111.

[Blagodatskikh] Благодатских Л.С. 1972. К бриофлоре Западного Таймыра. – Новости сист. низш. раст. 9. С. 358–364.

[Blagodatskikh] Благодатских Л.С. 1973a. Новые и редкие виды мхов для Западного Таймыра. – Новости сист. низш. раст. 10: 325–332.

[Blagodatskikh] Благодатских Л.С. 1973b. Листостебельные мхи района Таймырского стационара (Западный Таймыр). – В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л. Вып. 2. С. 107–119.

[Blagodatskikh] Благодатских Л.С. 1978. Флористические и эколого-ценонические особенности бриофлоры Таймырского стационара. – Бот. журн. 63 (9): 1247–1282.

[Blagodatskikh et al.] Благодатских Л.С., Жукова А.Л., Матвеева Н.В. 1979a. К флоре листостебельных и печеночных мхов окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). – В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л. С. 133–139.

[Blagodatskikh et al.] Благодатских Л.С., Жукова А.Л., Матвеева Н.В. 1979б. Листостебельные и печеночные мхи мыса Челюскин. – В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л. С. 54–60.

[Czernyadjeva] Чернядьева И.В. 1990. Бриофлора Северо-Запада плато Путорана. – Новости сист. низш. раст. 27: 153–157.

[Czernyadjeva] Чернядьева И.В. 1994. Флора мхов низовьев реки Чугорьяха (юго-западная часть Гыданского полуострова, западная Арктика). – Бот. журн. 79 (8): 57–67.

Ellis L.T., Ah-Peng C., Aslan G., Bakalin V.A., Bergamini A., Callaghan D.A., Campisi P., Raimondo F.M., Choi S.S., Csiky J., Csikyné Radnai É., Cykowska-Marzencka B., Czernyadjeva I.V., Kalinina Yu.M., Afonina O.M., Domina G., Drapela P., Fedosov V.E., Fuertes E., Gabriel R., Kubová M., Soares Albergaria I., Gospodinov G., Natcheva R., Graulich A., Hedderson T., Hernández-Rodríguez E., Hugonnot V., Hyun C.W., Kırmacı M., Çatak U., Kubešová S., Kučera J., Farge C.La, Larraín J., Martin P., Mufeed B., Manju C.N., Rajesh K.P., Németh Cs., Nagy J., Norhazrina N., Syazwana N., O'Leary S.V., Park S.J., Peña-Retes A.P., Rimac A., Alegro A., Šegota V., Koletić N., Vuković N., Rosadziński S., Rosselló J.A., Sabovljević M.S., Sabovljević A.D., Schäfer-Verwimp A., Sérgio C., Shkurko A.V., Shyriaieva D, Virchenko V.M., Smoczyk M., Spitale D., Srivastava P., Omar I., Asthana A.K., Staniaszek-Kik M, Cienkowska A., Ştefănuţ M.-M., Ştefănuţ S., Tamas G., Bîrsan C-C., Nicoară G.-R., Ion M.C., Pócs T., Kunev G., Troeva E.I., van Rooy J., Wietrzyk-Pełka P., Węgrzyn M.H., Wolski G.J., Bożyk D., Cienkowska A. 2021. New national and regional bryophyte records, 65. – Journal of Bryology. 43 (1): 67–91. https://doi.org/10.1080/03736687.2021.1878804

Ellis L.T, Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Alergo A., Segota V., Boiko M., Zagorodnik N., Burghardt M., Alatas M., Aslan G., Batan N., Dragićević S., Erata H., Kirmaci M., Özenoglu, Evangelista M., Valente E.B., FelettiT.A., Ezer T., Fedosov V.E., Fuertes E., Oliván G., Natcheva R., Gospodinov G., Hodgson A., Kiebacher T., Köckinger H., von Konrat M., Krajšek S.S., Gimerman Ž.L., Kučera J., Mikulašková E., Müller F., Muñoz J., Ochyra R., Peralta D.F., Philippe M., Porley R.D., Rawat K.K., Paul R.R., Ros R.M., Werner O., Schäfer-Verwimp A., Sérgio C, Shkuro A.V., Söderström L., A.M. de Souza, Spitale D., Ştefănuţ S., Tabua M., Winter G. 2022. New national and regional bryophyte records, 69. – Journal of Bryology. 43–4 (1): 87–102.
https://doi.org/10.1080/03736687.2022.2061242

[Fedosov] Федосов В.Э. 2014. Основные закономерности дифференциации бриофлоры Гипоарктики на примере юго-восточного Таймыра: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 51 с.

Fedosov V.E., Ignatova E.A. 2005. Bryoflora of the "Ledyanaya Bey" key plot (Byrranga Range, Taimyr, Siberian Arctic). – Arctoa. 14: 71–94.
https://doi.org/10.15298/arctoa.14.07

[Fedosov, Afonina] Федосов В.Э., Афонина О.М. 2009. Дополнения к флоре мхов урочища "Ары-Мас" (Западный Таймыр). – Бот. журн. 94 (9): 11–23.

Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ignatov M.S., Maksimov A.I. 2011. Rare spesies and preliminary list of mosses of the Anabar Plateau (Subarctic Siberia). – Arctoa. 20: 153–174.
https://doi.org/10.15298/arctoa.20.11

Fedosov V.E., Ignatova E.A., Bakalin V.A., Shkurko A.V., Varlygina T.I., Koltysheva D.E., Kopylova N.A. 2020. Bryophytes of Dikson area, Western Taimyr – a model bryophyte flora for Asian arctic tundra. Arctoa. 29: 201–213.
https://doi.org/10.15298/arctoa.29.14

Fedosov V.E., Fedorova A.V., Larrain J., Santos M.B., Stech M., Kučera J., Brinda J.C., Tubanova D.Ja., von Konrat M., Ignatova E.A., Ignatov M.S. 2021. Unity in diversity: phylogenetics and taxonomy of Rabdoweisiaceae (Dicranales, Bryophyta). – Bot. J. Linn. Soc. 195 (4): 545–567.
https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa087

Hedenäs L. 2017. Scandinavian *Oncophorus* (Bryopsida, Oncophoraceae): species, cryptic species, and intraspecific variation. – European Journal of Taxonomy. 315: 1–34.
https://doi.org/10.5852/ejt.2017.3215

Hedenäs L. 2018. *Oncophorus demetrii*, a fifth Scandinavian species of *Oncophorus* (Musci) possible to recognize by morphology. – Lindbergia. 41: 1–9.
https://doi.org/10/25227/linbg.01098

Hedenäs L. 2020. Disentangling Scandinavian species hidden within *Meesia uliginosa* Hedw. s.l. (Bryophyta, Meesiaceae). – Lindbergia. 42 (1).
https://doi.org/10.25227/linbg.01125

Hedenäs L., Kuznetsova O.I., Ignatov M.S. 2020. A revision of the genus *Tomentypnum* (Amblystegiaceae) in northern Eurasia. – The Bryologist. 123(3): 378–395.
https://doi.org/10.1639/0007-2745-123.3.377

Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L., Caspari S., Ignatov M.S., Konstantinova N.A., Lockhart N., Papp B., Schröck C., Sim-Sim M., Bell D., Bell N.E., Blom H.H., Bruggeman-Nannenga M.A., Brugués M., Enroth J., Flatberg K.I., Garilleti R., Hedenäs L., Holyoak D.T., Hugonnot V., Kariyawasam I., Köckinger H., Kučera J., Lara F., Porley R.D. 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. – Journal of Bryology. 42 (1): 1–116.
https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-List of Mosses of East Europe and North Asia. – Arctoa. 15: 1–130.
https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01

[Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Иванова Е.И., Блом Х.Х., Муньос И., Беднарек-Охыра Х., Афонина О.М., Курбатова Л.Е., Чернядьева И.В., Черданцева В.Я. 2017. Флора мхов России. Том 2. Oedipodiales – Grimmiales. М. 560 с.

[Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Золотов В.И., Копонен Т., Чернядьева И.В., Дорошина Г.Я., Тубанова, Белл Н.Э. 2018. Флора мхов России. Том 4. Bartramiales – Aulacomniales. М. 543 с.

[Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Чернядьева И.В., Афонина О.М., Максимов А.И., Кучера Я., Акатова Т.В., Дорошина Г.Я. 2020. Флора мхов России. Том 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). М. 600 с.

[Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Афонина О.М., Чернядьева И.В., Хеденас Л., Черданцева В.Я. 2022. Флора мхов России. Том 6. Hypnales (Calliergonaceae – Amblystegiaceae). М. 472 с.

Ignatova E.A., Fedorova A.V., Ignatov M.S. 2020. On the genera *Isopterygiopsis* and *Isopterygiella*, gen. nov. (Plagiotheciaceae) in Russia. Arctoa. 29 (1): 49–62.
https://doi.org/10.15298/arctoa.29.03

Ignatova E.A., Czernyadjeva I.V., Fedorova A.V., Ignatov M.S. 2021. A morphologocal and molecular phylogengetic study of the genus *Calliergon* (Calliergonaceae, Bryophyta) in Russia. – Arctoa. 30(1): 8–24.
https://doi.org/10.15298/arctoa.30.02

Ivanov O.V., Kolesnikova M.A., Afonina O.M., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Czernyadjeva I.V., Dudov S.V., Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ivanova E.I., Kozhin M.N., Lapshina E.D., Notov A.A.,

Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Savchenko A.N., Teleganova V.V., Ukrainskaya G.Ya., Ignatov M.S. 2017. The database of the Moss flora of Russia. – Arctoa. 26 (1): 1–10.
https://doi.org/10.15298/arctoa.26.01

[Kannukene, Matveyeva] Каннукене Л.Р., Матвеева Н.В. 1986. Листостебельные мхи окрестностей пос. Кресты (подзона южных тундр, Западный Таймыр). – В кн.: Южные тундры Таймыра. Л. С. 89–100.

Kannukene L.R., Matveyeva N.V. 1996. Mosses from the Arctic tundra of the Taimyr Peninsula, Siberia. – Proc. Estonian Accad. Biol. 45: 5167.

Lindberg S.O., Arnell H.W. 1890. Musci Asiae boreali-orientalis. II. Laubmoose. – Kgl. Aven. Vetenskapsakadkad Handl. 23 (10): 1–163.

[Savicz-Lyubitskaya, Abramova] Савич-Любицкая Л.И., Абрамова А.Л. 1954. К флоре мхов Таймырского полуострова. – Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. II, 9: 635–648.

Schlesak S., Hedenäs L., Nebel M., Quandt D. 2018. Cleaning a taxonomic dustbin: placing the European *Hypnum* species in a phylogenetic context! – Bryophyte Diversity and Evolution. 40: 37–54. http://www.mapress.com/j/bde

[Shmidt] Шмидт В.М. 1980. Статистические методы в сравнительной флористике. Л. 176 с.

[Sekretareva] Секретарева Н.А. 2004. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М. 129 с.

Yousefi N., Mikulášková, N. Stenřien H.K., Flatberg K.I., Košuthová A., Hájek M., Hassel K. 2019. Genetic and morphological variation in the circumpolar distribution range of *Sphagnum warnstorfii*: indications of vicariant divergence in a common peatmoss. – Bot. J. Linn. Soc. 189: 408–423.
https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy086

MOSSES OF AVAM TUNDRA (SOUTH TAIMYR)

E. D. Lapshina[a,#], G. N. Ganasevich[a,##], O. V. Lavrinenko[b,###], and O. M. Afonina[b,####]

[a] *Yugra State University*
Chekhov Str., 16, Khanty-Mansiysk, 628012, Russia

[b] *Komarov Botanical Institute RAS*
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

[#]*e-mail: e_lapshina@ugrasu.ru*

[##]*e-mail: ganasevich@yandex.ru*

[###]*e-mail: lavrino@mail.ru*

[####]*e-mail: stereodon@yandex.ru*

This paper presents the results of identification of the mosses collected in the south of the North Siberian Lowland in the southern part of the Taimyr Peninsula, in the Dudypta River midstream (70.5–71.5° N, 90.5–95.0° E). The study area, known as the Avam tundra belongs to the northern larch sparse woodland and southern tundra subzones.

The mosses were collected at three key sites: I – Nerpalakh, II – Bataika, III – Kystyktakh from July 23 to August 9, 2021. About 5000 moss samples were identified in total. The checklist comprises 179 species and provides data on preferred types of habitats in descending order of occurrence. For rare species, herbarium labels are quoted. The numbers of the species records within each site are presented in Appendix.

The greatest diversity of species was observed at the Bataika site (see Appendix), where 140 species of mosses were recorded. 125 species were revealed at the Kystyktakh, at the Nerpalakh – 111. The similarity coefficient of the three local bryophyte floras varies within 0.68–0.74.

The bryophyte flora of the Avam tundra is typical of the plains of Taimyr within the tundra zone. The local flora of each site is comparable by the number of species to the previously well-studied flora of the vicinity of Kresty settlement (Kannukene, Matveyeva, 1986) at the mouth of the Dudypta River (southern tundra).

The greatest contribution to the diversity of mosses is made by the habitats of zonal frost boil communities and meadow communities on steep riverbank slopes of southern exposition with gaps, where many rare moss species can be found.

Four species are recorded in the Taimyr Peninsula for the first time: *Meesia hexasticha*, *Niphotrichum elongatum*, *Oncophorus integerrimus*, *Sphagnum inexspectatum*. Rarely found *Aloina brevirostris*, *Amblystegium serpens*, *Aplodon wormskioldii*, *Arctoa fulvella*, *Distichium inclinatum*, *Encalypta longicolla*, *Meesia minor*, *Schistidium sordidum*, *Stegonia pilifera*, *Stereodon subimponens*, and *Tomentypnum vittii*.

Many common boreal forest and mire species – *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum fuscescens*, *Helodium blandowii*, *Ptilium crista-castrensis*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. girgensohnii*, *S. majus*, *S. russowii* – are quite rare in the Avam tundra.

A characteristic feature of the studied bryophyte flora is a wide species diversity of the genus *Sphagnum* (22), several of them are rare species – *Sphagnum alaskense*, *S. arcticum*, *S. inexpectatum*, *S. mirum*. *Sphagnum orientale* occurs everywhere in the southern tundra subzone, and is often accompanied by *S. beringiense*. *Sphagnum perfoliatum* and *S. steerei* are found on several peatland areas.

Keywords: bryoflora, species diversity, distribution, ecology, phytocenology, Taimyr, Russia

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to the Director of the Research Institute of Agriculture and Ecology of the Arctic KSC SB RAS Z.A. Yanchenko for arrangement of field research, to Prof. P. Lamkowski (University of Neubrandenburg, Germany), and A.I. Maksimov (Senior Researcher of Institute of Biology, Karelian RC RAS) for verifying the identification of complicated samples of sphagnum mosses.

The research of E.D. Lapshina and G.N. Ganasevich were carried out with the financial support of a grant of Government of the Tyumen Region as part of the national project "Science" and the program of activities of the West Siberian Interregional Scientific and Educational Center of the World Level", the work of O.V. Lavrinenko and O.M. Afonina was carried out within the framework of a grant of the Russian Science Foundation (project no. 20-17-00160).

REFERENCES

Abramova A.L. 1956. Monogaph of the family Meesiaceae in USSR. – Bot. Mat. Otd. Spor. Rast. Bot. Inst. Akad. Nauk SSSR. 11 (10): 393–489 (In Russ.).

Afonina O.M. 1978. Flora mkhov [The moss flora]. – In: Norin B.N. (ed.) Ary-Mas. Prirodnye usloviya, flora i rastitelnost. Leningrad. P. 87–97 (In Russ.).

Afonina O.M. 2004. Additions to the moss flora of Cheluskin Cape (Taimyr Peninsula). – Bot. Zhurn. 89 (10): 1612–1616 (In Russ.).

Arnell H.W. 1918. Di Moose der Vega-Expedition. – Ark. Bot. Bd. 15 (5): 1–111.

Blagodatskikh L.S. 1972. K brioflore Zapadnogo Taimyra [On bryoflora of the West Taimyr] – Novosti Sist. Nizsh. Rast. 9: 358–364 (In Russ.).

Blagodatskikh L.S. 1973a. Novye i redkie vidy mkhov dlya Zapadnogo Taimyra [New and rare bryophytes for Taimyr Peninsula]. – Novosti Sist. Nizsh. Rast. 10: 325–332 (In Russ.).

Blagodatskikh L.S. 1973b. Listostebelnye mkhi raiona Taimyrskogo statsionara. Zapadnyi Taimyr. [The mosses of vicinity of the Taimyr Biological Station (Western Taimyr)]. – In: B.A. Tikhomirov (ed.) Biogeocenosy Taimyrskoi tundry i ikh produktivnost. Leningrad. 2: 107–119 (In Russ.).

Blagodatskikh L.S. 1978. Floristical and ecological pecularites of bryophytes in the ecosystems in the vicinity of the Taimyr Biological Station. – Bot. Zhurn. 63 (9): 1274–1284 (In Russ.).

Blagodatskikh L.S., Zhukova A.L., Matveyeva N.V. 1979a. K flore listostebelnykh i pechenochnykh mkhov okrestnostey bukhty Marii Pronchishevoy (severo-vostochnyi Taimyr) [On the bryoflora of the vicinity of Mariya Pronchischeva Bay]. – In: V.D. Aleksandrova and N.V. Matveyeva (eds.) Arkticheskie Tundry i Polyarnye Pustyni Taimyra. Leningrad. P. 133–139 (In Russ.).

Blagodatskikh L.S., Zhukova A.L., Matveyeva N.V. 1979b. Listostebelnye i pechenochnye mkhi mysa Cheluskin. [Mosses and hepatics of Cheluskin Cape]. – In: V.D. Aleksandrova and N.V. Matveyeva (eds.) Arkticheskie Tundry i Polyarnye Pustyni Taimyra. Leningrad. P. 54–60 (In Russ.).

Czernjadieva I.V. 1990. Moss flora of Putorana Plateau North-Western part. – Novosti Sist. Nizsh. Rast. 27: 153–157 (In Russ.).

Czernyadjeva I.V. 1994. Mosses of the lower reaches of the Chugoriykha River (southwestern part of the Gydan Peninsula, West Siberian Arctic – Bot. Zhurn. 79(8): 57–67 (In Russ.).

Ellis L.T., Ah-Peng C., Aslan G., Bakalin V.A., Bergamini A., Callaghan D.A., Campisi P., Raimondo F.M., Choi S.S., Csiky J., Csikyné Radnai É., Cykowska-Marzencka B., Czernyadjeva I.V., Kalinina Yu.M., Afonina O.M., Domina G., Drapela P., Fedosov V.E., Fuertes E., Gabriel R., Kubová M., Soares Albergaria I., Gospodinov G., Natcheva R., Graulich A., Hedderson T., Hernández-Rodríguez E., Hugonnot V., Hyun C.W., Kırmacı M., Çatak U., Kubešová S., Kučera J., Farge C.La, Larraín J., Martin P., Mufeed B., Manju C.N., Rajesh K.P., Németh Cs., Nagy J., Norhazrina N., Syazwana N., O'Leary S.V., Park S.J., Peña-Retes A.P., Rimac A., Alegro A., Šegota V., Koletić N., Vuković N., Rosadziński S., Rosselló J.A., Sabovljević M.S., Sabovljević A.D., Schäfer-Verwimp A., Sérgio C., Shkurko A.V., Shyriaieva D, Virchenko V.M., Smoczyk M., Spitale D., Srivastava P., Omar I., Asthana A.K., Staniaszek-Kik M., Cienkowska A., Ştefănuţ M-M., Ştefănuţ S., Tamas G., Bîrsan C-C., Nicoară G-R., Ion M.C., Pócs T., Kunev G., Troeva E.I., van Rooy J., Wietrzyk-Pełka P., Węgrzyn M.H., Wolski G.J., Bożyk D., Cienkowska A. 2021. New national and regional bryophyte records, 65. – Journal of Bryology. 43(1): 67–91. https://doi.org/10.1080/03736687.2021.1878804

Ellis L.T, Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Alergo A., Segota V., Boiko M., Zagorodnik N., Burghardt M., Alatas M., Aslan G., Batan N., Dragićević S., Erata H., Kirmaci M., Özenoglu, Evangelista M., Valente E.B., Feletti T.A., Ezer T., Fedosov V.E., Fuertes E., Oliván G., Natcheva R., Gospodinov G., Hodgson A., Kiebacher T., Köckinger H., M. von Konrat, Krajšek S.S., Gimerman Ž.L., Kučera J., Mikulašková E.,

Müller F., Muñoz J., Ochyra R., Peralta D.F., Philippe M., Porley R.D., Rawat K.K., Paul R.R., Ros R.M., Werner O., Schäfer-Verwimp A., Sérgio C, Shkuro A.V., Söderström L., A.M. de Souza, Spitale D., Ştefănuţ S., Tabua M., Winter G. 2022. New national and regional bryophyte records, 69. – Journal of Bryology. 43–4 (1): 87–102. https://doi/org/10.1080/03736687.2022.2061242

Fedosov V.E. 2014. Osnovnye zakonomernsti differentsiatsii brioflory gipoarktiki na primere yugo-vostochnogo Taimyra [The main patterns of differentiation of the bryoflora of the Hypo-Arctic on the example of the south-eastern Taimyr]: Abstr. ... Diss. Doct. Sci. Mscow. 51 p. (In Russ.).

Fedosov V.E., Ignatova E.A. 2005. Bryoflora of the "Ledyanaya Bey" key plot (Byrranga Range, Taimyr, Siberian Arctic). – Arctoa, 14: 71–94. https://doi/org/10.15298/arctoa.14.07

Fedosov V.E., Afonina O.M. 2009. Additions to the moss flora "Ary-Mass" area (Western Taymyr). – Bot. Zhurn. 94 (9): 11–23 (In Russ.).

Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ignatov M.S., Maksimov A.I. 2011. Rare spesies and premliminary list of mosses of the Anabar Plateau (Subarctic Siberia). – Arctoa. 20: 153–174. https://doi/org/10.15298/arctoa.20.11

Fedosov V.E., Ignatova E.A., Bakalin V.A., Shkurko A.V., Varlygina T.I., Koltysheva D.E., Kopylova N.A. 2020. Bryophytes of Dikson area, Western Taimyr – a model bryophyte flora for Asian arctic tundra. Arctoa. 29: 201–213. https://doi/org/10.15298/arctoa.29.14

Fedosov V.E., Fedorova A.V., Larrain J., Santos M.B., Stech M., Kučera J., Brinda J.C., Tubanova D.Ja., von Konrat M., Ignatova E.A., Ignatov M.S. 2021. Unity in diversity: phylogenetics and taxonomy of Rabdoweisiaceae (Dicranales, Bryophyta). – Bot. J. Linn. Soc. 195(4): 545–567. https://doi/org/10.1093/botlinnean/boaa087

Hedenäs L. 2017. Scandinavian *Oncophorus* (Bryopsida, Oncophoraceae): species, cryptic species, and intraspecific variation. – European Journal of Taxonomy. 315: 1–34. https://doi.org/10.5852/ejt.2017.3215

Hedenäs L. 2018. *Oncophorus demetrii*, a fifth Scandinavian species of *Oncophorus* (Musci) possible to recognize by morphology. – Lindbergia. 41: 1–9. https://doi.org/10.5852/ejt.2017.3215

Hedenäs L. 2020. Disentangling Scandinavian species hidden within *Meesia uliginosa* Hedw. s.l. (Bryophyta, Meesiaceae). – Lindbergia. 42: linbg.01125. https://doi.org/10.25227/linbg.01125

Hedenäs L., Kuznetsova O.I., Ignatov M.S. 2020. A revision of the genus *Tomentypnum* (Amblystegiaceae) in northern Eurasia. – The Bryologist. 123 (3): 378–395. https://doi.org/10.1639/0007-2745-123.3.377

Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L., Caspari S., Ignatov M.S., Konstantinova N.A., Lockhart N., Papp B., Schröck C., Sim-Sim M., Bell D., Bell N.E., Blom H.H., Bruggeman-Nannenga M.A., Brugués M., Enroth J., Flatberg K. I., Garilleti R., Hedenäs L., Holyoak D.T., Hugonnot V., Kariyawasam I., Köckinger H., Kučera J., Lara F., Porley R.D. 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. – Journal of Bryology. 42 (1): 1–116. https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of Mosses of East Europe and North Asia. – Arctoa. 15: 1–130. https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01

Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Ivanova E.I., Blom H.H., Muñoz J., Bedharek-Ochyra H., Afonina O.M., Kurbatova L.E., Czernyadjeva I.V., Cherdantseva V.Ya. 2017. Moss flora of Russia. Vol. 2: Oedipodiales – Grimmiales. (M.S. Ignatov, ed.). Moscow. 560 p.

Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Zolotov V.I., Koponen T., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Tubanova D.Ya., Bell N.T. 2018. Moss flora of Russia. Vol. 4: Bartramiales – Aulacomniales. (M.S. Ignatov, ed.). Moscow. 543 p.

Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Czernyadjeva I.V., Afonina O.M., Maksimov A.I., Kučera J., Akatova T.V., Doroshina G.Ya. 2020. Moss flora of Russia. Vol. 5: Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). (M.S. Ignatov, ed.). Moscow. 600 p.

Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Hedenäs L., Czerdantseva V.Ya. 2022. Moss flora of Russia. Vol. 6. Hypnales (Calliergonaceae – Amblystegiaceae). (M.S. Ignatov, ed.). Moscow. 472 p.

Ignatova E.A., Fedorova A.V., Ignatov M.S. 2020. On the genera *Isopterygiopsis* and *Isopterygiella*, gen. nov. (Plagiotheciaceae) in Russia. Arctoa. 29 (1): 49–62. https://doi/org/10.15298/arctoa.29.03

Ignatova E.A., Czernyadjeva I.V., Fedorova A.V., Ignatov M.S. 2021. A morphologocal and molecular phylogengetic study of the genus *Calliergon* (Calliergonaceae, Bryophyta) in Russia. – Arctoa. 30 (1): 8–24. https://doi/org/10.15298/arctoa.30.02

Ivanov O.V., Kolesnikova M.A., Afonina O.M., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Czernyadjeva I.V., Dudov S.V., Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ivanova E.I., Kozhin M.N., Lapshina E.D., Notov A.A., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Savchenko A.N., Teleganova V.V., Ukrainskaya G.Ya., Ignatov M.S. 2017. The database of the Moss flora of Russia. – Arctoa. 26 (1): 1–10. https://doi/org/10.15298/arctoa.26.01

Kannukene L.R., Matveyeva N.V. 1986. Listostebelnye mkhi okrestnostey pos. Kresty (podzona yuzhnykh tundr, Zapadnyi Taimyr. [Mosses of the vicinity of Kresy Settlement (subsona southern tundra, Western Taimyr) – In: Yuzhnye tundry Taimyra. P. 89–100 (In Russ.).

Kannukene L.R., Matveyeva N.V. 1996. Msses from the Arctic tundra of the Taimyr Peninsula, Siberia. – Proc. Estonian Accad. Biol. 45: 5167.

Lindberg S.O., Arnell H.W. 1890. Musci Asiae boreali-orientalis. II. Laubmoose – Kgl. Aven. Vetenskapsakadkad Handl. 23 (10): 1–163.

Savicz-Lyubitskaya L.I., Abramova A.L. 1954. To the bryophlora of Taimyr Peninsula. – Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk SSSR, ser. 2. Sporovye Rasteniya. 9: 635–648 (In Russ.).

Schlesak S., Hedenäs L., Nebel M., Quandt D. 2018. Cleaning a taxonomic dustbin: placing the European *Hypnum* species in a phylogenetic context! Bryophyte Diversity and Evolution. 40: 37–54. http://www.mapress.com/j/bde

Schmidt V.M. 1980. Statisticheskiye metody v sravnitel'noy floristike [Statistical methods in comparative floristiks]. – Leningrad. 176 p. (In Russ.).

Sekretareva N.A. 2004. Vascular plants of Russian Arctic and adjacent territories. – Moscow. 129 p.

Yousefi N., Mikulášková, N. Stenřien H.K., Flatberg K.I., Košuthová A., Hájek M., Hassel K. 2019. Genetic and morphological variation in the circumpolar distribution range of *Sphagnum warnstorfii*: indications of vicariant divergence in a common peatmoss. – Bot. J. Linn. Soc. 189: 408–423. https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy086.

EDN: PKRCGR
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 9, с. 848–868

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

ПАЛЕОФИТОГЕОГРАФИЯ СИБИРСКОЙ ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ СРЕДНЕЙ ЮРЫ И В ПОЗДНЕЙ ЮРЕ

© 2022 г.
А. И. Киричкова*, Е. И. Костина[1,], Н. В. Носова[2,***]**

[1] *Геологический институт РАН*
Пыжевский переулок, 7, Москва, 119017, Россия
[2] *Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
**e-mail: kirichkovaanna@gmail.com*
***e-mail: kostina.gin@gmail.com*
****e-mail: nnosova@binran.ru*

Поступила в редакцию 02.04.2022 г.
После доработки 10.07.2022 г.
Принята к публикации 19.07.2022 г.

Представлены результаты сравнительного анализа систематического состава тафофлор Сибирской палеофлористической области второй половины средней (бат-келловей) и поздней юры. Выявлены особенности палеогеографического распространения сибирской палеофлоры, обусловленные в пределах Сибири морскими трансгрессиями, не повлиявшими на климат региона, и тектонической активностью Тянь-Шаньской горной системы, резко изменившей не только палеоландшафтные, но и климатические условия региона. Уточнены границы Сибирской палеофлористической области и ее провинций во второй половине юры. Выделена зона экотона между Сибирской и Евро-Синийской палеофлористическими областями.

Ключевые слова: средняя юра, поздняя юра, Сибирь, Китай, палеоландшафт, палеоклимат, тафофлора, палеофлористическая область, палеофлористические провинции

DOI: 10.31857/S0006813622090058

Наиболее полные представления о юрских флорах территории России и Северного Китая были получены лишь в конце XX и в начале XXI веков. Благодаря широко развернувшимся в России в этот период геологоразведочным исследованиям, был получен огромный геолого-палеонтологический фактический материал по юрским континентальным отложениям Западной Сибири и по другим закрытым осадочным бассейнам. Это стало основой для разработки детальных комплексных региональных стратиграфических схем континентальных отложений юры Сибири и решения ряда палеофлористических проблем.

В Западной Сибири многочисленными скважинами впервые были вскрыты триас-юрские большей частью континентальные и континентально-морские отложения. Полученный палеонтологический материал, в том числе и макроостатки растений, стали основой для разработки первой детальной региональной стратиграфической схемы юрских отложений Западной Сибири с комплексным палеонтологическим обоснованием (Kirina et al., 1978; Ilyina, 1985, 1997; Shurygin et al., 2000; Mogutcheva, 2003; Kiritchkova et al., 2005). В результате были уточнены границы Сибирской палеофлористической области и обосновано выделение на территории области новой Западно-Сибирской провинции.

К настоящему времени выяснено, что флоры сибирского типа в первой половине юрского периода имели значительно бóльшее распространение, чем предполагалось ранее. Они существовали не только в Сибири, но и в Монголии, Северном Китае, на северо-востоке Средней Азии. Большая часть их входила в Западно-Сибирскую провинцию. Тафофлоры южной части Северного Китая и востока Средней Азии были выделены в особую Северо-Китайскую провинцию Сибирской палеофлористической области (Kiritchkova et al., 2005).

Что касается флоры Сибирской области второй половины юры (конец бата–поздняя юра), было выяснено, что в это время на территории

области произошли палеоландшафтные и климатические изменения, приведшие к существенным изменениям систематического состава флор. Такие изменения особенно резкими оказались на территории Северного Китая. В Сибири изменения были обусловлены морскими трансгрессиями, в Северном Китае и в пределах северо-востока Средней Азии – тектонической активностью Тянь-Шаньской горной системы.

Начавшееся в келловейский век перемещение морских трансгрессий на запад Арктики способствовало распространению континентального режима на востоке, в частности на территории Ленского бассейна (Zakharov et al., 1983), где образовались благоприятные условия для дальнейшего существования и развития флоры сибирского типа.

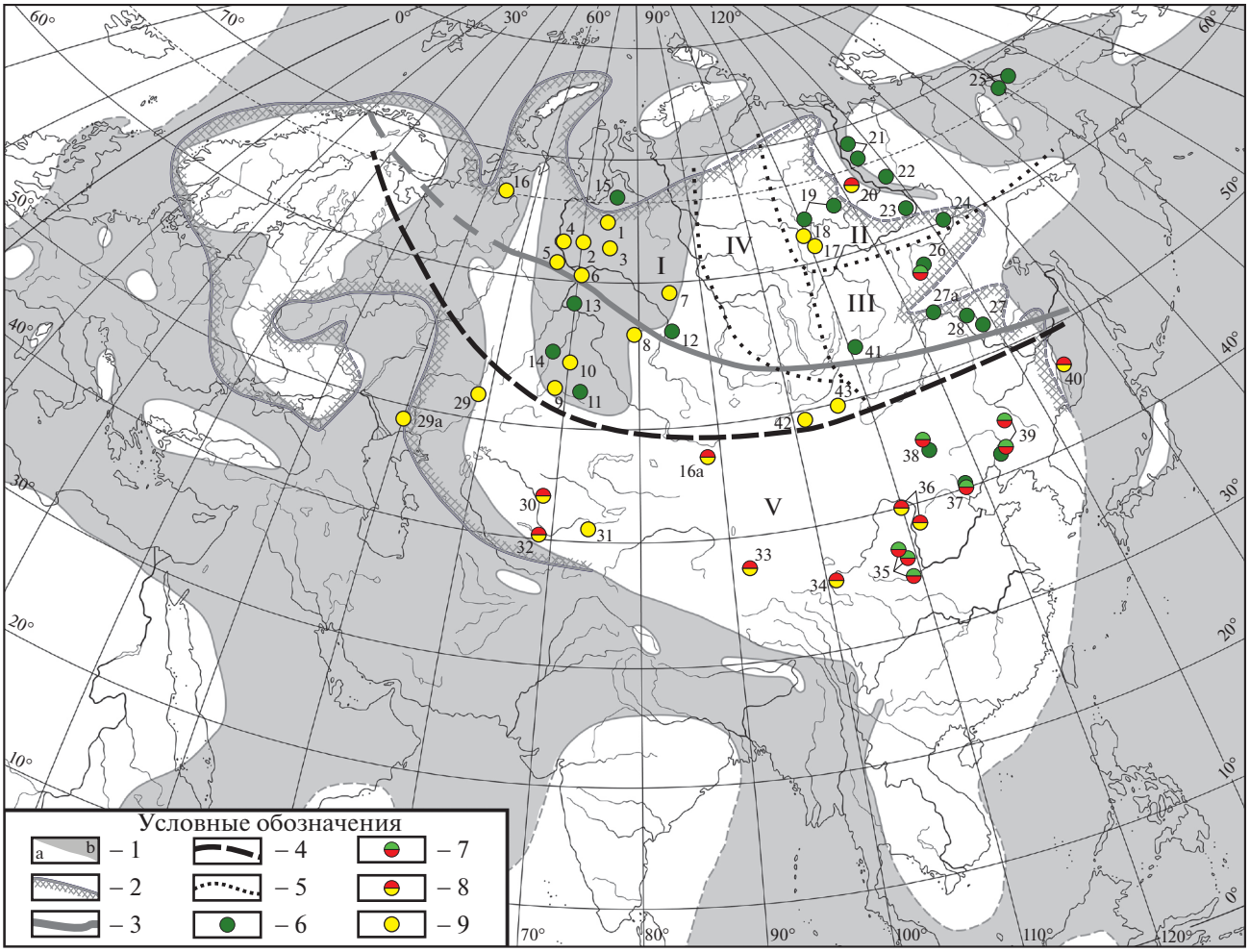
В этот же временной интервал причиной всех изменений на территории Северного Китая явилась тектоническая активность Тянь-Шаньской горной системы. Развивающаяся тектоническая активность изменила палеоландшафт региона, а затем и климат, сделав его более сухим и жарким, семиаридным (Brik, 1953; Li S.L. et al., 2014; Kamelin, 2017; Na et al., 2017). В связи с этими изменениями менялся систематический состав флоры, в ней появились более теплолюбивые таксоны. Южная граница Сибирской области продвинулась далеко на север. В позднеюрских тафофлорах Северного Китая и северо-востока Средней Азии сохранились лишь наиболее устойчивые таксоны сибирского типа, такие как некоторые гинкговые, лептостробовые и хвойные. Систематический состав тафофлор этого региона стал больше соответствовать тафофлорам Евро-Синийской области. Так на территории Северо-Китайской провинции сформировалась флора экотонного типа (Vakhrameev, 1988, 1991), в составе которой присутствовали таксоны, характерные для флор как Сибирской, так и Евро-Синийской областей.

ЛАНДШАФТНЫЕ И КЛИМАТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СИБИРСКОЙ ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ ЮРЫ

Палеофлористические исследования последних десятилетий показали, что флоры сибирского типа в первой половине юрского периода занимали значительные территории не только в Сибири, но и в Северном Китае, на северо-востоке Средней Азии, в южном Казахстане и Северной Монголии (Sze, 1949; Vakhrameev et al., 1970; Zhou, 1995; Kostina, Herman, 2013, 2016; Kostina et al., 2015, Kiritchkova et al., 2021). Эти территории долгое время представляли собой единую палеофлористическую область – Сибирскую. Однако, во второй половине юры произошедшие изменения палеоландшафтов и климата, обусловленные крупными морскими трансгрессиями в Северной Европе и Западной Сибири, а так же тектонической активностью Тянь-Шаньской горной системы в Северном Китае, значительно повлияли не только на состав сибирских флор, особенно южных территорий Сибирской области, но и на их географическое распространение (Zakharov et al., 1983; Zhou, 1995; Li S.L. et al., 2014; Na et al., 2017). Начиная с келловея, крупные морские бассейны Северо-Востока России переместились в западную часть Арктики. В результате были затоплены Европейский Север и большая часть Западной Сибири. В то же время на востоке Сибирской платформы большая часть территории стала возвышаться над уровнем моря, превращаясь в озерно-аллювиальные равнины с гумидным климатом, достаточно влажным и теплым (Zakharov et al., 1983). Такое изменение палеоландшафта способствовало широкому распространению на северо-восток флор сибирского типа.

Западная Сибирь в это время оставалась лишь слегка приподнятой, слабо расчлененной равниной, занятой на бóльшей части территории неглубоким Западно-Сибирским морем. Во второй половине юры в обрамлении этого моря распространялись флоры сибирского типа, отличающиеся от флор первой половины юры иным соотношением таксонов на видовом уровне (Kiritchkova et al., 2005). Основными компонентами тафофлор Западной Сибири второй половины юры по-прежнему являлись многочисленные и разнообразные лептостробовые – *Czekanowskia* и *Phoenicopsis*, из папоротников – *Coniopteris*, довольно частые хвощовые рода *Equisetites* и редкие цикадовые рода *Nilssonia*. За пределами Западной Сибири подобные тафофлоры распространены на северо-западе Урала в бассейне р. Печоры (Kravets et al., 1976; Kiritchkova et al., 1989) и в Северной Монголии (Vakhrameev in Shuvalov, 1995) (рис. 1).

В Ленском бассейне Западной Якутии ископаемые растения в байос-батских отложениях (рис. 2) в целом немногочисленны и неразнообразны в видовом отношении (Kirina, Kiritchkova, 1977; Kiritchkova, 1985). Это растения-первопроходцы, осваивающие территории, освобождавшиеся при морской регрессии (Kiritchkova et al., 2021). К концу средней юры (келловей) и в позднеюрскую эпоху на территории Западной Якутии были широко распространены тафофлоры, заметно отличающиеся от байос-батских бóльшим разнообразием систематического состава всех групп растений сибирского типа – хвощовых (*Equisetites*), папоротников (*Coniopteris*, *Cladophlebis*, *Raphae-*



lia), лептостробовых (*Czekanowskia*, *Phoenicopsis*) и гинкговых (Kiritchkova, 1976, 1985; Vlasov, Markovich, 1979; Samylina, Kiritchkova, 1991; Kiritchkova et al., 2002).

Существовавшее ранее Колымское море заметно сократилось, а вместо Колымского архипелага образовалась возвышенная суша (Zakharov et al., 1983). На территории левобережья Колымы образовался залив с невысокими островами. На Дальнем Востоке в начале волжского века часть территории была расположена выше уровня моря. Позднеюрская трансгрессия восстановила Сихотэ-Алинский морской бассейн в его максимальных границах.

Отмеченные выше палеоландшафтные перестройки в пределах Западной и Восточной Сибири не повлияли на климат. Как и в первую половину юры, климат в Сибири до конца юрского периода оставался гумидным, достаточно теплым и влажным. Об этом свидетельствует неизменившийся систематический состав сибирской флоры во второй половине юры, где по-прежнему характерными оставались разнообразные хвощовые (особенно род *Equisetites*), папоротники (*Coniopteris*, *Cladophlebis*, *Raphaelia*, *Hausmannia*), многочисленные и разнообразные лептостробовые и единичные цикадовые (Kiritchkova, 1976; Samylina, Kiritchkova, 1991; Kiritchkova et al., 1992, 2002, 2005; Grinenko et al., 2012, 2014).

Более существенные перестройки произошли в пределах Северо-Китайской провинции Сибирской области, особенно в Северном Китае. В первой половине юры (ранняя юра – аален-ранний бат средней юры) территория Северного Китая севернее Тянь-Шаньской горной системы представляла собой предгорную равнину, а южной части Северного Китая – дельтовую равнину. Тафофлоры этого времени на всей территории Северного Китая были определены как флоры сибирского типа (Vakhrameev et al., 1970; Zhou, 1995; Sun, 2010; Li et al., 2014; Huang et al., 2017; Na et al., 2017). Однако тафофлоры из местонахождений, расположенных севернее Тянь-Шаньской горной системы, были отнесены к Западно-Си-

Рис. 1. Схематическая карта Сибирской палеофлористической области в бат-келловей-позднеюрское время: палеофлористические провинции, зона экотона, местонахождения опорных разрезов

1 – суша (a) и море (b) в позднеюрскую эпоху, 2 – условная граница море-суша в среднеюрскую эпоху, 3 – граница Сибирской палеофлористической области по В.А. Вахрамееву (Vakhrameev et al., 1970), 4 – граница Сибирской палеофлористической области по авторам, 5 – границы провинций, 6–9 – возрастной уровень тафофлор: 6 – позднеюрский, 7 – келловей-оксфордский, 8 – бат-келловейский, 9 – батский.

I–III – палеофлористические провинции: I – Западно-Сибирская, II – Ленская, III – Амурская; IV – Среднесибирская холмистая возвышенность; V – зона экотона.

1–43 – основные опорные разрезы: 1–16, 42, 43 – Западно-Сибирская провинция: 1–15 – фациальные районы Западной Сибири: 1 – Ямало-Гыданский, 2 – Надымский, 3 – Уренгойский, 4 – Нижнеобский, 5 – Фроловский, 6 – Варьеганский, 7 – Часельский, 8 – Тымский, 9 – Нюрольский, 10 – Обь-Иртышский, 11 – Сильгинский, 12 – Ажарминский, 13 – Фроловско-Тамбейский, 14 – Пурпейско-Васюганский, 15 – Ямало-Тюменьский; 16 – Северо-Западное Приуралье (бассейн р. Печора), 42 – угольное месторождение Сайхан-Обоо, 43 – угольное месторождение Шарынгол; 17–25 – Ленская провинция: 17, 18 – верхнее течение р. Вилюй, 19 – нижнее течение р. Марха, 20 – р. Лена (мыс Джаской), 21 – правый берег р. Лена северного Приверхоянья, 22 – р. Лена (район пос. Сангар), 23 – северные окрестности г. Якутска, 24 – среднее течение р. Алдан, 25 – бассейн р. Колымы; 26–28, 41 – Амурская провинция: 26 – Южно-Якутский угленосный бассейн, 27 – бассейн р. Буреи, 27a – р. Амур, 28 – бассейн р. Зеи, 41 – Забайкалье; 16a, 29–40 – зона экотона: 16a – Junggar Basin, 29 – Южное Приуралье, 29a – Восточный Прикаспий, 30 – горы Каратау (Казахстан), 31 – Фергана, 32 – Гиссарский хребет, 33 – Qinghai Basin, 34 – Qaidam Basin, 35 – Shaanxi Basin, 36 – Northern Shaanxi Basin, 37 – Area Hubei, 38 – Area Hebei, 39 – Area Liaoning, 40 – Дальний Восток России.

Fig. 1. Schematic map of the Siberian palaeofloristic region in the Bathonian-Callovian-Late Jurassic: palaeofloristic provinces, ecotone zone, localities of the main key stratigraphic sections

1 – land (a) and sea (b) in the Late Jurassic, 2 – conventional sea-land boundary in the Middle Jurassic, 3 – boundary of the Siberian palaeofloristic region (after Vakhrameev et al., 1970), 4 – boundary of the Siberian palaeofloristic region emended in the present paper, 5 – boundaries of the provinces, 6–9 – taphofloras age: 6 – Late Jurassic, 7 – Callovian-Oxfordian; 8 – Bathonian-Callovian; 9 – Bathonian.

I–III – palaeofloristic provinces: I – West Siberian Province, II – Lena Province, III – Amur Province; IV – Central Siberian Plateau; V – ecotone zone.

1–43 – main key stratigraphic sections: 1–16, 42, 43 – West Siberian Province: 1–15 – facies areas of West Siberia: 1 – Yamal-Gydan, 2 – Nadym, 3 – Urengoy, 4 – Nizhneobsky, 5 – Frolovsky, 6 – Varyogan, 7 – Chaselskoe, 8 – Tym, 9 – Nyurolsk, 10 – Ob-Irtysh, 11 – Silginsky, 12 – Azharminsky, 13 – Frolovsko-Tambeysky, 14 – Purpeysko-Vasyugansky, 15 – Yamal-Tyumen, 16 – Northwestern Urals (Pechora River Basin), 42 – Saikhan-Ovoo Coal Mine, 43 – Sharyngol Coal Mine; 17–25 – Lena Province: 17, 18 – upper Vilyuy River, 19 – reaches Markha River, 20 – Lena River (Cape Jaskoy); 21 – right bank of the Lena River of northern Verkhoyansk region, 22 – Lena River (settlement Sangar), 23 – northern environs of Yakutsk, 24 – middle course of the Aldan River, 25 – Kolyma River Basin; 26–28, 41 – Amur Province: 26 – South Yakutsk coal basin, 27 – Bureya River Basin, 27a – Amur River, 28 – Zeya River Basin, 41 – Transbaikalia; 16a, 29–40 – ecotone zone: 16a – Junggar Basin, 29 – Southern Urals, 29a – Eastern Caspian, 30 – Karatau mountains (Kazakhstan), 31 – Fergana, 32 – Hissar Range, 33 – Qinghai Basin, 34 – Qaidam Basin, 35 – Shaanxi Basin, 36 – Northern Shaanxi Basin, 37 – Area Hubei, 38 – Area Hebei, 39 – Area Liaoning, 40 – Russian Far East.

бирской провинции, а южнее – выделены в Северо-Китайскую провинцию Сибирской палеофлористической области (Kiritchkova et al., 2021).

Начавшаяся в раннеюрскую эпоху тектоническая активность Тянь-Шаньской горной системы постепенно усиливалась, что стало заметно влиять в первую очередь на ландшафтные и особенно климатические условия региона (Watson et al., 1987; Ren et al., 2002; Chen et al., 2004; Deng et al., 2010; Wang et al., 2005, 2006; Sun et al., 2001, 2010). Как предполагают китайские исследователи, поднимавшийся рельеф у подножья Тянь-Шаньских гор стал причиной постепенной регрессии моря Тетис далеко на запад. Это способствовало сокращению речной системы. В результате происходило изменение климата от гумидного к семиаридному (Li S.L. et al., 2014). Изменялся литологический состав осадков: они становились массивными, плотными, часто представленными красноватыми конгломератами или песчаниками с редкими прослоями алевролитов и редкими макроостатками растений. К началу позднеюрской эпохи тафофлоры сибирского типа сохранились лишь далеко на севере. Во флоре Северного Китая не столько уменьшилось разнообразие растений, сколько изменился их систематический состав, в частности увеличилось количество гидрофитов. На территории, где в первой половине юры выделялась Северо-Китайская палеофлористическая провинция, в составе тафофлор хотя и сохранились редкие представители сибирской флоры, такие как папоротники *Cladophlebis*, *Coniopteris*, лептостробовые и гинкговые, но доминантами стали папоротники из семейств Marattiaceae, Dipteridaceae, Matoniaceae; постоянными стали беннеттитовые и саговниковые, а среди хвойных стали преобладать растения с чешуевидными листьями типа *Pagiophyllum*.

Подобные изменения четко прослеживаются в отложениях ряда угольных бассейнов Северного Китая: в разрезах бассейна Gaidam провинции Qinghai (Li et al., 1988; Zhou, 1995), Джунгарского угленосного бассейна (Sun et al.,

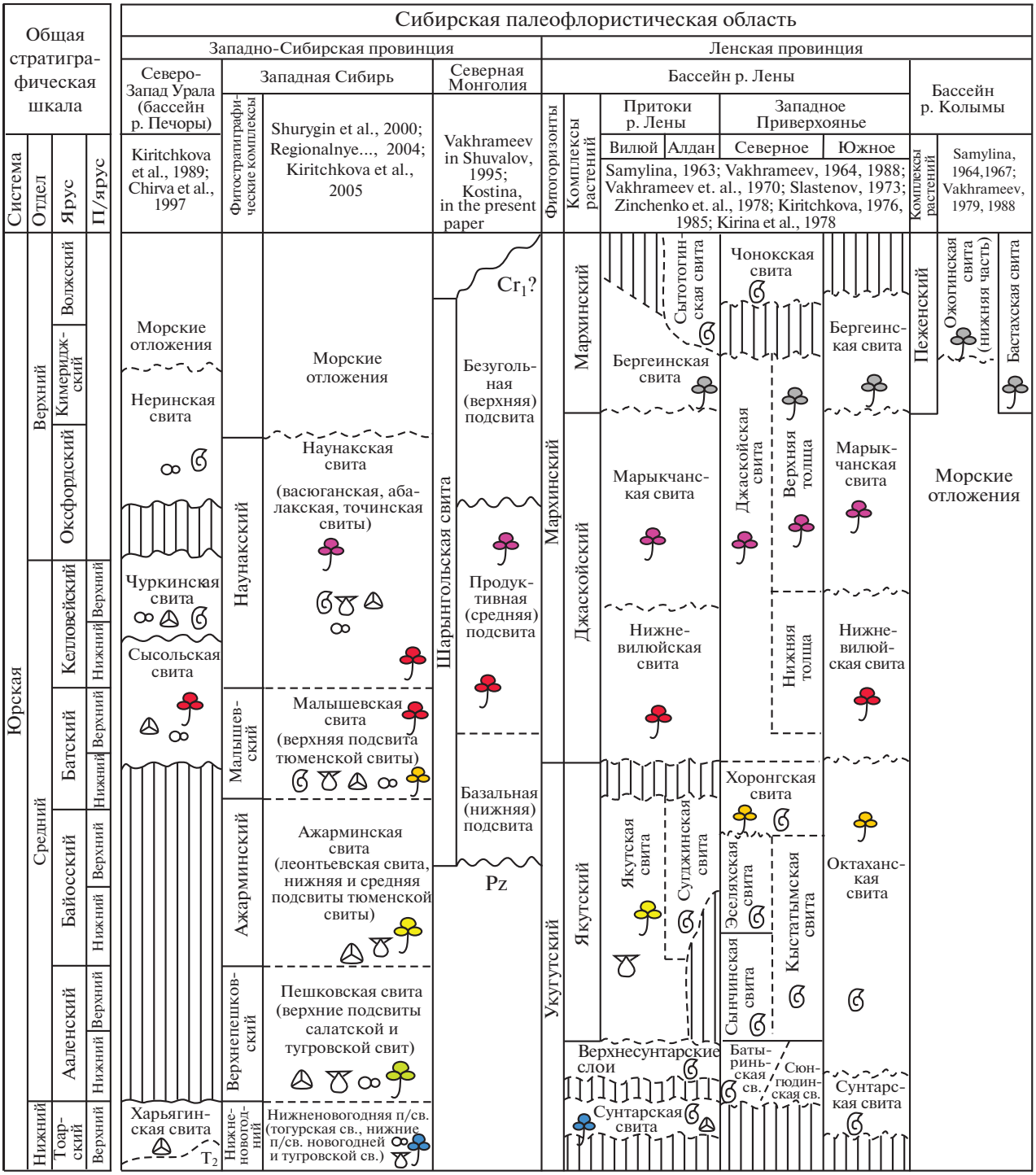


Рис. 2. Корреляция континентальных отложений верхов нижней, средней и верхней юры Сибирской палеофлористической области по палеоботаническим данным.

Условные обозначения: 1–7 – ископаемые остатки: 1 – аммоноидеи, 2 – фораминиферы, 3 – двустворки, 4 – конхостраки, 5 – наземные позвоночные, 6 – споры и пыльца, 7 – макроостатки растений; 8–14 – возрастной уровень тафофлор: 8 – тоарский, 9 – ааленский, 10 – байосский, 11 – байос-батский, 12 – бат-келловейский, 13 – келловей-оксфортский, 14 – кимеридж-волжский.

Fig. 2. Correlation of non-marine deposits of the upper Lower Jurassic, Middle Jurassic and Upper Jurassic of the Siberian palaeofloristic region according to palaeobotanical data.

Symbols: 1–7 – fossils: 1 – ammonoids, 2 – foraminifers, 3 – bivalves, 4 – conchostracans, 5 – terrestrial vertebrates, 6 – spores and pollen, 7 – plant megafossils; 8–14 – taphofloras age: 8 – Toarcian, 9 – Aalenian, 10 – Bajocian, 11 – Bajocian-Bathonian, 12 – Bathonian-Callovian, 13 – Callovian-Oxfordian, 14 – Kimmeridgian-Volgian.

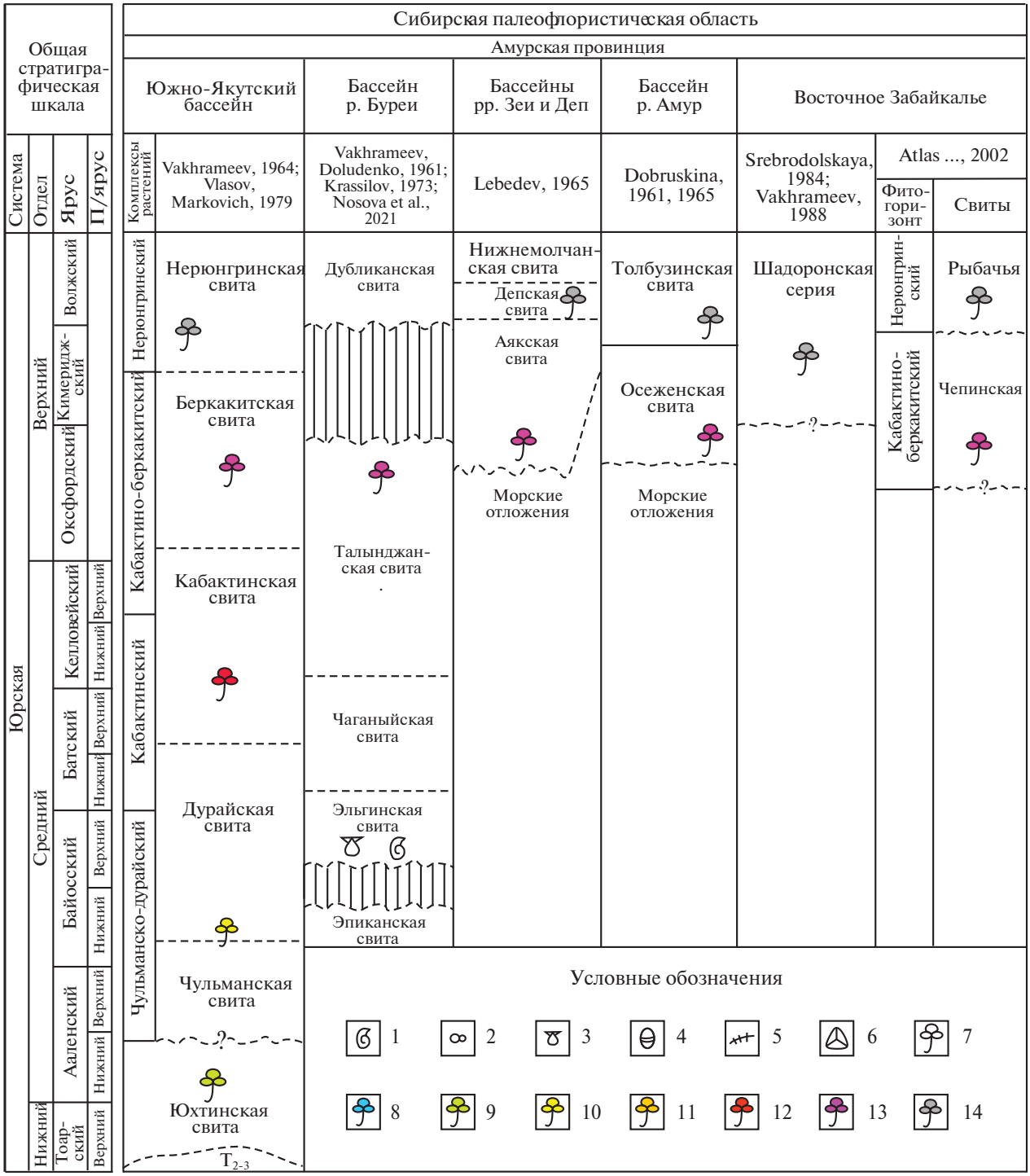


Рис. 2. Окончание.

2010; Li S.L. et al., 2014), угольных бассейнов провинций Hebei и Liaoning (Sun et al., 2001; Shen et al., 2003; Na et al., 2017; Pott, Jang, 2017) и др. (рис. 3). Тафофлоры этих бассейнов уже не соответствуют сибирскому типу и более сходны с тафофлорами южных территорий Китая, то есть с флорами Евро-Синийской области (табл. 2).

ГРАНИЦА СИБИРСКОЙ ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ ЮРЫ

В период подготовки к изданию работы В.А. Вахрамеева по фитогеографии палеозойских и мезозойских флор Евразии (Vakhrameev et al., 1970) юрская флора Западной Сибири не была из-

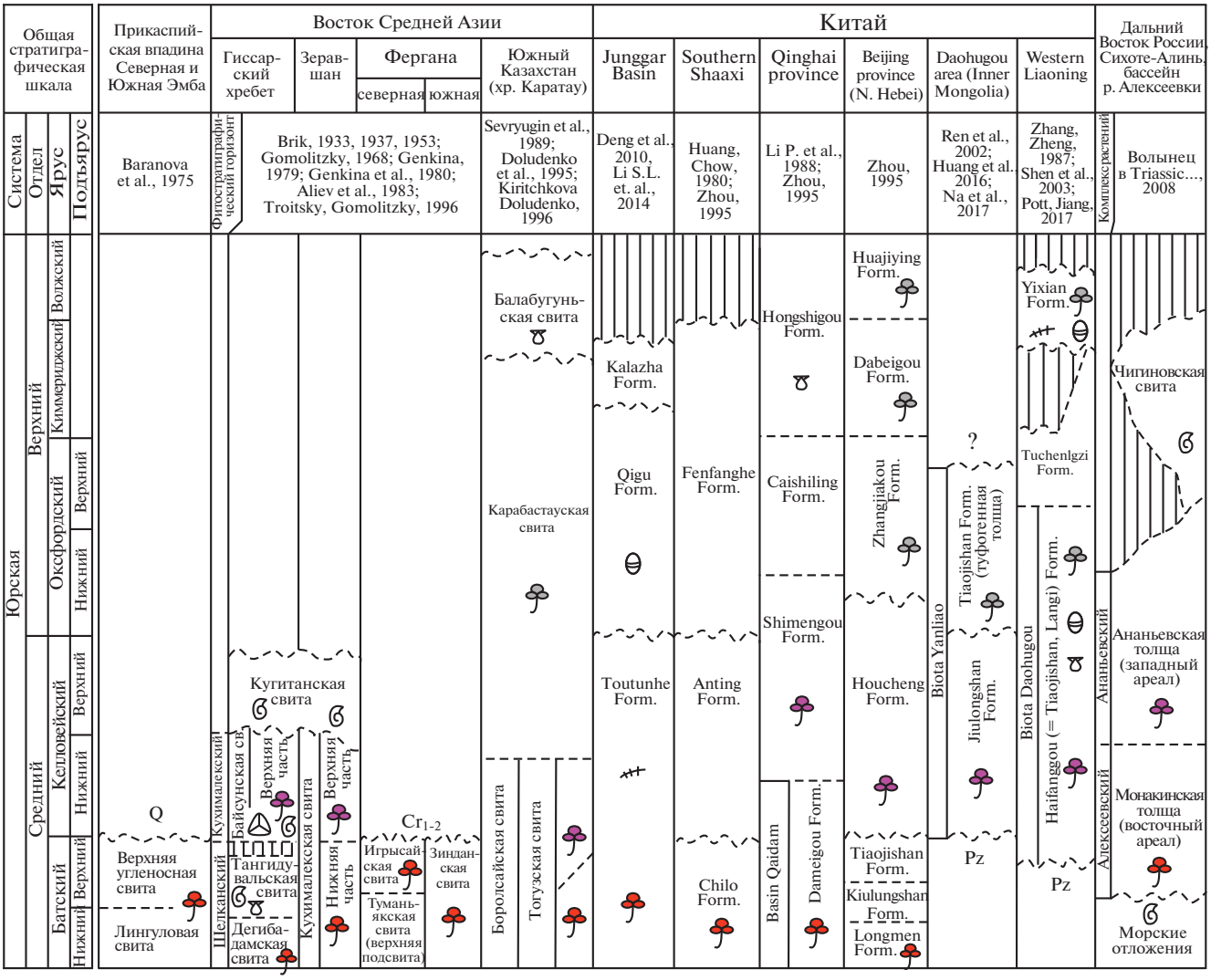


Рис. 3. Корреляция континентальных отложений второй половины средней и верхней юры территории экотона по палеоботаническим данным.

Условные обозначения на рис. 2.

Fig. 3. Correlation of non-marine deposits of the second half of the Middle Jurassic and Upper Jurassic in the ecotone zone according to palaeobotanical data.

See Fig. 2 for symbols.

вестна в полном объеме. Оставались неуточненными в стратиграфическом плане юрские тафофлоры Казахстана и Ферганы, Дальнего Востока России и Забайкалья. В Китае в этот же период были изучены лишь немногие местонахождения с континентальными отложениями второй половины юры (Zhou, 1995). Поэтому граница между Сибирской и Евро-Синийской (Индо-Европейской по Vakhrameev et al., 1970) палеофлористическими областями была проведена Вахрамеевым условно: "...примерно по широтному отрезку р. Оби, на основании резкого уменьшения содержания пыльцы *Classopolis* (*Brachyphyllum*) к северу от этой линии, наблюдаемого в валанжине" (Vakhrameev et al., 1970: 264, фиг. 25).

К настоящему времени тафофлоры второй половины юры (верхний бат-келловей – поздняя юра) детально изучены из многих местонахождений Сибирской палеофлористической области: Ленского бассейна и бассейна р. Колымы (Vakhrameev, 1958; Samylina, 1963, 1964, 1967; Kiritchkova, 1985), Западной Сибири (Bystritskaya, Tatyanin, 1983; Bystritskaya et al., 1992; Kiritchkova et al., 2002, 2005), Южно-Якутского бассейна (Vlasov, Markovich, 1979), Забайкалья (Srebrodolskaya, 1984; Yadrishchenskaya, Markovich in Atlas..., 2002), бассейна р. Печоры (Chirva et al., 1997). Уточнены

данные по бат-келловейской флоре Северной Монголии, соответствующей по систематическому составу растений сибирскому типу флор (Vakhrameev in Shuvalov, 1995).

Тафофлоры Северного Китая второй половины юры по систематическому составу уже не соответствовали сибирскому типу. Большая часть из них происходит из опорных разрезов юрских отложений тех же местонахождений, где были получены данные по ранне-среднеюрским тафофлорам сибирского типа (рис. 3). Это угольный бассейн Junggar, занимающий огромную территорию северо-западной части Северного Китая (Sun et al., 2010; Li S.L. et al., 2014), провинция Qinghai (Li et al., 1988), Northern Hebei (Zhou, 1995; Deng et al., 2010), Inner Mongolia (Ren et al., 2002; Na et al., 2017), Western Liaoning (Zhan, Zhen, 1987; Sun et al., 2001; Wang et al., 2006; Pott, Jang, 2017) и др. (рис. 3).

Сравнительный анализ систематического состава тафофлор второй половины юры Северного Китая с келловей-позднеюрскими сибирскими флорами показал, что китайские тафофлоры сохранили лишь некоторое сходство с сибирскими. В северо-китайских тафофлорах только изредка встречаются папоротники родов *Cladophlebis* и *Coniopteris*, лептостробовые и гинкговые. Ареал флоры западносибирского типа сместился с территории Северного Китая на север из-за изменений не только ландшафта, но главное – из-за изменения гумидного климата в сторону аридизации (Searle et al., 1987; Watson et al., 1987; Coleman, 1989; Valdes, Selwood, 1992). В позднеюрскую эпоху граница распространения тафофлор сибирского типа не выходила на западе за пределы Северо-Западного Приуралья, а на юге – северной Монголии, т.е. не южнее 48° северной широты (рис. 1). Это на 15° севернее, чем южная граница распространения флор Сибирской области в первой половине юры (Kiritchkova et al., 2021).

ПРОВИНЦИИ СИБИРСКОЙ ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ ЮРЫ

Во второй половине юрского периода на территории Сибирской палеофлористической области продолжали существовать три палеофлористические провинции: Ленская, Амурская, выделенные Вахрамеевым (Vakhrameev et al., 1970), и Западно-Сибирская, выделенная нами (Kiritchkova et al., 2005). Ниже остановимся на сравнительном анализе тафофлор провинций и уточнении их границ.

Западно-Сибирская палеофлористическая провинция Сибирской области, в отличие от первой половины юрского периода, была приурочена лишь к обширной Западно-Сибирской низменности, в которую отдельными узкими языками глубоко проходило море (Zakharov et al., 1983). Подобная равнина, но без моря, существовала, по всей вероятности, и на территории Северной Монголии. Западная и южная границы Западно-Сибирской провинции – это границы Сибирской области. Восточная граница провинции, начиная от северного морского побережья, проходила на юг вдоль западного окаймления Среднесибирской холмистой возвышенности до 53° северной широты, где, поворачивая на восток, смыкалась с южной границей Амурской провинции (рис. 1).

Во второй половине юрского периода тафофлоры Западно-Сибирской провинции продолжали оставаться типично сибирскими, что особенно четко прослеживается на примере наунакских тафофлор (наунакский фитостратиграфический комплекс) келловей-оксфордского возраста (Kiritchkova, 1976; Kiritchkova et al., 2005). Доминирующими в их составе по-прежнему были разнообразные в видовом отношении *Coniopteris* (8–10 видов), *Raphaelia* (3–4 вида), не частые, но постоянные *Cladophlebis denticulata* (Brongn.) Font. и *C. haiburnensis* (L. et H.) Sew. Особенно разнообразными оставались лептостробовые родов *Czekanowskia* (6–8 видов) и *Phoenicopsis* (до 10 видов). Гинкговые были представлены родом *Leptotoma*, цикадовые – *Nilssonia* (4 вида), а хвойные – таксонами широкого распространения: *Podozamites*, *Brachyphyllum*, *Schizolepidopsis.*

К Западно-Сибирской провинции относилась, как и предполагал Вахрамеев (1964), территория северо-западного Приуралья, бассейн р. Печоры (рис. 1, 2). Печорские бат-келловейские тафофлоры (сысольский комплекс растений) происходят из континентальных прослоев морских отложений сысольской свиты, возраст которой определен по фораминиферам и спорам и пыльце (Kiritchkova et al., 1989). По составу растений печорские тафофлоры не разнообразны в систематическом плане. Они представлены листьями лептостробовых – многочисленными рода *Phoenicopsis* (6 видов) и более редкими *Czekanowskia*; редкими гинкговыми родов *Leptotoma*, *Ginkgo*, *Baiera* и не частыми папоротниками *Coniopteris.* Количественное преобладание остатков листьев *Phoenicopsis* и их видовое разнообразие делают сысольский комплекс растений близким с малышевским и наунакским фитостратиграфическими комплексами Западной Сибири (рис. 2).

С малышевским фитостратиграфическим комплексом Западной Сибири уверенно сопоставляются комплексы растений из юрских (бат-келловей) отложений Северной Монголии. Остатки растений из этого региона первоначально изучались В.А. Вахрамеевым (Vakhrameev in Shuvalov, 1995), а в последние годы обработкой

вновь собранного флористического материала занимается Е.И. Костина. Отложения угольного месторождения Шарынгол (Sharyngol coal mine), расположенного в бассейне р. Шарынгол (рис. 1), выделены в шарынгольскую свиту, расчлененную на три подсвиты: базальную (нижняя), продуктивную (средняя) и безугольную (верхняя) (рис. 2). Некоторые авторы базальную и продуктивную подсвиты относят не к шарынгольской, а к эгингольской свите Северной Монголии (Shuvalov, 1995). Остатки растений приурочены к этим подсвитам. Список растений (с учетом сборов Костиной) насчитывает небольшое количество видов: *Lycopodites* sp., *Coniopteris burejensis* (Zal.) Sew., *Ginkgo* aff. *corieaceae* Flor., *Czekanowskia* ex gr. *rigida* Heer, *Phoenicopsis angustifolia* Heer, *Podozamites lanceolatus* (L. et H.) Schimp., *Pityophyllum* ex gr. *nordenskioeldii* (Heer) Seward, *Carpolites* sp., *Stenorachis* sp. Примерно в 300 км к юго-западу от месторождения Шарынгол расположено угольное месторождение Сайхан-Овоо (аймак Булган) (рис. 1), где продуктивная толща или эгингольская свита (Shuvalov, 1995) сложена песчаниками, аргиллитами, алевролитами и пластами угля. Флора из угленосной пачки, по определению Вахрамеева, представлена *Raphaelia diamensis* Sew., *Cladophlebis williamsoni* Brongn., *Schizolepis* sp., *Phoenicopsis* sp., *Baiera concinna* (Heer) Kawas., *Czekanowskia setacea* Heer, *Equisetites ferganensis* Sew., *Phoenicopsis speciosa* Heer, *Ph. angustifolia* Heer, *Pityophyllum nordenskioeldii* (Heer) Nath., *Sphenobaiera czekanowskiana* (Heer) Florin. В угольном карьере Эрээн, расположенном примерно в 20 км к северо-востоку от месторождения Сайхан-Овоо, вскрыта продуктивная толща, представленная переслаивающимися песчаниками, аргиллитами, алевролитами и угольными пластами. Костиной впервые для этой территории в алевролитах обнаружены остатки растений: *Cladophlebis* sp., *Raphaelia diamensis* Sew., *Baiera* sp., *Phoenicopsis* ex gr. *angustifolia* Heer, *Czekanowskia* aff. *tomskiensis* Kiritchk. et Samyl., *Czekanowskia* ex gr. *rigida* Heer, *Nilssoniopteris* sp., *Leptostrobus* sp. Доминируют остатки листьев папоротников *Raphaelia diamensis* Sew., лептостробовых родов *Czekanowskia*, *Phoenicopsis* и беннеттитовых *Nilssoniopteris*. Сочетание таксонов и наличие среди них *Coniopteris burejensis* (Zal.) Sew. и *Czekanowskia* aff. *tomskiensis* Kiritchk. et Samyl., столь характерных для бат-оксфордских флор Сибирской области, сближают тафофлоры Северной Монголии и Западной Сибири (рис. 1, 2).

Ленская палеофлористическая провинция первоначально была выделена по тафофлорам верхнеюрских отложений левого берега р. Лены (Северное Приверхоянье), береговых обнажений нижнего течения р. Вилюй, юрских отложений Южно-Якутского бассейна (Vakhrameev, 1964; Vakhrameev et al., 1970). Границу между Ленской и расположенной южнее Амурской провинциями Вахрамеев проводил условно “примерно по Становому хребту” (Vakhrameev et al., 1970: 263).

Новые данные по палеогеографии территории севера России в юрский период показали, что в конце первой половины средней юры (байос-бат) на востоке Сибирской платформы существовали две озерно-аллювиальные равнины – Вилюйская и Южно-Якутская (Zakharov et al., 1983; Grinenko et al., 2012, 2014).

В раннеюрскую эпоху территория Вилюйской равнины часто заливалась морем, где формировались породы морского генезиса, иногда с континентальными прослоями, содержащими остатки растений – укугутская и сунтарская свиты. Однако в конце ранней (тоар) и в начале средней (аален) юры восточная часть Вилюйской равнины поднялась выше уровня моря. В пределах всей равнины установился континентальный режим, сохранившийся до конца позднеюрской эпохи. В реках и озерах равнины формировались отложения континентального генезиса, часто с остатками растений – якутская, нижневилюйская, марыкчанская и бергеинская свиты. Мелководные морские бассейны сохранились лишь на северо-востоке Вилюйской равнины, вдоль правобережья р. Лены (рис. 1, 2).

Тафофлоры из отложений укугутской и якутской свит Вилюйской синеклизы не многочисленны и по систематическому составу близки между собой. Они представлены небольшим количеством таксонов сибирского типа (Kirina, Kiritchkova, 1977; Kiritchkova, 1985). Как было отмечено ранее (Kiritchkova et al., 2021), это были, по всей вероятности, мобильные первопроходцы флор Ленской провинции, сформировавшейся лишь к началу поздней юры.

Территория Южно-Якутского бассейна в период накопления отложений укугутской и якутской свит (ранняя юра–начало средней юры) являлась озерно-аллювиальной равниной и попрежнему не заливалась морской водой (Zakharov et al., 1983). Состав южноякутских тафофлор из отложений нижней и начала средней (аален) юры в целом соответствует сибирскому типу. К сожалению, остатки этих растений до сих пор слабо изучены (Vakhrameev, 1964, 1988).

По систематическому составу южноякутские тафофлоры конца средней юры (бат-келловей) и поздней юры заметно отличается от одновозрастных тафофлор Вилюйской равнины и больше соответствуют тафофлорам бассейнов рек Буреи и Зеи. Такие изменения флоры Южно-Якутской равнины второй половины юры обусловлены не только более южным ее расположением по сравнению с флорой Вилюйской равнины. По всей вероятности, здесь было бóльшее влияние флор

южных территорий, в частности флоры Амурской провинции, поскольку Южно-Якутская равнина еще в конце средней юры была отделена от Вилюйской равнины Лено-Алданской горной грядой (Mesezhnikov et al., 1971; Zakharov et al., 1983). Поэтому южную границу Ленской провинции мы проводим не на уровне 55° северной широты (Vakhrameev, 1988), а значительно севернее – на уровне 59–60° северной широты. Западная граница провинции проходит с юга на север вдоль восточного окаймления Среднесибирской холмистой равнины до морского побережья в пределах 105–110° восточной долготы (рис. 1).

В Ленской провинции второй половины юры по тафофлорам из опорных разрезов марыкчанской свиты (среднее течение р. Вилюй и его левые притоки – реки Ыгыатта, Мархa, Тюкян, Тюнг; скважины, пробуренные в пределах бассейна р. Вилюй) и джаскойской свиты (левый берег р. Лена и ее правые притоки – реки Леписке, Алдан) установлены два комплекса растений – джаскойский и мархинский, которые характеризуют мархинский фитогоризонт (рис. 2). Возраст горизонта – келловей-ранневолжский, обоснован морской фауной, присутствующей в разрезах по рекам Мархa, Тюнг и Лена (Vakhrameev, 1958; Vassilevskaya, 1959; Samylina, 1963, 1964; Slastenov, 1973; Saks et al., 1976; Kiritchkova, 1976, 1985; Kiritchkova, Samylina, 1984; Zinchenko et al., 1978).

Джаскойские тафофлоры происходят из нижней половины одноименной свиты Центрального Предверхоянья и марыкчанской свиты бассейна р. Вилюй. В систематическом составе этих тафофлор преобладают папоротники *Cladophlebis* с характерным для поздней юры *C. serrulata* Samyl., несколько видов *Raphaelia* и лептостробовых рода *Czekanowskia*. Из хвойных присутствуют *Podozamites* и *Schizolepidopsis*. Мархинские тафофлоры приурочены к бергеинской свите. Их систематический состав на родовом уровне тот же, что и в джаскойских тафофлорах, но более разнообразный на видовом уровне. Это хвощовые – *Equisetites* (4 вида); папоротники – *Cladophlebis* (6 видов, включая *C. aldanensis* Samyl., характерный для верхнеюрских отложений), *Coniopteris* (менее часты и менее разнообразны); лептостробовые – *Czekanowskia* (6 видов) и *Phoenicopsis* (4 вида); гинкговые и хвойные почти в том же видовом составе, что и в джаскойских тафофлорах.

Позднеюрские тафофлоры бассейна р. Колымы известны из континентальных прослоев в морских отложениях с позднеюрскими бухиями (Paraketsov, 1982). Обнаруженные здесь остатки растений немногочисленны и неразнообразны – *Cladophlebis aldanensis* Vachr., *C. nebbensis* (Brongn.) Nath., *Raphaelia diamensis* Sew., *Ctenis anyuensis* E. Lebed., *Heilungia* cf. *amurensis* (Novopokr.) Pryn., *Nilssonia* sp., *Sphenobaiera* sp., *Phoenicopsis angustifolia* Heer (Samylina,1964, 1967; Kiritchkova, Samylina, 1984). Это растения, "...которые мигрировали на прибрежную сушу после отступления ранневолжского моря" (Vakhrameev, 1988: 44).

Несмотря на одновозрастность тафофлор Западно-Сибирской и Ленской провинций, характеризующихся единым сибирским типом флоры, в каждой из них прослеживаются свои особенности. В западносибирских тафофлорах (наунакский фитостратиграфический комплекс, рис. 2) среди папоротников преобладает род *Coniopteris* (9 видов), а род *Cladophlebis* менее разнообразный в видовом отношении и встречается редко, также как и род *Raphaelia*. В ленских тафофлорах (джаскойский комплекс растений, рис. 2) более разнообразны *Cladophlebis* и *Raphaelia*. В западносибирских тафофлорах из цикадовых присутствует несколько видов рода *Nilssonia*, в ленских тафофлорах цикадофиты отсутствуют. Лептостробовые (*Czekanowski*a и *Phoenicopsis*) многочисленны в составе тафофлор обеих провинций, но представлены, как правило, разными видами.

Амурская палеофлористическая провинция, выделенная Вахрамеевым (Vakhrameev et al., 1970) для более южных флор Сибирской области, заметно отличающихся от тафофлор северных провинций бóльшим систематическим разнообразием. Остатки растений Амурской провинции происходят из континентальных отложений верхов средней-верхней юры. Отложения залегают по большей части на породах морского генезиса низов верхней юры и перекрываются континентальными отложениями нижнего мела часто с остатками раннемеловых растений (Vakhrameev, Doludenko, 1961; Lebedev, 1965; Dobruskina, 1965; Krassilov, 1973; Srebrodolskaya, 1984; Atlas ..., 2002; Nosova et al., 2021).

На территории бассейна р. Буреи юрские тафофлоры приурочены к талынджанской свите (келловей-оксфорд) (рис. 2) и насчитывают значительное количество таксонов. Большая часть растительных остатков принадлежит папоротникам – в основном роду *Cladophlebis* (7 видов) совместно с *Raphaelia* и более редкими *Coniopteris*; многочисленны листья цикадофитов родов *Anomozamites*, *Nilssoniopteris*, *Tyrmia*, *Heilungia* и *Ctenis*; гинкговые представлены скоплениями листьев *Pseudotorellia*, *Ginkgoites*, *Sphenobaiera*; лептостробовые – *Czekanowskia*, *Leptostrobus*, *Ixostrobus* (Vakhrameev, Doludenko, 1961; Krassilov, 1973).

В бассейне р. Зеи позднеюрские тафофлоры приурочены к аякской и депской свитам и по соотношению таксонов практически повторяют буреинские тафофлоры (Lebedev, 1965). В составе зейских тафофлор также доминируют папоротники *Cladophlebis*, *Raphaelia*, цикадовые *Nilssonia*,

Heilungia, более разнообразны гинкговые. С таким же соотношением основных групп растений, но с обедненным составом таксонов, известны тафофлоры в основном из толбузинской свиты среднего течения р. Амур (Dobruskina, 1961, 1965) (рис. 2).

Южно-Якутский бассейн, расположенный в верховьях р. Алдан, уже в первой половине средней юры (байос) был отделен от Вилюйской низменности Лено-Алданской горной грядой (Zakharov et al., 1983). К началу поздней юры систематический состав доминирующих таксонов в тафофлорах Южно-Якутского бассейна изменился не только на видовом уровне. Причиной таких изменений, по всей вероятности, явилось не только более южное положение бассейна на территории Ленской провинции, но и более широкое распространение и влияние палеофлор Амурской провинции.

В Южно-Якутском бассейне (рис. 2) тафофлоры поздней юры происходят из верхней части кабактинской свиты и свит беркакитской и нерюнгринской. По систематическому составу эти тафофлоры близки между собой и представлены как кабактинско-беркакитский и нерюнгринский комплексы растений (Vlasov, Markovich, 1979). Характерными для них являются хвощовые *Equisetites* (4 вида) и *Annulariopsis*, многочисленные папоротники из родов *Coniopteris* (9 видов), *Cladophlebis* (11 видов), характерная для сибирских флор *Raphaellia* (2 вида). Цикадофиты не разнообразны в видовом отношении, но всегда присутствуют *Nilssonia*, *Heilungia*, *Butefia*, *Ptilophyllum*. Многочисленны остатки листьев лептостробовых, гинкговых и хвойных. К сожалению видовой состав многих голосеменных не только Амурской, но и частично Ленской провинций остается не выявленным, хотя в списках растений всегда присутствуют *Czekanowskia*, *Phoenicopsis*, *Ginkgo*, *Sphenobaiera*, *Baiera*, *Elatocladus*, *Pagiophyllum* и др.

Систематический состав доминирующих таксонов в южноякутских тафофлорах практически повторяется в тафофлорах бассейна р. Зеи (особенно в депской свите) (Lebedev, 1965) и Восточного Забайкалья. В составе тафофлор бассейна р. Зеи также разнообразны папоротники *Coniopteris* (4 вида), *Cladophlebis* (7 видов), *Raphaelia* (4 вида); среди цикадовых преобладают *Nilssonia*, *Heilungia*. Присутствуют разнообразные лептостробовые, гинкговые (многие из них новые виды) и хвойные.

Позднеюрские тафофлоры Восточного Забайкалья по систематическому составу близки не только с тафофлорами верхнего течения р. Амур (Vakhrameev, 1964, 1988; Dobruskina, 1961, 1965; Srebrodolskaya, 1984). Не меньшее сходство систематического состава забайкальских тафофлор поздней юры проявляется и с тафофлорами второй половины юры Южной Якутии (Srebrodolskaya, 1984; Атлас..., 2002). Основными доминантами забайкальских тафофлор являются многочисленные листья лептостробовых, из папоротников крупнолистные *Cladophlebis* и разнообразные *Coniopteris*, характерные для региона цикадовые *Heilungi*a, *Weltrichia* и Butefia, а также хвойные *Elatocladus*, *Pityophyllum*.

Из краткого анализа систематического состава тафофлор Амурской провинции становится очевидным, что они имели более широкое распространение на юго-восточной территории Сибирской области. Северную границу Амурской провинции, т.е. границу между Амурской и Ленской провинциями, следует проводить не по Становому хребту, как предлагал Вахрамеев (Vakhrameev et al., 1970), а на уровне 59–60° северной широты. Западную границу следует проводить с севера на юг вдоль восточного окаймления Среднесибирской холмистой возвышенности в пределах 105–110° восточной долготы (рис. 1).

ЗОНА ЭКОТОНА МЕЖДУ СИБИРСКОЙ И ЕВРО-СИНИЙСКОЙ ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКИМИ ОБЛАСТЯМИ

Палеофлоры сибирского типа на территории Северного Китая имели широкое распространение в течение первой половины юры (ранняя юра, средняя юра – аален-ранний бат) (Sze, 1949; Vakhrameev, 1988; Sun, 1992; Zhou, 1995; и др.). В этот период большая часть их входила в Западно-Сибирскую провинцию Сибирской палеофлористической области, палеофлоры южной части Северного Китая были выделены в Северо-Китайскую провинцию этой области (Kiritchkova et al., 2021).

К началу второй половины юры (келловей-поздняя юра) систематический состав тафофлор Северного Китая заметно изменился. Этому способствовали, как отмечалось выше, усиливающаяся тектоническая активность Тянь-Шаньской горной системы и значительно бóльшее ее распространение по площади (Searle et al., 1987; Coleman, 1989; Li S.L. et al., 2014). Море Тетис и многие другие более мелкие морские бассейны отступили далеко на запад и юго-запад, за пределы Гиссарских гор (Kamelin, 2017). Климат сменился на семиаридный, близкий к тропическому. В тафофлорах почти исчезли растения сибирского типа, произрастающие в условиях гумидного климата.

Китайскими исследователями подобные изменения прослежены на примере разрезов тех же угольных бассейнов, на которых рассматрива-

лись отложения первой половины юры. Так, в опорном разрезе угольного бассейна Qaidam провинции Qinghai (западная часть Северного Китая) угленосная бат-нижнекелловейская формация Dameigou (рис. 1, 3) охарактеризована тафофлорой сибирского типа, в состав которой входит более 60 видов растений (Li et al., 1988; Zhou, 1995; Wang et al., 2005). Перекрывающая ее формация Shimengou не угленосная, представлена плотными породами с многочисленными конгломератами или песчаниками с красноватым оттенком с редкими остатками растений. Систематический состав растений этой формации значительно беднее, чем формации Dameigou. Немногочисленные папоротники здесь представлены редкими диптериевыми; часты цикадофиты, в основном род *Nilssonia*; лептостробовые исключительно редкие; из хвойных присутствует *Brachyphyllum* с чешуевидными листьями.

Не менее показателен в этом плане разрез юрских отложений угольного бассейна Junggar, расположенного на северо-западе Китая (Sun et al., 2010; Li S.L. et al., 2014). Нижняя часть угленосной формации Toutunhe охарактеризована бат-келловейским комплексом растений (рис. 3). Верхняя половина формации и перекрывающие ее формации Qigu и Kalazha представлены аллювиальными породами в виде пятнистых или красноцветных грубых песчаников, отлагавшихся в аридных условиях горными реками. Отложения не содержат остатков растений, лишь местами присутствуют ископаемые пресноводные гастроподы, харофиты и даже динозавроподобные позвоночные и черепахи (Zhou, 1995; Li T. et al., 2014; Huang et al., 2016).

Подобные литологические изменения континентальных отложений в пределах бассейна китайские геологи и палеоботаники проследили на многих местонахождениях Северного Китая, особенно на северо-востоке предгорной территории Тянь-Шаня. Например, в северной части провинции Beijing (Northern Hebei) формация Houcheng несогласно залегает на формации Tiaojishan и сложена красными алевролитами, песчаниками с прослоями вулканических пород (Zhou, 1995) (рис. 3). Растительные остатки в этой формации очень редки, найдены лишь *Sagenopteris colpodes* Harris, *Sphenarion leneae* Wang, *Conites* sp. Вверх по разрезу формация Houcheng несогласно перекрывается формацией Zhangjiakou, сложенной крупными рифоидными породами, переслаивающимися с туфами и базальтами, а в верхней части формации преобладают вулканические породы и лавовые брекчии. В этой формации найдены лишь *Equisetites rugosus* Samyl., *Pseudoctenis* cf. *lanei* Thomas, *Czekanowskia rigida* Heer, *Leptostrobus sphaericus* Wang, *Sphenarion lineae* Wang, *Pityolepis larixiformis* Wang, *P. pingquanensis* Wang, *Schizolepidopsis fenglingensis* Wang, *S. liaoxiensis* (Zhang) Wang, *Pagiophyllum* sp.

Келловей-оксфордские отложения южной части Северо-Западного Китая известны в местонахождениях, расположенных вдоль стыка границ Внутренней Монголии с провинциями Hebei и Liaoning (рис. 1, 3). Отложения в этом бассейне составляют формации: Haifanggou или Tiaojishan, Langi; Tuchengzi и Yixian (Sun et al., 2001; Jiang et al., 2010; Huang et al., 2016; Dong et al., 2017; Pott, Jiang, 2017; Na et al., 2017). Формация Haifanggou, или слои Daohugou, мощностью 100–150 м, залегает на палеозойских отложениях и сложена мощными туфами с тонкими разноцветными глинистыми прослоями. Местами разрез состоит только из отложений равнинных озер. Выше залегающие формации Tuchengzi и Yixian состоят только из вулканогенных пород с редкими остатками растений. Тафофлора формации Yixian, как отмечает Pott с соавтором (Pott, Jang, 2017), мало отличается от тафофлоры Daohugou. В их составе преобладают цикадофиты из родов *Pterophyllum*, *Anomozamites*, *Cycadolepis*, редкие *Jakutiella* и наиболее частые листья *Anomozamites*. Из гинкговых присутствуют по два вида *Shenobaiera* и *Ginkgoites*, хвойные представлены немногочисленными *Brachyphyllum* с чешуйчатыми листьями, из папоротников найден фрагмент листа *Clathropteris* (?).

Предгорные территории Тянь-Шаньской горной системы на западе, в частности районы юго-запада Гиссарского хребта, гор Кугитанг, а также Ферганской долины и южного Казахстана, в период начала второй половины юры (поздний байос-бат и до конца келловея) представляли собой низменные суши, временами заливаемые южными морями (Palaeogeografiya SSSR, 1975). Лишь Ферганская впадина весь этот период оставалась озерной равниной. Здесь в условиях теплого и влажного климата в байос-бате произрастали *Cladophlebis*, *Coniopteris* совместно с диптериевыми и мараттиевыми папоротниками, разнообразными гинкговыми и хвойными типа *Podozamites*, *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum* (Brik, 1933, 1937, 1953). Это были флоры сибирского типа, включаемые нами в состав Северо-Китайской провинции Сибирской области. Но с келловея в регионе началась аридизация климата, отразившаяся не только на характере отложений, представленных песчаными и алевролитовыми (часто пестро окрашенными) породами. К позднеюрскому времени произошли заметные изменения систематического состава гиссарских и зеравшанских тафофлор востока Средней Азии и каратауских тафофлор южного Казахстана (рис. 3).

Тафофлоры из отложений байсунской свиты конца средней юры (келловей) Гиссарского хребта в Узбекистане (Gomolitzky, 1968; Genkina, 1979; Genkina et al., 1980; Aliev et al., 1983, Troitsky, Gomolitzky, 1996; Sevryugin et al., 1989) и карабастауской свиты первой половины поздней юры (поздний келловей-кимеридж) хребта Каратау в Южном Казахстане (Doludenko, Orlovskaya, 1976; Sevryugin et al., 1989; Doludenko et al., 1995) (рис. 1, 3) характеризуются повышенным количеством таксонов Евро-Синийской области. В составе этих тафофлор преобладают голосеменные: беннеттитовые *Otozamites*, *Pterophyllun*, *Ptilophyllum*, *Paracycas*; менее частые цикадовые, в основном *Nilssonia*, *Pseudoctenis*; им сопутствуют гинкговые *Ginkgo*, *Sphenobaiera*; хвойные представлены родом *Elatocladus*, а также побегами с чешуевидными листьями родов *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*. Папоротники *Coniopteris* и *Clathropteris* редкие. Эти тафофлоры по соотношению характерных таксонов мало отличаются от бат-келловейских тафофлор нижней половины формации Toutunhe угольного бассейна Junggar (Sun G. et al. 2010; Li S.L. et al., 2014) и формации Haifanggou западной части провинции Liaoning Северного Китая (Sun et al., 2001; Pott, Jiang, 2017; Na et al., 2017) (рис. 1, 3). Эти палеофлоры трудно отнести к флорам сибирского типа, так как их систематический состав больше соответствует флорам евро-синийского типа.

Дальневосточная позднебатская-келловейская флора хребта Сихоте-Алинь, по данным Е.Б. Волынец (Trias..., 2008) богата и разнообразна, а флороносные толщи не имеют признаков вулканического воздействия. Комплексы растений происходят из континентальных ананьевской и монакинской толщ бассейнов рек Ананьевка и Алексеевка. Возраст отложений обоснован морской фауной, происходящей из подстилающих и перекрывающих стратонов морского генезиса (рис. 3). Дальневосточные тафофлоры по соотношению доминирующих таксонов соответствуют тафофлорам формации Dameigou угольного бассейна Qaidam (юг Северного Китая) и формации Haifanggou или слоям Daohugou Внутренней Монголии Китая (Zhou, 1995; Sun et al., 2001; Pott, Jang, 2017; Na et al., 2017). В составе дальневосточных тафофлор наряду с цикадовыми присутствуют разнообразные папоротники, особенно род *Cladophlebis*, многочисленные *Onychiopsis*, *Marattiopsis*, *Phlebopteris*, *Osmundopsis*, *Adiantopteris*, *Klukia*, *Sphenopteris*. Не менее разнообразны беннеттитовые – *Dictyozamites, Ptilophyllum*, *Ctenis*, *Anomozamites* и цикадовые рода *Nilssonia* со многими видами. Лептостробовые единичны, также как и гинкговые. Из хвойных превалируют *Elatocladus*, *Brachyphyllum*, *Podozamites*. Систематический состав дальневосточных тафофлор свидетельствует о благоприятных климатических прибрежно-морских условиях, более теплых и достаточно влажных, в отличие от климатических условий северо-восточных территорий Северного Китая с их жарким и засушливым климатом.

Однако, в составе тафофлор второй половины юры как востока Средней Азии, так и Северного Китая и Дальнего Востока России (рис. 1) продолжают постоянно присутствовать, хотя и в небольшом количестве, сибирские таксоны, такие как *Cladophlebis*, *Czekanowskia*, *Phoenicopsis*, *Sphenobaiera* и хвощовые. Подобные флоры, в составе которых присутствуют таксоны характерные для флор, относящихся как к одной, так и к другой смежным фитохориям, Вахрамеев относил к переходным и называл их флорами экотона (Vakhrameev, 1988, 1991). К этому типу флор относятся позднеюрские тафофлоры Северного Китая, востока Средней Азии и, возможно, Дальнего Востока России, хотя тафофлоры Дальнего Востока существовали в более благоприятных климатических условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ тафофлор Сибирской палеофлористической области второй половины юры позволил выявить особенности палеогеографического распространения сибирской флоры в условиях палеоландшафтных и палеоклиматических перестроек.

В пределах Сибири палеоландшафтные перестройки были вызваны крупными морскими трансгрессиями, не повлиявшими на климат региона.

В Северном Китае усилившаяся в конце средней юры тектоническая активность в Тянь-Шаньской горной системе резко изменила не только палеоландшафтные, но и климатические условия, превратив гумидный климат в семиаридный, жаркий, почти тропический. С самого начала келловейского века аридизация климата распространялась на северо-запад в восточную часть Средней Азии. В связи с изменениями климата изменились границы распространения флор сибирского типа. Граница Сибирской палеофлористической области на этой территории переместилась на 15° севернее границы области в первой половине юры. Полученные в последние десятилетия новые сведения о систематическом составе келловей–позднеюрских флор Сибирской области позволили уточнить положение границ не только области в целом, но и ее палеофлористических провинций.

Климатические изменения в Северном Китае и на востоке Средней Азии явились причиной из-

менения систематического состава не только северокитайских, но и гиссарских и зеравшанских тафофлор востока Средней Азии, а также каратауских тафофлор южного Казахстана. В целом, к позднеюрской эпохе флоры Северного Китая и востока Средней Азии по систематическому составу характерных таксонов стали более близкими к флорам Евро-Синийской палеофлористической области и в первую очередь к юрским флорам востока Прикаспийской впадины (Baranova et al., 1975). Однако постоянное присутствие в них немногочисленных сибирских таксонов, таких как *Cladophlebis*, *Czekanowskia*, *Phoenicopsis* и некоторых гинкговых, делает эти флоры переходными между сибирскими и евро-синийскими, то есть флорами экотона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны д.г.-м.н. А.Б. Герману за ценные советы и замечания. Работа выполнена в рамках госзаданий Ботанического института РАН (тема № АААА-А19-19021190031-8) и Геологического института РАН (тема № 0135-2019-0045).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Aliev et al.] Алиев М.М., Крылов Н.А., Генкина Р.З., Гофман Е.А., Дубровская Е.Н., Цатурова А.А., Аманниязов К.Н., Алимов К.А., Миркамалов Х.Х., Мальцева А.К., Прозоровская Е.Л., Ростовцев К.О., Сахаров А.С. 1983. Юра юга СССР. М. 208 с.

[Atlas...] Атлас фауны и флоры палеозоя-мезозоя Забайкалья. 2002. Новосибирск. 714 с.

[Baranova et al.] Баранова З.Е., Киричкова А.И., Зауер В.В. 1975. Стратиграфия и флора юрских отложений востока Прикаспийской впадины. Л. 190 с.

[Brik] Брик М.И. 1933. Материалы к изучению мезозойской флоры Средней Азии. Ташкент. Вып. 1. С. 1–15.

[Brik] Брик М.И. 1937. Мезозойская флора Южной Ферганы. Ч. II. Ташкент. 74 с.

[Brik] Брик М.И. 1953. Мезозойская флора Восточно-Ферганского каменноугольного бассейна. М. 110 с.

[Bystritskaya et al.] Быстрицкая Л.И., Киричкова А.И., Тимошина Н.А. 1992. Фитостратиграфия тюменьской свиты (Томская область). – В кн.: Материалы по палеонтологии и стратиграфии Западной Сибири. Томск. С. 61–72.

[Bystritskaya, Tatyanin] Быстрицкая Л.И., Татьянин Б.М. 1983. Новые данные по стратиграфии юрских отложений на юго-востоке Западной Сибири. – В кн.: Материалы по геологии Сибири. Томск. С. 85–97.

Chen W., Ji Q., Liu D., Zhang Y., Song B., Liu X. 2004. Isotope geochronology of the fossil bearing beds in Daohugou area, Nincheng, Inne Mongopia, China. – Geol. Bull. 23: 1165–1169.

[Chirva et al.] Чирва С.А., Куликова Н.К., Яковлева С.П. 1997. Новые данные по стратиграфии триаса и юры Печорской синеклизы. – В кн.: Вопросы совершенствования фанерозойских отложений нефтегазоносных регионов России. СПб. С. 62–71.

Coleman R.G. 1989. Continental growth of northwest China. – Tectonics. 8(3): 621–635. https://doi.org/10.1029/TC008i003p00621

Deng S.H., Lu Y.Z., Pan Y.H. 2010. The Jurassic System of Northern Xinjiang, China. Hefei. 279 p.

[Dobruskina] Добрускина А.И. 1961. О мезозойской флоре Верхнего Амура. – Вестн. МГУ. Сер. 4. Геология. 6: 29–35.

[Dobruskina] Добрускина А.И. 1965. Новые данные к характеристике Толбузинского палеофлористического комплекса (Верхний Амур). – Вестн. МГУ. Сер. 2. Геология. 2: 62–74.

[Doludenko et al.] Долуденко М.П., Киричкова А.И., Костина Е.И. 1995. О юрской флоре Ленгерского угольного месторождения (Южный Казахстан). – Палеонтол. журн. 1: 98–109.

[Doludenko, Orlovskaya] Долуденко М.П., Орловская Э.Р. 1976. Юрская флора Кара-Тау. М. 264 с.

Dong C., Yang X., Zhou Z. 2017. The Daohugou Biota Shangai. Science and Technology Publishing. House Shangai. P. 252–302.

[Genkina] Генкина Р.З. 1979. Расчленение континентальных отложений триаса и юры на востоке Средней Азии. – Сов. Геология. 4: 27–39.

[Genkina] Генкина Р.З., Долуденко М.П., Дубровская Е.Н., Никишина В.М. 1980. Батские отложения Южной Ферганы. – Сов. геология. 10: 50–60.

[Gomolitzky] Гомолицкий Н.П. 1968. К стратиграфии юрских континентальных отложений Яккабакских гор. – Изв. АН СССР. Сер. Геология. 2: 110–116.

[Grinenko et al.] Гриненко В.С., Князев В.Г., Девятов В.П. 2012. Палеогеография позднего триаса и юры востока Сибирской платформы и складчатого обрамления. – Вестник госкомгеологии. 1 (11): 61–77.

[Grinenko et al.] Гриненко В.С., Князев В.Г., Девятов В.П., Шурыгин Б.Н. 2014. Нижняя-средняя юра Лено-Вилюйского района: проблемы расчленения и межрайонные корреляции (Восток Сибирской платформы). – Вестник госкомгеологии. 1 (13): 53–65.

Huang W., Dilcher D., Wang H., Na Y.L., Li Y. F., Li T., Sun C.L. 2017. First record of Sphenarian (Czekanowskiales) with epidermis structures from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China. – Palaeoworld. 26: 510–518. https://doi.org/10.1016/j.palwor.2016.05.005

Huang W., Sun C.L., Wang H.S., Na Y.L., Li Y.F., Li T. 2016. New Phoenicopsis (Czekanowskiales) from the Middle Jurassic Daohugou Biota, China and their roles in phytogeographic and paleoclimatic reconstruction. – Palaeoworld. 25 (3): 388–398. https://doi.org/10.1016/j.palwor.2015.09.004

[Ilyina] Ильина В.И. 1985. Палинология юры Сибири. М. 237 с.

[Ilyina] Ильина В.И. 1997. Палиностратиграфическая шкала нижней и средней юры Сибири и ее приме-

нение для детального расчленения нефтегазоносных толщ. – В кн.: Биостратиграфия нефтегазоносных бассейнов. СПб. С. 86–95.

Jiang B., Yao X., Niu Y., Rao X., Li Q. 2010. Outline of the Jurassic and Cretaceous systems in western Liaoning, NE China. Hefei. P. 1–84.

[Kamelin] Камелин Р.В. 2017. История флоры Серединной Евразии. – Turczaninowia. 20 (1): 5–29. https://doi.org/10.14258/turazaninowia.20.1.1

[Kirina, Kiritchkova] Кирина Т.И., Киричкова А.И. 1977. Новые данные о континентальных отложениях средней юры в Западной Якутии. – Геология, геофизика. 10: 31–37.

[Kirina et al.] Кирина Т.И., Месежников М.С., Репин Ю.С. 1978. О новых местных подразделениях в юре Западной Якутии. – В кн.: Новые данные по стратиграфии и фауне юры и мела Сибири. Новосибирск. С. 70–85.

[Kiritchkova] Киричкова А.И. 1976. Палеоботаническая характеристика и корреляция континентальных отложений верхней юры Западной Якутии. – Геология, геофизика. 11: 44–54.

[Kiritchkova] Киричкова А.И. 1985. Фитостратиграфия и флора юрских и нижнемеловых отложений Ленского бассейна. Л. 223 с.

[Kiritchkova et al.] Киричкова А.И., Батяева С.К., Быстрицкая Л.И. 1992. Фитостратиграфия юрских отложений юга Западной Сибири. М. 216 с.

[Kiritchkova et al.] Киричкова А.И., Батяева С.К., Быстрицкая Л.И., Тимошина Н.А., Травина Т.А. 1997. Юрские континентальные отложения юга Западной и Средней Сибири: стратиграфия и корреляция. – В кн.: Вопросы совершенствования стратиграфической основы фанерозойских отложений нефтегазоносных регионов России. СПб. С. 78–81.

[Kiritchkova, Doludenko] Киричкова А.И., Долуденко М.П. 1996. Новые данные по фитостратиграфии юрских отложений Казахстана. – Стратиграфия. Геол. корреляция. 4 (5): 35–52.

[Kiritchkova et al.] Киричкова А.И., Костина Е.И., Быстрицкая Л.И. 2005. Фитостратиграфия и флора юрских отложений Западной Сибири. СПб. 377 с.

[Kiritchkova] Киричкова А.И., Костина Е.И., Носова Н.В. 2021. Палеофитогеография Сибирской флористической области в ранней юре и в первой половине средней юры – Бот. журн. 106 (9): 837–854. https://doi.org/10.31857/S0006813621090076

[Kirtichkova, Samylina] Киричкова А.И., Самылина В.А. 1984. Особенности палеофлористической характеристики континентальных отложений верхней юры и неокома Сибири. – В кн.: Пограничные ярусы юрской и меловой систем. М. С. 161–167.

[Kiritchkova et al.] Киричкова А.И., Травина Т.А., Быстрицкая Л.И. 2002. Род *Phoenicopsis*. Систематика, история, распространение, значение для стратиграфии. СПб. 205 с.

[Kiritchkova et al.] Киричкова А.И., Чирва С.А., Храмова С.Н. 1989. Флора средней юры бассейна р. Печоры. – В кн.: Фитостратиграфия и морфология спор древних растений нефтегазоносных провинций. Л. С. 30–40.

Kostina E.I., Herman A.B. 2013. Middle Jurassic flora of South Mongolia: composition, age and phytogeographic position. – Rev. Palaeobot. Palynol. 93: 82–98. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2013.01.009

Kostina E.I., Herman A.B. 2016. Middle Jurassic flora of Mongolia: composition, age and phytogeographic position. – Palaeontol. Journ. 50 (12): 1437–1450. https://doi.org/10.1134/S0031030116120108

Kostina E.I., Herman A.B., Kodrul T.M. 2015. Early Jurassic (possibly Aalenian) Tsagan-Ovoo Flora of Central Mongolia. – Rev. Palaeobot. Palynol. 220: 44–68. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2015.04.010

[Kravets et al.] Кравец В.С., Месежников М.С., Слонимский Г.А. 1976. Строение юрской-нижнемеловой толщи в бассейне р. Печоры. – В кн.: Биостратиграфия отложений мезозоя нефтегазоносных областей СССР. Л. С. 27–41.

[Krassilov] Красилов В.А. 1973. Материалы по стратиграфии и палеофлористике угленосной толщи Буреинского бассейна. – В кн.: Ископаемые флоры и стратиграфия Дальнего Востока. Владивосток. С. 28–51.

[Lebedev] Лебедев Е.Л. 1965. Позднеюрская флора реки Зеи и граница юры и мела. М. 142 с.

Li P., He Y., Wu X., Mei S., Li B. 1988. Early and Middle Jurassic strata and their floras from northeastern border of Qaidam Basin, Qinghai. Nanjing. – Acta Palaeontologica Sinica. 20(1): 151–156 (In Chinese with English summary).

Li S.L., Yu X.H., Tan C.P., Steel R. 2014. Jurassic sedimentary evolution of southern Junggar Basin: Implication for palaeoclimate changes in northern Xinjiang Uygur Autonomous Region, China. – J. Palaeogeography. 3 (5): 145–161. https://doi.org/10.3724/SP.J.1261.2014.00049

Li T., Li Y.F., Na Y.J., Huang W., Sun C.L. 2014. Discovery of subgenus *Phoenicopsis* (*Gulgoweria*) from the Middle Jurassic of Ordos Basin, Inner Mongolia. – Global Geology. 33 (3): 524–534.

[Mecezhnikov et al.] Месежников М.С., Балабанова Т.Ф., Веренинова Т.А., Галеркин С.Г., Джиноридзе Н.М., Кирина Т.И., Кравец В.С., Чирва С.А. 1971. Палеогеография севера СССР в юрском и меловом периодах. – Вопросы палеогеографии и палеобиогеографии мезозоя Севера СССР. Л. 131 с.

[Mogucheva] Могучева Н.К. 2003. Материалы к стратиграфии триас-среднеюрских отложений Западной Сибири. – В кн.: Проблемы стратиграфии мезозоя Западно-Сибирской плиты. Новосибирск. С. 25–31.

Na Y., Sun C.L., Wang H., Dilcher D.L., Li Y., Li T. 2017. A brief introduction to the Middle Jurassic Daohugou Flora from Inner Mongolia, China. – Rev. Palaeobotany, Palynology. 247: 53–67.

[Nosova et al.] Носова Н.В., Костина Е.И., Бугдаева Е.В. 2021. Pseudotorellia Florin из верхнеюрских-нижнемеловых отложений Буреинского бассейна, Дальний Восток России. – Стратиграфия. Геол. корреляция. 29 (4): 53–70. https://doi.org/10.31857/S0869592X21040049

[Palaeogeografiya SSSR] Палеогеография СССР. Объяснительная записка к Атласу литолого-палеогеографических карт СССР. 1975. М. Т. 3. 199 с.

[Paraketsov] Паракецов К.В. 1982. Верхняя юра Лыглыхтанской впадины. Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан. Вып. 26. С. 58–60.

Pott Ch., Jiang B. 2017. Plant remains from the Middle-Late Jurassic Daohugou site of the Yanliao Biota in Inner Mongolia, China. – Acta Palaeobot. 57 (2): 185–222. https://doi.org/10.1515/acpa-2017-0012

Ren D., Gao K., Gao Z., Ji S., Tan J., Song Z. 2002. Stratigraphic division of the Jurassic in the Daohugou area Ningcheng, Inner Mongolia, China. – Geol. Bull. China. 21: 581–591.

[Saks et al.] Сакс В.Н., Меледина С.В., Месежников М.С. и др. 1976. Стратиграфия юрской системы Севера СССР. М. 436 с.

[Samylina] Самылина В.А. 1963. Мезозойская флора нижнего течения р. Алдан. – В кн.: Палеоботаника. Вып. IV. Л. С. 57–139.

[Samylina] Самылина В.А. 1964. Мезозойская флора левобережья р. Колымы (Зырянский угольный бассейн). Ч. I. Хвощовые, папоротники, цикадовые, беннеттитовые. – В кн.: Палеоботаника. Вып. V. Л. С. 39–79.

[Samylina] Самылина В.А. 1967. Мезозойская флора левобережья р. Колымы (Зырянский угольный бассейн). Ч. II. Гинкговые. Хвойные. Общие главы. – В кн.: Палеоботаника. Вып. VI. Л. С. 135–168.

[Samylina] Самылина В.А., Киричкова А.И. 1991. Род *Czekanowskia*. Систематика, история, распространение, значение для стратиграфии. Л. 139 с.

Searle M.P., Windley B.F., Cowald M.P., Cooper D.J.W., Rex A.J. et al. 1987. The closing of the Tethys and the tectonic of the Himalaya. – GSA Bulletin. 98 (6): 678–701. https://doi.org/10.1130/0016-7606(1987)98<678:TCOTAT>2.0.CO;2

[Sevryugin et al.] Севрюгин Н.Н., Долуденко М.П., Киричкова А.И., Сакулина Г.В., Федоренко О.А., Фокина Н.И. 1989. Стратиграфия и флора юрских отложений хребта Каратау (Южный Казахстан). М. 57 с.

Shen Y., Shen P., Huang D. 2003. Age of the fossil confostracans from Daohugou of Ningcheng, Inner Mongolia. – J. Stratigr. 27: 311–314.

[Shuvalov] Шувалов В.Ф. 1995. Новые данные по стратиграфии юрских угленосных толщ на Севере Монголии. – Стратиграфия. Геол. корреляция. 3 (3): 128–133.

[Shurygin et al.] Шурыгин Б.Н., Никитенко Б.Л., Девятов В.П., Ильина В.И., Меледина С.В., Гайдебурова Е.А., Дзюба О.С., Казаков А.М., Могучева Н.К. 2000. Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Юрская система. Новосибирск. 480 с.

[Slastenov] Сластенов Ю.Л. 1973. Стратиграфия мезозойских отложений Вилюйской синеклизы и прилегающих районов Приверхоянского прогиба. – В кн.: Нефтегазоносность Западной Якутии. Новосибирск. С. 34–45.

[Srebrodolskaya] Сребродольская И.Н. 1984. Новые данные о позднеюрской флоре Забайкалья. – В кн.: Материалы по стратиграфии и палеогеографии Восточной Азии. Владивосток. С. 40–46.

Sun C.L. 1992. The division of the Early Jurassic floristic province of the Eurasia continent. – Journ. Changchun Univ. Earth Sci.: 178–187 (in Chinese with English abstract).

Sun G., Miao Y., Mosbrugger V., Ashraf A.R. 2010. The Upper Triassic to Middle Jurassic strata and floras of the Junggar basin, Xinjang, Northwest China. – Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments. 90 (3): 203–214. https://doi.org/10.1007/s12549-010-0039-8

Sun G., Zheng S., Dilcher D.L., Wang Y., Mei S. 2001. Early Angiosperms and their associated plants from Western Liaoning, China. Shanghai. 227 p.

Sze H.C. 1949. Die mesozoische Flora aus der Hsiangchi Kohlen Serie in Westhupeh. — Palaeontol. Sinica. A. (2): 1–71.

[Triassic ...] Триас и юра Сихотэ-Алиня. Кн. II. Вулканогенно-осадочный комплекс, палеогеография. 2008. Владивосток. 297 с.

Troitsky V.I., Gomolitzky N.P. 1996. Jurassic continental deposits of Middle Asia. –Museum Nothern Arizona Bulletin. 60: 415–419.

[Vakhrameev] Вахрамеев В.А. 1958. Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба. М. 136 с.

[Vakhrameev] Вахрамеев В.А. 1964. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени. М. 261 с.

[Vakhrameev] Вахрамеев В.А. 1988. Юрские и меловые флоры и климаты Земли. М. 214 с.

Vakhrameev V.A. 1991. Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth. Cambridge. 318 p.

[Vakhrameev et al.] Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В. 1970. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М. 423 с.

[Vakhrameev, Doludenko] Вахрамеев В.А., Долуденко М.П. 1961. Верхнеюрская и нижнемеловая флора Буреинского бассейна и ее значение для стратиграфии. М. 136 с.

Valdes P.L., Sellwood B.W. 1992. A palaeoclimate model for the Kimmeridgian. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 95 (1–2): 47–72.

[Vassilevskaya] Василевская Н.Д. 1959. Стратиграфия и флора мезозойских угленосных отложений Сангарского района (Ленский угленосный бассейн). Л. С. 17–43.

[Vlasov, Markovich] Власов В.М., Маркович Е.М. 1979. Корреляция юрских и нижнемеловых отложений

центральной и восточной частей Южно-Якутского угольного бассейна. – Сов. геология. 1: 72–81.

Wang Y., Ken S., Zhang W., Sheng S. 2006. Biodiversity and paleoclimate of the Midlle Jurassic floras from the Tiaojishan Formation in western Liaoning, China. – Progr. Nat. Sci. 16: 222–230.

Wang Y., Mosburgger V., Zhang H. 2005. Early to Middle Jurassic vegetation and climatic events in Qaidam Basin, Northwest China. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 224: 200–216. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.03.035

Watson M.P., Hayward A.B., Parkinson D.N., Zhang Z.M. 1987. Plate tectonic history, basin development and petroleum source rock deposition onshore China. – Marine and Petroleum Geology. 4(3): 205–225. https://doi.org/10.1016/0264-8172(87)90045-6

[Zakharov et al.] Захаров В.А., Месежников М.С., Ронкина З.З., Репин Ю.С., Чирва С.А., Шурыгин Б.Н. и др. 1983. Палеогеография севера СССР в юрском периоде. Новосибирск. 190 с.

Zhang W., Zheng S. 1987. Early Mesozoic fossil plants western Liaoning, Northeast China. – In: Mesozoic Stratigraphy and Palaeontology of Western Liaoning. Geological Publishing House. P. 239–338 (In Chinese).

Zhou Z.Y. 1995. Jurassic Floras. – In: Fossil flora of China through the Geological Ages. Chapter 8. Guangzhou. P. 343–410.

[Zinchenko et al.] Зинченко В.Н., Кирина Т.И., Репин Ю.С. 1978. Юрские отложения правобережья Лены (Жиганский район). – В кн.: Новые данные по стратиграфии и фауне юры и мела Сибири. Новосибирск. С. 56–70.

PALAEOPHYTOGEOGRAPHY OF THE SIBERIAN PALAEOFLORISTIC REGION IN THE SECOND HALF OF THE MIDDLE URASSIC AND IN THE LATE JURASSIC

A. I. Kiritchkova[#], E. I. Kostina[a,##], and N. V. Nosova[b,###]

[a] Geological Institute RAS
Pyzhevskii Pereulok, 7, Moscow, 119017, Russia
[b] Komarov Botanical Institute RAS
2 Prof. Popova Str., Saint Petersburg, 197376, Russia
[#]e-mail: kirichkovaanna@gmail.com
[##]e-mail: kostina.gin@gmail.com
[###]e-mail: nnosova@binran.ru

The results of a comparative analysis of taxonomic composition of the taphofloras of the Siberian palaeofloristic region in the second half of the Middle (Bathonian-Callovian) and Late Jurassic are presented. The peculiarities of palaeogeographical distribution of the Siberian palaeoflora are revealed, which were caused within Siberia by marine transgressions that did not affect the climate of the region, and the tectonic activity of the Tien Shan mountain system, which significantly changed not only the palaeolandscape, but also the climatic conditions of the region. The boundaries of the Siberian palaeofloristic region and its provinces in the second half of the Jurassic have been corrected. An ecotone zone between the Siberian and Euro-Sinian palaeofloristic regions has been identified.

Keywords: Middle Jurassic, Late Jurassic, Siberia, China, palaeolandscape, palaeoclimate, taphoflora, palaeofloristic region, palaeofloristic provinces

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Doctor of Sciences in Geological and Mineralogical Sciences A.B. German for valuable advice and comments. The work was carried out within the framework of state assignments of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (no. AAAA-A19-19021190031-8) and the Geological Institute of the Russian Academy of Sciences (no. 0135-2019-0045).

REFERENCES

Aliev M.M., Krylov N.A., Genkina R.Z., Gofman Ye.A., Dubrovskaya Ye.N., Tsaturova A.A., Amanniyazov K.N., Alimov K.A., Mirkamalov Kh.Kh., Maltseva A.K., Prozorovskaya Ye.L., Rostovtsev K.O., Sakharov A.S. 1983. Yura yuga SSSR. [Jura of the south of the USSR]. Moscow. 208 p. (In Russ.).

Atlas of Paleozoic–Mesozoic Fauna and Flora of Transbaikalia. 2002. Novosibirsk. 714 p. (In Russ.).

Baranova Z.Ye., Kirichkova A.I., Zauyer V.V. 1975. Stratigrafiya i flora yurskikh otlozheniy vostoka Prikaspiyskoy vpadiny. [Stratigraphy and flora of Jurassic deposits in the east of the Caspian depression]. Leningrad. 190 p. (In Russ.).

Brik M.I. 1933. Materialy k izucheniyu mezozoyskoy flory Srednei Azii. [Materials for the study of the Mesozoic flora of Central Asia]. Tashkent. Issue 1: 1–15 (In Russ.).

Brik M.I. 1937. Iskopaemaya flora Yuzhnoy Fergany. II. [Fossil flora of South Fergana. II.] Tashkent. 74 p. (In Russ.).

Brik M.I. 1953. Mezozoyskaya flora Vostochno-Ferganskogo kamennougol'nogo basseina [The Mesozoic flora of Eastern Fergana Coal Basin]. Moscow. 110 p. (In Russ.).

Bystritskaya L.I., Kiritchkova A.I., Timoshina N.A. 1992. Fitostratigrafiya tyumenskoi svity (Tomskaya oblast') [Phytostratigraphy of the Tyumen Formation (Tomsk Region)]. – In: Materialy po paleontologii i stratigrafii Zapadnoi Sibiri. Tomsk. P. 61–72 (In Russ.).

Bystritskaya L.I., Tatyanin B.M. 1983. Novyye dannyye po stratigrafii yurskikh otlozheniy na yugo-vostoke Zapadnoe Sibiri [New data on the stratigraphy of the Jurassic deposits in the southeast of Western Siberia]. – In: Materialy po geologii Sibiri. Tomsk. P. 85–97 (In Russ.).

Chen W., Ji Q., Liu D., Zhang Y., Song B., Liu X. 2004. Isotope geochronology of the fossil bearing beds in Daohugou area, Nincheng, Inne Mongopia, China. – Geol. Bull. 23: 1165–1169.

Chirva S.A., Kulikova N.K., Yakovleva S.P. 1997. New data on the stratigraphy of the Triassic and Jurassic of the Pechora Syneclise. – In: Voprosy sovershenstvovaniya stratigraficheskoy osnovy fanerozoiskikh otlozheniy neftegazonosnykh regionov Rossii. St. Petersburg. P. 62–71 (In Russ.).

Coleman R.G. 1989. Continental growth of northwest China. – Tectonics. 8 (3): 621–635. https://doi.org/10.1029/TC008i003p00621

Deng S.H., Lu Y.Z., Pan Y.H. 2010. The Jurassic System of Northern Xinjiang, China. Hefei. 279 p.

Dobruskina A.I. 1961. O mezozoyskoy flore Verkhnego Amura [On the Mesozoic flora of the Upper Amur], Vestnik Moscow State University. Ser. 4. Geology. 6. 29–35 (In Russ.).

Dobruskina A.I. 1965. Novyye dannyye k kharakteristike Tolbuzinskogo paleofloristicheskogo kompleksa (Verkhniy Amur) [New data on the Tolbuzin palaeofloristic assemblage (the Upper Amur River)]. – Vestnik Moscow State University. Ser. 2. Geology 2. P. 62–74 (In Russ.).

Doludenko M.P., Kirichkova A.I., Kostina E.I. On Jurassic Flora of Lengerian coal field (South Kazakhstan). – Palaeontol. Journ. 1: 98–109.

Doludenko M.P., Orlovskaya E.R. 1976. Jurassic flora of the Karatau. Moscow. 264 p. (In Russ.).

Dong C., Yang X., Zhou Z. 2017. The Daohugou Biota Shangai. Shangai. P. 252–302.

Genkina R.Z. 1979. Raschleneniye kontinentalnykh otlozheniy triasa i yury na vostoke Srednei Azii [Division of continental deposits of Upper Triassic and Jurassic in east of Middle Asia]. – Sov. Geology. 4: 27–39 (In Russ.).

Genkina R.Z., Doludenko M.P., Dubrovskaya E.N., Nikishina V.M., 1980. Batskie otlozheniya Yushnoy Fergany [Bathonian deposits of South Fergana]. – Sov. Geology. 10: 50–60 (In Russ.).

Gomolitzky N.P., 1968. K stratigrafii yurskikh kontinentalnykh otlozheniy Yakkabakskikh gor [On the stratigraphy of the Jurassic continental deposits of the Yakkabak Mountains]. – Izv. Academy of Sciences of the USSR. Ser. geol. 2. P. 110–116 (In Russ.).

Grinenko V.S., Knyazev V.G., Devyatov V.P. 2012. Paleogeografiya pozdnego triasa i yury vostoka Sibirskoi platformy i skladchatogo obramleniya [Palaeogeography of the Late Triassic and Jurassic of the eastern Siberian Platform and folded framing]. – Vestnik Goskomgeologii. 1 (11): 61–77 (In Russ.).

Grinenko V.S., Knyazev V.G., Devyatov V.P., Shurygin B.N. 2014. Nizhnyaya-srednyaya yura Leno-Vilyuyskogo rayona: problemy raschleneniya i mezhrayonnyye korrelyatsii (Vostok Sibirskoi platformy) [Lower-Middle Jurassic of the Leno-Vilyui region: problems of subdivision and inter-regional correlations (East of the Siberian Platform)]. – Vestnik Goskomgeologii. 1 (13): 53–65 (In Russ.).

Huang W., Dilcher D., Wang H., Na Y.L., Li Y.F., Li T., Sun C.L. 2017. First record of Sphenarian (Czekanowskiales) with epidermis structures from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China. – Palaeoworld. 26: 510–518. https://doi.org/10.1016/j.palwor.2016.05.005

Huang W., Sun C.L., Wang H.S., Na Y.L., Li Y.F., Li T. 2016. New Phoenicopsis (Czekanowskiales) from the Middle Jurassic Daohugou Biota, China and their roles in phytogeographic and paleoclimatic reconstruction. – Palaeoworld. 25 (3): 388–398. https://doi.org/10.1016/j.palwor.2015.09.004

Ilyina V.I. 1985. Jurassic palynology of Siberia. Moscow. 237 p. (In Russ.).

Ilyina V.I. 1997. Palinostratigraficheskaya shkala nizhney i sredney Yury Sibiri i eye primeneniye dlya detalnogo raschleneniya neftegazonosnykh tolshch [Palynostratigraphic scale of the Lower and Middle Jurassic of Siberia and its application for detailed subdivision of oil and gas bearing strata]. – Biostratigrafiya neftegazonosnykh basseynov. St. Petersburg. 86–95 (In Russ.).

Jiang B., Yao X., Niu Y., Rao X., Li Q. 2010. Outline of the Jurassic and Cretaceous systems in western Liaoning, NE China. Hefei. P. 1–84.

Kamelin R.V. 2017. The history of the flora of Middle Eurasia. – Turczaninowia. 20 (1): 5–29 (In Russ.). https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.1.1

Kirina T.I., Kiritchkova A.I. 1977. Novyye dannyye o kontinentalnykh otlozheniyakh sredney yury v Zapadnoy Yakutii [New Data on Middle Jurassic continental deposits in Western Yakutia]. – Geology, Geophysics. 10: 31–37 (In Russ.).

Kirina T.I., Mesezhnikov M.S., Repin Yu.S. 1978. O novykh mestnykh podrazdeleniyakh v yure Zapadnoy Yakutii [About new local subdivisions in the Jurassic of Western Yakutia]. – In: Novyye dannyye po stratigrafii i faune yury i mela Sibiri. Novosibirsk. P. 70–85 (In Russ.).

Kiritchkova A.I. 1976. Paleobotanicheskaya kharakteristika i korrelyatsiya kontinentalnykh otlozheniy verkhney yury Zapadnoy Yakutii [Palaeobotanical characteristics and correlation of Upper Jurassic continental deposits

in Western Yakutia]. – Geology, Geophysics. 11: 44–54 (In Russ.).

Kiritchkova A.I. 1985. Fitostratigrafiya i flora yurskikh i nizhnemelovykh otlozheniy Lenskogo basseyna. [Phytostratigraphy and flora of the Jurassic and Lower Cretaceous deposits of the Lena Basin]. Leningrad. 223 p. (In Russ.).

Kiritchkova A.I., Batyayeva S.K., Bystritskaya L.I. 1992. Fitostratigrafiya yurskikh otlozheniy yuga Zapadnoy Sibiri [Phytostratigraphy of Jurassic deposits of the southern Western Siberia]. Moscow. 216 p. (In Russ.).

Kiritchkova A.I., Batyaeva S.K., Bystritskaya L.I., Timoshina N.A., Travina TA. 1997. Jurassic non-marine deposits of the south of Western and Middle Siberia: stratigraphy and correlation. – In: Questions of the Perfection stratigraphycal base-scale of the Phanerozoic deposits the petroloferous regions of Russia. St. Petersburg. P. 78–81 (In Russ.).

Kiritchkova A.I., Doludenko M.P. 1996. New data on the Jurassic phytostratigraphy in Kazakhstan. – Stratigr. Geol. Correl. 4 (5): 450–466.

Kiritchkova A.I., Kostina E.I., Bystritskaya L.I. 2005. Phytostratigraphy and Flora of Jurassic deposits of the Western Siberia. St.-Petersburg. 377 p. (In Russ.).

Kiritchkova A.I., Kostina E.I., Nosova N.V. 2021. Palaeophytogeography of the Siberian Palaeofloristic Region in the Early and first half of the Middle Jurassic. Bot. Zhurn. 106(9): 837–854 (In Russ.). https://doi.org/10.31857/S0006813621090076

Kiritchkova A.I., Samylina V.A. 1984. Osobennosti paleofloristicheskoy kharakteristiki kontinentalnykh otlozheniy verkhney yury i neokoma Sibiri [Peculiarities of the paleofloristic characteristics of continental deposits of the Upper Jurassic and Neocomian of Siberia]. – In: Pogranichnyye yarusy yurskoi i melovoi system. Moscow. P. 161–167 (In Russ.).

Kiritchkova A.I., Travina T.A., Bystritskaya L.I. 2002. The genus Phoenicopsis (systematics, history, distribution and stratigraphic significance). St.-Petersburg. 205 p. (In Russ.).

Kiritchkova A.I., Chirva S.A., Khramova S.N. 1989. Flora sredney yury basseina r. Pechory [Middle Jurassic flora of the Pechora River Basin]. – In: Fitostratigrafiya i morfologiya spor drevnikh rastenii neftegazonosnykh provintsii SSSR. Leningrad. P. 30–40 (In Russ.).

Kostina E.I., Herman A.B. 2013. Middle Jurassic flora of South Mongolia: composition, age and phytogeographic position. – Rev. Palaeobot. Palynol. 93: 82–98. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2013.01.009

Kostina E.I., Herman A.B. 2016. Middle Jurassic flora of Mongolia: composition, age and phytogeographic position. – Palaeontol. Journ. 50 (2): 1437–1450. https://doi.org/10.1134/S0031030116120108

Kostina E.I., Herman A.B., Kodrul T.M. 2015. Early Jurassic (possibly Aalenian) Tsagan-Ovoo Flora of Central Mongolia. – Rev. Palaeobot. Palynol. 220: 44–68. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2015.04.010

Kravets V.S., Mesezhnikov M.S., Slonimsky G.A. 1976. Stroyeniye yurskoy-nizhnemelovoy tolshchi v basseyne r. Pechory [The structure of the Jurassic-Lower Cretaceous sequence in the Pechory River Basin. – In: Biostratigrafiya otlozheniy mezozoya neftegazonosnykh oblastey SSSR. Leningrad. P. 27–41 (In Russ.).

Krassilov V.A. 1973. Materialy po stratigraphii i palaeofloristike uglenosnoy tolshchi Bureinskogo basseyna [Materials on the stratigraphy and palaeofloristics of coal-bearing thickness of Bureya Basin]. – In: Iskopaemye flory i phytostratigraphiya Dalnego Vostoka. Vladivostok. P. 28–51 (In Russ.).

Lebedev E.L. 1965. Late Jurassic flora of Zeia River and the Jurassic-Cretaceous boundary. Moscow. 142 p. (In Russ.).

Li P., He Y., Wu X., Mei S., Li B. 1988. Early and Middle Jurassic strata and their floras from northeastern border of Qaidam Basin, Qinghai. – Nanjing. 31(2): 151–156 (In Chinese with English summary).

Li Sh.-Li., Yu X.-He., Tan Ch.-P., Steel R. 2014. Jurassic sedimentary evolution of southern Junggar Basin: Implication for palaeoclimate changes in northern Xinjiang Uygur Autonomous Region, China. – Journ. Palaeogeography. 3 (5): 145–161. https://doi.org/10.3724/SP.J.1261.2014.00049

Li T., Li Y.F., Na Y.J., Huang W., Sun C.L. 2014. Discovery of subgenus Phoenicopsis (*Gulgoweria*) from the Middle Jurassic of Ordos Basin, Inner Mongolia. – Global Geology. 33 (3): 524–534.

Mesezhnikov M.S., Balabanova T.F., Vereninova T.A., Galerkin S.G., Dzhinoridze N.M., Kirina T.I., Kravets V.S., Chirva S.A. 1971. Paleogeografiya severa SSSR v yurskom i melovom periodakh [Palaeogeography of the north of the USSR in the Jurassic and Cretaceous periods]. – Voprosy paleogeografii i paleobiogeogrfii mezozoya Severa SSSR. Leningrad. P. 3–132 (In Russ.).

Mogutcheva N.K. 2003. Materialy k stratigrafii trias-sredneyurskikh otlozheniy Zapadnoy Sibiri [Materials on the stratigraphy of the Triassic-Middle Jurassic deposits of Western Siberia]. – In: Problemy stratigrafii mezozoya Zapadno-Sibirskoy plity. Novosibirsk. P. 25–31 (In Russ.).

Na Y., Sun C.L., Wang H., Dilcher D.L., Li Y., Li T. 2017. A brief introduction to the Middle Jurassic Daohugou Flora from Inner Mongolia, China. – Review of Palaeobotany and Palynology. 247: 53–67.

Nosova N.V., Kostina E.I., Bugdaeva E.V. 2021. *Pseudotorellia* Florin from the Upper Jurassic–Lower Cretaceous of the Bureya Basin, Russian Far East. – Stratigraphy and Geological Correlation. 29 (4): 434–449. https://doi.org/10.1134/S0869593821040031

Paleogeografiya SSSR. Ob'yasnitel'naya zapiska k Atlasu litologo-paleogeograficheskikh kart SSSR. [Palaeogeography of the USSR. Explanatory note to the Atlas of Lithological and Paleogeographic Maps of the USSR.]. 1975. Vol. 3. Moscow. 199 p. (In Russ.).

Paraketsov K.V. 1982. Verkhnyaya yura Lyglykhtanskoy vpadiny [Upper Jurassic of the Lyglykhtan depression]. – In: Materialy po geologii i poleznym iskopayemym Severo-Vostoka SSSR. Magadan. Issue 26. P. 58–60 (In Russ.).

Pott Ch., Jiang B. 2017. Plant remains from the Middle-Late Jurassic Daohugou site of the Yanliao Biota in Inner Mongolia, China. – Acta Palaeobot. 57 (2): 185–222. https://doi.org/10.1515/acpa-2017-0012

Ren D., Gao K., Gao Z., Ji S., Tan J., Song Z. 2002. Stratigraphic division of the Jurassic in the Daohugou area Ningcheng, Inner Mongolia, China. – Geol. Bull. China. 21: 581–591.

Saks V.N., Meledina S.V., Mesezhnikov M.S. et al. 1976. Stratigrafiya yurskoy sistemy Severa SSSR [Stratigraphy of the Jurassic system of the North of the USSR]. Moscow. 436 p. (In Russ.).

Samylina V.A. 1963. Mezozoyskaya flora nizhnego techeniya r. Aldan [Mesozoic flora of the lower course of the Aldan River]. – In: Paleobotanika. Vyp. IV. Leningrad. P. 57–139 (In Russ.).

Samylina V.A., 1964. Mezozoyskaya flora levoberezhia r. Kolymy (Zyryanskiy ugolnyy basseyn). Part I. Khvoshchovyye, paporotniki, tsikadovyye, bennettitovyye [Mesozoic flora from the left bank of the Kolyma River (Zyrjansky coal-bearing basin)]. Part I. Horsetails, ferns, cycads, bennettitaleans]. – In: Paleobotanika. Vyp. V. Leningrad. P. 39–79 (In Russ.).

Samylina V.A. 1967. Mezozoyskaya flora levoberezhiya r. Kolymy (Zyryanskiy ugolnyy basseyn). Part II. Ginkgovyye. Khvoynyye. Obshchiye glavy. [Mesozoic flora of the left bank of the Kolyma River (Zyryansk Coal Basin). Part II. Ginkgoales, Coniferales. General chapters.]. – In: Palaeobotanica. Vyp. VI. Leningrad. P. 135–168 (In Russ.).

Samylina V.A., Kiritchkova A.I. 1991. The genus *Czekanowskia* (Systematics, History, Distribution and Stratigraphic Significance)]. Leningrad. 139 p. (In Russ.).

Searle M.P., Windley B.F., Cowald M.P., Coper D.J.W., Rex A.J. et al. 1987. The closing of the Tethys and the tectonic of the Himalaya. – GSA Bulletin. 98 (6): 678–701.
https://doi.org/10.1130/0016-7606(1987)98<678:TCOTAT>2.0.CO;2

Sevryugin N.N., Doludenko M.P., Kiritchkova A.I., Sakulina G.V., Fedorenko O.A., Fokina N.I. 1989. Stratigrafiya i flora yurskikh otlozheniy khrebta Karatau (Yuzhnyy Kazakhstan) [Stratigraphy and flora of the Jurassic deposits of the Karatau Ridge (South Kazakhstan)]. Moscow. 58 p. (In Russ.).

Shen Y., Shen P., Huang D. 2003. Age of the fossil confostracans from Daohugou of Ningcheng, Inner Mongolia. – J. Stratigr. 27: 311–314.

Shuvalov V.F. 1995. New data on the stratigraphy of the Jurassic coal-bearing strata in the north of Mongolia. – Stratigraphy and Geological Correlation. 3 (3): 128–133.

Shurygin B.N., Nikitenko B.L., Devyatov V.P., Ilyina V.I., Meledina S.V., Gaydeburova E.A., Dzyuba O.S., Kazakov A.M., Mogutcheva N.K. 2000: Stratigraphy of oil and gas basins of Siberia. – Jurassic System. Novosibirsk. 480 p. (In Russ.).

Slastenov U.L. 1973. Stratigrafiya mezozoyskikh otlozheniy Vilyuyskoy sineklizy i prilegayushchikh rayonov Priverkhoyanskogo progiba. [Stratigraphy of the Mesozoic deposits of the Vilyui syneclise and adjacent areas of the Verkhoyansk trough]. – In: Neftegazonosnost Zapadnoy Yakutii. Novosibirsk. P. 34–45 (In Russ.).

Srebrodolskaya I.N. 1984. Novyye dannyye o pozdneyurskoy flore Zabaikalia. [New data on the Late Jurassic flora of Transbaikalia]. – In: Materialy po stratigrafii i paleogeografii Vostochnoi Azii. Vladivostok. P. 40–46 (In Russ.).

Sun C.L. 1992. The division of the Early Jurassic floristic province of the Eurasia continent. – Journ. Changchun Univ. Earth Sci. P. 178–187 (In Chinese with English abstract).

Sun G., Miao Y., Mosbrugger V., Ashraf A.R. 2010. The Upper Triassic to Middle Jurassic strata and floras of the Junggar basin, Xinjang, Northwest China. – Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments. 90 (3): 203–214. https://doi.org/10.1007/s12549-010-0039-8

Sun G., Zheng S., Dilcher D.L., Wang Y., Mei S. 2001. Early Angiosperms and their associated plants from Western Liaoning, China. Shanghai. 227 p.

Sze H.C. 1949. Die mesozoische Flora aus der Hsiangchi Kohlen Serie in Westhupeh. — Palaeontol. Sinica. A. (2): 1–71.

Triassic and Jurassic of the Sikhote-Alin. Book II. Volcano-sedimentary assemblages, paleobiogeography. 2008. Vladivostok. 297 p. (In Russ.).

Troitsky V.I., Gomolitzky N.P. 1996. Jurassic continental deposits of Middle Asia. –Museum Nothern Arizona Bulletin. 60: 415–419.

Vakhrameev V.A. 1958. Stratigrafiya i iskopayemaya flora yurskikh i melovykh otlozhenii Vilyuyskoy vpadiny i prilegayushchey chasti Priverkhoyanskogo krayevogo progiba [Stratigraphy and fossil flora of the Jurassic and Cretaceous deposits of the Vilyui depression and the adjacent part of the Verkhoyansk marginal foredeep]. Moscow. 136 p. (In Russ.).

Vakhrameev V.A. 1964. Jurassic and Early Cretaceous floras of Eurasia and the paleofloristic provinces of this period. Moscow. 261 p. (In Russ.).

Vakhrameev V.A. 1988. Yurskie i melovyye flory i klimaty Zemli [Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth]. Moscow. 214 p. (In Russ.).

Vakhrameev V.A. 1991. Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth. Cambridge. 318 p.

Vakhrameev V.A., Dobruskina I.A., Zaklinskaya E.D., Meyen S.V. 1970. Paleozoyskie i mezozoyskie flory Evrazii i fitogeografiya etogo vremeni [Paleozoic and Mesozoic floras of Eurasia and the phytogeography of that period]. Moscow. 423 p. (In Russ.).

Vakhrameev V.A., Doludenko M.P. 1961. Verkhneyurskaya i nizhnemelovaya flora Bureinskogo basseina i yeye znacheniye dlya stratigrafii. [Upper Jurassic and Lower Cretaceous floras of the Bureya Basin and its significance for stratigraphy]. Moscow. 136 p. (In Russ.).

Valdes P.L., Sellwood B.W. 1992. A palaeoclimate model for the Kimmeridgian, Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 95 (1–2): 47–72.

Vassilevskaya N.D. 1959. Stratigrafiya i flora mezozoyskikh uglenosnykh otlozheniy Sangarskogo rayona (Lenskiy uglenosnyy basseyn) [Stratigraphy and flora of the Mesozoic coal-bearing deposits of the Sangarsky region (Lena Coal Basin)]. Leningrad. P. 17–43 (In Russ.).

Vlasov V.M., Markovich E.M. 1979. Korrelyatsiya yurskikh i nizhnemelovykh otlozheniy vostochnoy chasti Yuzhno-Yakutskogo ugol'nogo basseyna [Correlation of Jurassic and Lower Cretaceous deposits of the eastern part of the South Yakutsk coal basin]. – Sov. Geology 1: 72–81 (In Russ.).

Wang Y., Ken S., Zhang W., Sheng S. 2006. Biodiversity and paleoclimate of the Midlle Jurassic floras from the Tiaojishan Formation in western Liaoning, China. – Progr. Nat. Sci. 16: 222–230.

Wang Y., Mosburgger V., Zhang H. 2005. Early to Middle Jurassic vegetation and climatic events in Qaidam Basin, Northwest China. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 224: 200–216. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.03.035

Watson M.P., Hayward A.B., Parkinson D.N., Zhang Z.M. 1987. Plate tectonic history, basin development and petroleum source rock deposition onshore China. – Marine and Petroleum Geology. 4 (3): 205–225. https://doi.org/10.1016/0264-8172(87)90045-6

Zakharov V.A., Mesezhnikov M.S., Ronkina Z.Z., Repin Yu.S., Chirva S.A., Shurygin B.N. et al. 1983. Paleogeografiya severa SSSR v yurskom periode [Paleogeography of the north of the USSR in the Jurassic period]. Novosibirsk. 190 p. (In Russ.).

Zhang W., Zheng S. 1987. Early Mesozoic fossil plants western Liaoning, Northeast China. – In: Mesozoic Stratigraphy and Palaeontology of Western Liaoning. Geological Publishing House. P. 239–338 (In Chinese).

Zhou Z.Y. 1995. Jurassic Floras. – In: Fossil flora of China through the Geological Ages. Chapter 8. Guangzhou. P. 343–410.

Zinchenko V.N., Kirina T.I., Repin Yu.S. 1978. Yurskiye otlozheniya pravoberezh'ya Leny (Zhiganskiy rayon) [Jurassic deposits of the right bank of the Lena (Zhigansky district)]. – In: Novyye dannyye po stratigrafii i faune yury i mela Sibiri. Novosibirsk. P. 56–70 (In Russ.).

EDN: HBBRTY
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 9, с. 869–884

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

СТРУКТУРНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ УСТЬИЧНЫХ И ПЕРИСТОМАТИЧЕСКИХ КОЛЕЦ

© 2022 г. А. А. Паутов[1,*], Ю. О. Сапач[1], Г. Р. Трухманова[1], О. В. Яковлева[2], Е. Г. Крылова[1], И. А. Паутова[2]

[1] *Санкт-Петербургский государственный университет*
Университетская наб., 7–9, Санкт-Петербург, 199034, Россия
[2] *Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*
Ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
**e-mail: a.pautov@spbu.ru*

Поступила в редакцию 12.06.2022 г.
После доработки 16.07.2022 г.
Принята к публикации 19.07.2022 г.

Устьичные и перистоматические кольца – структурные элементы клеток устьичных комплексов. Устьичные кольца находятся на замыкающих клетках, перистоматические кольца – на побочных и соседних клетках. Методы световой, сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии были использованы для изучения их строения и расположения на клетках устьичных комплексов у 38 видов цветковых растений. Были определены также типы устьичных комплексов, расположение в них замыкающих и побочных клеток, размер устьиц, геометрия стенок замыкающих клеток. В типичном случае устьичные кольца образованы складками кутикулы. Субкутикулярное пространство таких складок заполнено пектиновыми веществами. Перистоматические кольца могут иметь такое же строение. Они могут быть образованы также локальными утолщениями кутикулы, папиллами, целлюлозными клеточными стенками. Обсуждается морфологическое разнообразие устьичных и перистоматических колец. Как тенденция отмечены связи между наличием устьичных колец, расположением устьиц на побочных клетках и геометрией стенок замыкающих клеток, а также между морфологией устьичных колец и размером устьиц. Продемонстрирована возможность образования перистоматических колец из латеральных устьичных складок, т.е. складок, которые отходят в стороны от устьиц.

Ключевые слова: устьице, замыкающая клетка, побочная клетка, устьичный комплекс, устьичное кольцо, перистоматическое кольцо, клеточная стенка, кутикула

DOI: 10.31857/S0006813622090083

Складчатый микрорельеф поверхности отмечен для самых разных надземных частей растений, включая листья (Koch et al., 2009). Хотя такой микрорельеф поверхности воспринимается как чисто кутикулярное образование, возникать он может на разной основе. В ряде случаев кутикула повторяет неровности поверхности целлюлозной части клеточной стенки. Специфический микрорельеф может возникать из-за отложения в субкутикулярном пространстве минеральных включений, например, окислов кремния. Во многих случаях сама кутикула образует складки, субкутикулярное пространство в которых заполнено пектиновыми веществами. Это пространство также иногда содержит волокна, подобные волокнам целлюлозных стенок (Cheng et al., 1986; Koch et al., 2009). Примечательно, что складчатость поверхности может сохраняться после удаления кутикулы с поверхности стенок (Cheng et al., 1986).

Микрорельеф поверхности листьев постоянен у многих видов (Kong, 2001; Yang, Lin, 2005). Изменение различных климатических и эдафических факторов обычно не влияет на развитие и форму складок (Ahmad, 1962). По этой причине особенности микрорельефа поверхности часто рассматриваются в качестве хороших диагностических признаков для разграничения видов и таксонов других рангов (Wilkinson, 1979; Dehgan, 1980; Fontenelle et al., 1994; Klimko, Truchan, 2006; Srinual, Thammathaworn, 2008; Akçin, 2013). Данный факт представляет собой несомненную ценность при изучении палеоботанических объектов (Tarran et, al., 2016). Не отвергая такого взгляда, нельзя не отметить, что по мнению ряда исследователей микроморфологию рельефа следует использовать в сочетании с другими морфологиче-

скими и анатомическими характеристиками (Deghan, 1980; Olowokudejo, 1993). Не для всех семейств наличие тех или других кутикулярных структур является таксономически значимым (Baranova, Ostroumova, 1987).

К настоящему времени высказано много суждений относительно функций складчатого микрорельефа. Поверхность растений играет важную роль во взаимодействии с биотической и абиотической средой (Koch et al., 2009). Шероховатость поверхности, вызванная различными микроструктурами, усиливает ее гидрофобность (Barthlott, Neinhuis, 1997; Neinhuis, Barthlott, 1997). Кроме этого, скатывающиеся с поверхности листа капли воды очищают ее, унося споры грибов и различные загрязняющие частицы.

Предполагается, что складчатость кутикулы способна снизить температуру поверхности за счет увеличения турбулентности потоков воздуха возле листовой пластинки (Bargel et al., 2006). Согласно A. Jayeola (1998) влияние микрорельефа поверхности на движение воздуха отражается также на потерях воды через устьица.

Поверхностной складчатости приписывается ряд специфических функций. Так, наличие складок на лепестках цветков привело к предположению, что складки служат тактильными сигналами, направляющими насекомых-опылителей к источникам нектара (Kevan, Lane, 1985). Существуют сообщения, согласно которым складки поверхности влияют на механические свойства клеточных стенок. Например, по мнению А.Е. Васильева (Vasil'ev, 1965) развитие складчатости кутикулы на нижней эпидерме придает прочность листьям осин. Полагают, что не только наличие лентовидных вторичных утолщений клеточных стенок фиброзного слоя, но и складчатость поверхности эпидермы может приводить к такой деформации клеток на фоне обезвоживания тканей, которая влечет за собой вскрывание пыльников (Cheng et al., 1986).

Характерной особенностью эпидермы листьев большого числа цветковых растений является наличие складок на клетках устьичных комплексов. Складки могут радиально расходиться от устьица. Такое их расположение наблюдается, прежде всего, вокруг крупных первичных устьиц (Dunn et al., 1965; Staveren, Baas, 1973). Неоднократно было описано латеральное расположение складок. В качестве примеров растений с таким расположением складок называют *Cariaria nepalensis* Well (Cariariaceae), *Simira rubra* (Mart.) Steyeem. (Rubiaceae), ряд представителей рода *Populus* (Wilkinson, 1979; Moraes et al., 2009). Клетки устьичных комплексов могут нести кольцеобразно расположенные складки. Видимо первой, кто обратила внимание на существование таких складок, была H.P. Wilkinson (1971, цит. по Staveren, Baas, 1973), которая ввела в обиход термин "перистоматическое кольцо" (англ. peristomatal rim). Поскольку приставка "пери" означает "вокруг, около, возле", то получается, что перистоматическое кольцо – это кольцо, расположенное вокруг устьица на клетках, его окружающих. Такие кольца могут частично перекрывать (накрывать, прикрывать сверху) замыкающие клетки. Позднее было обнаружено, что образованные складками кольца могут целиком располагаться на устьицах. По аналогии с перистоматическими кольцами их было предложено назвать "устьичными кольцами" (англ. stomatal ring) (Pautov et al., 2019).

Иногда наблюдается сочетание кольцевых и радиально расходящихся складок. Такая комбинация складок особенно характерна для крупных первичных устьиц тех видов растений, вторичные устьица которых окружены складками. Она отмечена, в частности, у *Nyssa sylvatica* Marshall (Nyssaceae), *Picrasma quassioides* (D. Don) Benn. (Simaroubaceae), *Gordonia lasiathus* (L.) J. Ellis (Theaceae), *Coccoloba trollii* Brandbyge (Polygonaceae) (Wilkinson, 1979; Anderson, 1983; Brandbyge, 1989).

Наличие на поверхности клеток устьичных комплексов закономерно расположенных складок позволяет предположить, что они влияют на устьичную механику. Такое предположение было, в частности, сделано Н.И. Кочетовой и Ю.В. Кочетовым (Kochetova, Kochetov, 1982). Эти авторы предположили, что подходящие к устьицу латеральные складки могут увеличиваться и уменьшаться под влиянием различных факторов внешней среды, способствуя открыванию или, напротив, закрыванию устьичной щели.

Помня о возможном влиянии складок на механические свойства клеточных стенок, было высказано предположение, согласно которому складки влияют на деформацию клеток устьичных комплексов при изменении в них тургорного давления (Pautov et al., 2002). Известно, что изменение величины апертуры может происходить не только в результате активных, но и гидропассивных устьичных движений. Последние способны нарушить регулируемое функционирование устьиц. Использование компьютерного моделирования показало, что наличие на побочных клетках определенным образом расположенных латеральных складок меняет деформацию клеток при изменении в них тургорного давления таким образом, что гидропассивных движений не происходит или они минимальны (Pautov et al., 2002).

Моделирование – один из основных методов изучения устьичной механики. За более чем столетнюю историю изучения устьиц были использованы механические, математические и, наконец, компьютерные модели (Jost, 1907; Aylor et al.,

1973; Woolfenden et al., 2017). Существующие знания о механике устьичных движений основываются, прежде всего, на результатах этих моделирований. Принципиально важным моментом при моделировании является приближение модели по основным характеристикам к моделируемому объекту, в нашем случае – к устьичным комплексам. Среди таких характеристик – морфология устьичного комплекса и его клеток, включая геометрию их оболочек и рельеф поверхности.

Цель работы – оценить существование связи между наличием устьичных и перистоматических колец на поверхности клеток устьичных комплексов и структурной организацией этих комплексов. Ее задачи: изучить строение складок и их расположение на наружных тангентальных стенках замыкающих и побочных (соседних) клеток, определить типы устьичных комплексов, размер устьиц, взаимное расположение друг относительно друга их замыкающих и побочных клеток, охарактеризовать геометрию стенок замыкающих клеток.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в ботанических садах им. Петра Великого БИН РАН, Санкт-Петербургского государственного университета, субтропического сада “Белые ночи”. Изучено строение устьичных комплексов у 38 видов двудольных растений: *Acokanthera oblongifolia* (Hochst.) Codd (Apocynaceae), *A. oppositifolia* (Lam.) Codd (Apocynaceae), *Artocarpus heterophyllus* Lam. (Moraceae), *Cleyera japonica* Thunb. (Pentaphylacaceae), *Coptosperma cymosum* (Willd. ex Schult.) De Block (Rubiaceae), *Coriaria japonica* A. Gray (Coriariaceae), *C. nepalensis* Wall. (Coriariaceae), *Diospyros kaki* Thunb. (Ebenaceae), *Elaeodendron xylocarpum* (Vent.) DC. (Celastraceae), *Exbucklandia populnea* (R. Br. ex Griff.) R.W. Brown (Hamamelidaceae), *Fagraea ceilanica* Thunb. (Gentianaceae), *Ficus microcarpa* L. f. (Moraceae), *Heptaplerum actinophyllum* (Endl.) Lowry et G.M. Plunkett (Araliaceae), *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae), *Ilex corallina* Franch. (Aquifoliaceae), *Ixora javanica* (Blume) DC. (Rubiaceae), *Kadsura japonica* (L.) Dunal (Schisandraceae), *Myrsine australis* (A. Rich.) Allan (Primulaceae), *Neopanax colensoi* (Hook. f.) Allan (Araliaceae), *Osmanthus yunnanensis* (Franch.) P.S. Green (Oleaceae), *Photinia davidiana* (Decne.) Cardot (Rosaceae), *Plumeria obtusa* L. (Apocynaceae), *Populus heterophylla* L. (Salicaceae), *P. mexicana* Wesm. ex DC. (Salicaceae), *P. pruinosa* Schrenk (Salicaceae), *P. szechuanica* C.K. Schneid. (Salicaceae), *Prunus laurocerasus* L. (Rosaceae), *P. lusitanica* L. (Rosaceae), *Pseudopanax crassifolius* (Sol. ex A. Cunn.) K. Koch (Araliaceae), *Pyracantha* hort. ‘Morel’ (Rosaceae), *Rhaphiolepis umbellata* (Thunb.) Makino (Rosaceae), *R.* × *delacourii* André (Rosaceae), *Sarcococca hookeriana* var. *digyna* Franch. (Buxaceae), *Schefflera digitata* J.R. Forst. et G. Forst. (Araliaceae), *Stenocarpus salignus* R. Br. (Proteaceae), *Ternstroemia gymnanthera* (Wight et Arn.) Bedd. (Pentaphylacaceae), *Viburnum odoratissimum* Ker Gawl. (Viburnaceae), *V. suspensum* Lindl. (Viburnaceae). Названия видов приведены в соответствии с International Plant Names Index (IPNI) (https://www.ipni.org. Дата обращения 10.06.2022). Выбор объектов исследования обусловлен наличием на их устьицах и побочных (соседних) клетках устьичных и (или) перистоматических колец. Была изучена эпидерма не менее 6 листьев каждого вида.

Часть материала фиксировали в 70%-м спирте. Изучены фрагменты листовой пластинки, взятые из ее средней части между главной жилкой и краем листа. Эпидерма с фрагментов пластинки была отделена методом мацерации (Kerp, 1990) и окрашена сафранином. Просмотр препаратов для определения типов устьичных комплексов и измерения длины устьиц проводили с помощью светового микроскопа Leica DM1000 (Wetzlar, Germany). Снимки были сделаны с помощью камеры Leica EC3.

Материал для электронной микроскопии фиксировали в 3%-м растворе глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.4) с постфиксацией в 2%-м растворе OsO4 на 0.1 М фосфатном буфере (pH 8.0). После обезвоживания в серии спиртов и ацетонов возрастающих концентраций материал заключали в смесь эпона и араллдита. Полутонкие срезы толщиной 1–3 мкм были изготовлены на ультратоме Sorvall RMC MT500 (Du Pont Company, USA). Их контрастировали раствором цитрата свинца, приготовленного по методике E.S. Reynolds (Reynolds, 1963). Микрофотографии были получены на электронном микроскопе Zeiss Libra 120 (Oberkochen, Germany). Поверхность листьев изучена на сканирующем электронном микроскопе JSM-6390LA. Объекты исследования обезвоживали в серии спиртов, проводили через смесь изоамилацетата со спиртом и чистый изоамилацетат. Затем образцы высушивали при критической точке жидкой углекислоты. Сухие объекты наклеивали на столики, напыляли золотом и изучали в микроскопе.

Качественная оценка степени размеров устьиц дана по следующей схеме: >10–20 мкм – мелкие; >20–30 мкм – средних размеров; >30–40 мкм – крупные; >40–50 мкм – очень крупные; >50 мкм – чрезвычайно крупные устьица.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе изучения эпидермы листьев модельных объектов выделено несколько способов располо-

Таблица 1. Длина устьиц (мкм) (N – число измерений; SD – стандартное отклонение)
Table 1. Stomata length (μm) (N – number of observations; SD – standard deviation)

Вид/Species	N	Min	Average ± SD	Max
Acokanthera oblongifolia	27	34.7	38.3 ± 1.9	41.6
Acokanthera oppositifolia	21	37.0	40.6 ± 2.3	44.6
Artocarpus heterophyllus	27	20.5	22.8 ± 1.2	25.4
Cleyera japonica	21	31.3	35.7 ± 2.0	38.8
Coriaria japonica	21	30.4	32.0 ± 1.8	36.0
Coriaria nepalensis	21	29.8	32.9 ± 1.6	35.3
Diospyros kaki	21	23.9	32.8 ± 5.0	40.2
Elaeodendron xylocarpum	27	28.5	32.1 ± 2.3	38.1
Exbucklandia populnea	27	27.6	33.6 ± 3.5	37.9
Fagraea ceilanica	21	27.4	30.9 ± 1.6	33.6
Ficus microcarpa	21	36.3	39.7 ± 1.8	42.2
Hura crepitans	21	31.5	33.1 ± 2.0	36.2
Ilex corallina	21	26.8	28.7 ± 2.2	33.9
Ixora javanica	21	29.8	32.0 ± 1.4	33.4
Kadsura japonica	21	60.3	66.3 ± 4.6	72.7
Prunus lusitanica	21	27.1	30.3 ± 1.8	35.3
Prunus laurocerasus	21	28.9	34.3 ± 1.8	36.7
Myrsine australis	21	24.3	27.4 ± 1.7	29.9
Neopanax colensoi	27	34.5	45.3 ± 5.2	53.6
Osmanthus yunnanensis	27	23.6	27.2 ± 2.0	30.4
Plumeria obtusa	21	22.4	25.8 ± 2.1	30.0
Populus heterophylla	21	25.0	26.1 ± 1.0	27.3
Populus mexicana	21	32.5	35.4 ± 1.9	38.6
Populus pruinosa	21	24.9	29.0 ± 3.4	34.1
Populus szechuanica	21	38.7	41.4 ± 1.5	43.8
Pseudopanax crassifolius	21	40.9	44.7 ± 2.6	47.3
Pyracantha hort. “Morel”	21	26.3	29.4 ± 2.2	32.9
Raphiolepis umbellata	27	27.5	30.3 ± 1.7	33.5
Raphiolepis × delacourii	27	20.5	24.3 ± 2.2	30.1
Coptosperma cymosum	21	24.7	27.5 ± 1.3	29.1
Sarcococca hookeriana var. *digyna*	27	39.5	47.3 ± 3.2	52.7
Heptaplerum actinophyllum	21	31.5	35.5 ± 2.5	45.3
Schefflera digitata	21	24.9	28.4 ± 1.8	31.4
Stenocarpus salignus	21	34.6	36.6 ± 1.4	39.5
Photinia davidiana	21	28.0	31.3 ± 2.0	34.7
Ternstroemia gymnanthera	21	40.9	45.4 ± 2.3	49.4
Viburnum odoratissimum	21	37.6	39.7 ± 2.0	43.9
Viburnum suspensum	27	27.1	30.1 ± 1.7	33.3

жения кольцеобразных складок на наружных тангентальных стенках замыкающих клеток. Одним из них является формирование колец выступов, т.е. колец, расположенных непосредственно на наружных устьичных выступах (рис. 1 a, b, d–h). Их наличие отмечено у *Acokanthera oblongifolia*, *A. oppositifolia*, *Exbucklandia populnea*, *Rhaphiolepis umbellata*, *R.* × *delacouri*, *Ternstroemia gymnanthera*. Кольцо представляет собой либо кутикулярный валик (рис. 1 b, d), либо, реже, загнутый в сторону пластинки край устьичного выступа. В последнем случае краевое устьичное кольцо напоминает край пластмассового стаканчика. Такое строение кольца выступов свойственно *Acokanthera oblongifolia* и *A. oppositifolia*.

Устьичные комплексы относятся преимущественно к энциклоцитному (*Acokanthera oblongifolia*, *A. oppositifolia*, *Exbucklandia populnea*), реже – стефаноцитному (*Rhaphiolepis umbellata*, *R.* × *delacouri*) и аномоцитному (*Ternstroemia gymnanthera*) типам. Их устьица, за исключением *Rhaphiolepis* × *delacouri*, имеющего устьица средних размеров, крупные (*Acokanthera oblongifolia*, *Exbucklandia populnea*, *Rhaphiolepis umbellata*) или очень крупные (*Acokanthera oppositifolia*, *Ternstroemia gymnanthera*) (табл. 1). Для устьиц характерны мощные наружные выступы. У большинства изученных видов устьица лежат на побочных клетках (рис. 1b). Стенки замыкающих клеток утолщены неравномерно. Как правило, наиболее сильно утолщены те части внутренних тангентальных стенок, которые граничат с устьичной щелью. Остальная часть внутренних тангентальных стенок, смежных со стенками побочных клеток, напротив, тонкая. Исключение – *Ternstroemia gymnanthera*. Замыкающие клетки этого вида лежат на одном уровне с соседними клетками (рис. 1d). Они демонстрируют и иную геометрию стенок: одинаково сильно утолщены наружные и внутренние тангентальные стенки, утоньшены – антиклинальные стенки, связанные срединными пластинками с соседними клетками (рис. 1d). Эпидерма *Rhaphiolepis* × *delacouri*, *Rhaphiolepis umbellata*, *Exbucklandia populnea* имеет складчатый рельеф поверхности, наиболее сильно выраженный у первого из перечисленных видов (рис. 1h). Замыкающие клетки часто лежат у изученных видов в небольших углублениях (рис. 1e).

Еще один тип размещения складок на устьицах демонстрируют краевые устьичные кольца, чаще одиночные (*Artocarpus heterophyllus*, *Elaeodendron xylocarpum*, *Osmanthus yunnanensis*, *Pyracantha* hort. “Morel”, *Viburnum suspensum*, *Prunus lusitanica*, *Coptosperma cymosum*, *Prunus laurocerasus*, *Neopanax colensoi*, *Pseudopanax crassifolius*, *Myrsine australis*, *Photinia davidiana*, *Ixora javanica*, *Fagraea ceilanica*, *Stenocarpus salignus*, *Ilex corallina*,

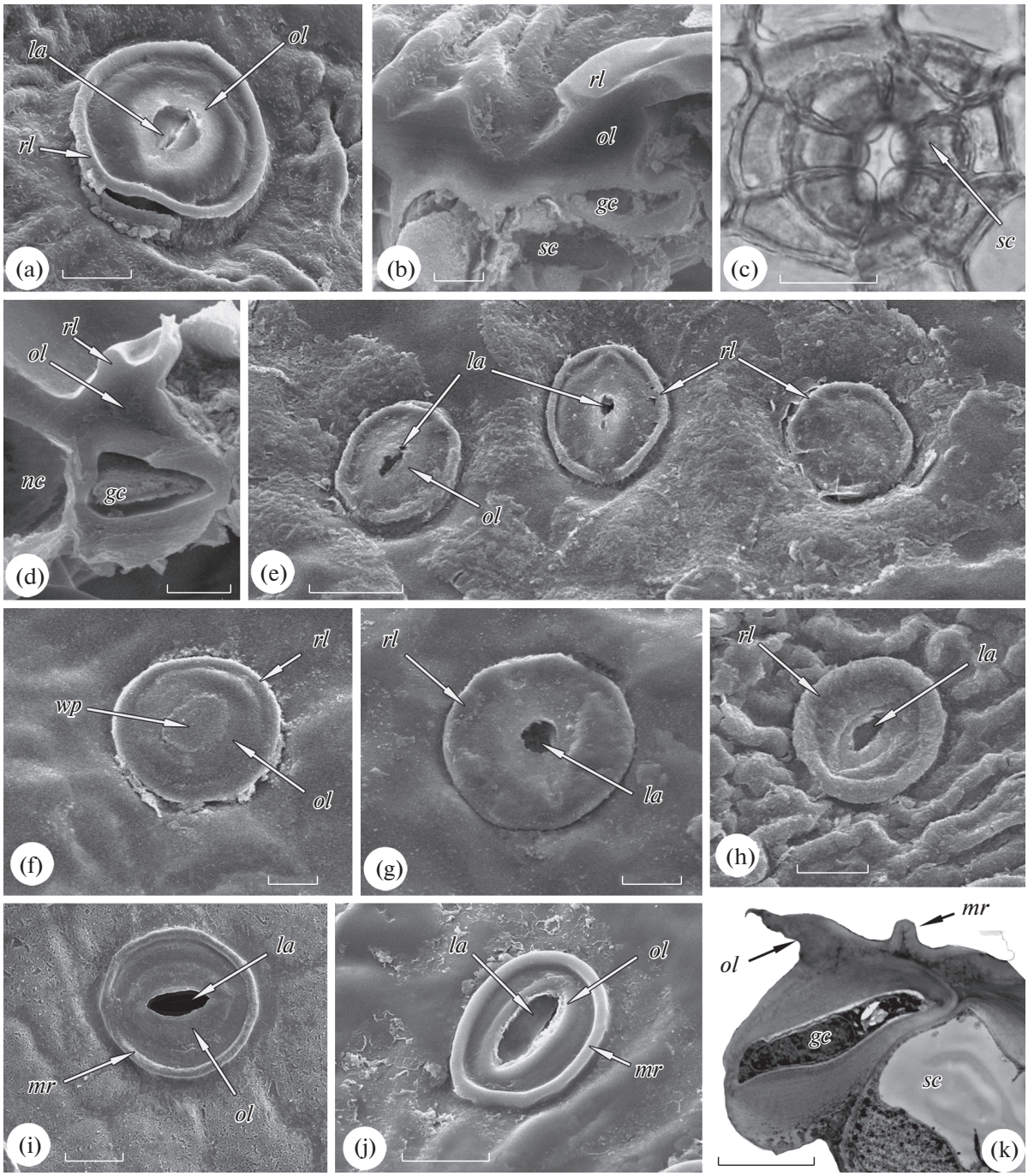


Рис. 1. Устьичные комплексы с кольцами выступов (a–h) и краевыми устьичными кольцами (i–k) у *Exbucklandia populnea* (a–c), *Ternstroemia gymnanthera* (d, e), *Acokanthera oblongifolia* (f), *Acokanthera oppositifolia* (g), *Raphiolepis* × *delacourii* (h), *Viburnum suspensum* (i), *Photinia davidiana* (j), *Osmanthus yunnanensis* (k). a, e–j – фрагменты поверхности листовой пластинки (SEM). b, d, k – фрагменты поперечных срезов устьичных комплексов по данным СЭМ (b, d) и ТЭМ (k). c – внутренняя поверхность устьичного комплекса (световой микроскоп). *ol* – наружный устьичный выступ, *rl* – кольцо выступов, *la* – апертура наружных устьичных выступов, *gc* – замыкающая клетка, *sc* – побочная клетка, *nc* – соседняя клетка, *wp* – восковая пробка, *mr* – краевое устьичное кольцо. Масштабные линейки: a, c, f–j – 10 мкм; b, d, k – 5 мкм; e – 20 мкм.

Fig. 1. Stomatal complexes with rings of ledges (a–h) and marginal stomatal rings (i–k) in *Exbucklandia populnea* (a–c), *Ternstroemia gymnanthera* (d, e), *Acokanthera oblongifolia* (f), *Acokanthera oppositifolia* (g), *Raphiolepis* × *delacourii* (h), *Viburnum suspensum* (i), *Photinia davidiana* (j), *Osmanthus yunnanensis* (k). a, e–j – fragments of leaf blade surface under SEM. b, d, k – fragments of cross sections of a stomatal complex under SEM (b, d) and TEM (k). c – inner surface of a stomatal complex under light microscope. *ol* – outer stomatal ledge, *rl* – ring of ledges, *la* – outer stomatal ledge aperture, *gc* – guard cell, *sc* – subsidiary cell, *nc* – neighbouring cell, *wp* – wax plug, *mr* – marginal stomatal ring. Scale bars: a, c, f–j – 10 μm; b, d, k – 5 μm; e – 20 μm.

Viburnum odoratissimum). Краевое устьичное кольцо опоясывает устьице, располагаясь непосредственно на стенках замыкающих клеток (рис. 1 i–k). Такие кольца образованы обычно складками кутикулы, субкутикулярное пространство в которых заполнено пектиновыми веществами (рис. 1k). Это пространство может быть редуцировано до узких пектиновых прожилок. У *Stenocarpus salignus* их краевые устьичные кольца представляют собой утолщения кутикулы. Кольца сильно истончаются на полюсах устьиц у *Osmanthus yunnanensis*.

Устьичные комплексы аномоцитные (*Prunus laurocerasus*, *Prunus lusitanica*, *Photinia davidiana*, *Artocarpus heterophyllus*, *Pyracantha* hort. 'Morel'), латероцитные (*Viburnum suspensum*, *Elaeodendron xylocarpum*, *Osmanthus yunnanensis*), парацитные (*Coptosperma cymosum*, *Stenocarpus salignus*), анизоцитные (*Neopanax colensoi*, *Pseudopanax crassifolius*, *Myrsine australis*, *Fagraea ceilanica*), аллелоцитные (*Ixora javanica*). Перечислены доминирующие типы устьичных комплексов. Вместе с этим, у ряда видов резко выражена гетеростоматность. Так, в эпидерме *Fagraea ceilanica* присутствуют геликоцитные и анизоцитные комплексы, в эпидерме *Viburnum odoratissimum* – парацитные и латероцитные комплексы, у *Ilex corallina* – тетрацитные, анизоцитные, ставроцитные комплексы. Устьица средних размеров (*Coptosperma cymosum*, *Myrsine australis*, *Artocarpus heterophyllus*, *Pyracantha* hort. 'Morel', *Ilex corallina*), крупные (*Prunus lusitanica*, *P. laurocerasus*, *Photinia davidiana*, *Viburnum odoratissimum*, *Viburnum suspensum*, *Elaeodendron xylocarpum*, *Ixora javanica*, *Fagraea ceilanica*, *Stenocarpus salignus*) и очень крупные (*Neopanax colensoi*, *Pseudopanax crassifolius*) (табл. 1). Они лежат на побочных клетках. Стенки замыкающих клеток утолщены неравномерно. Как и в типичных устьичных комплексах с кольцом выступов, сильнее прочих утолщены те части их внутренних тангентальных стенок, которые обращены к устьичной щели. Остальные части внутренних тангентальных стенок, смежные со стенками побочных клеток, тонкие (рис. 1k).

Существуют варианты этого типа, связанные с особенностями микрорельефа поверхности как замыкающих, так и околоустьичных (побочных и соседних) клеток. Так, замыкающие клетки могут быть опоясаны не одинарным кольцом, а несколькими, обычно переплетающимися складками, образующими своего рода составные краевые устьичные кольца (рис. 2 a–d). Часть складок может переходить на околоустьичные клетки. Составные кольца отмечены у *Cleyera japonica*, *Prunus laurocerasus* и *Sarcococca hookeriana* var. *digyna*. У некоторых видов, иногда в пределах одной пластинки листа, встречаются как одинарные, так и составные кольца (*Prunus laurocerasus*, *Sarcococca hookeriana* var. *digyna*). Устьица с составными кольцами входят в состав аномоцитных (*Prunus laurocerasus*, *Cleyera japonica*) и латероцитных (*Sarcococca hookeriana* var. *digyna*) устьичных комплексов. Они крупные (*Prunus laurocerasus*, *Cleyera japonica*) и очень крупные (*Sarcococca hookeriana* var. *digyna*) (табл. 1).

На наружных тангентальных стенках замыкающих клеток может располагаться не одно, а несколько параллельно лежащих краевых устьичных колец (*Kadsura japonica*, *Diospyros kaki*, *Hura crepitans*) (рис. 2 e–h). Наружные кольца нередко не замкнуты и переходят в складки на поверхности околоустьичных клеток. Устьица у этих видов от крупных (*Diospyros kaki*, *Hura crepitans*) до чрезвычайно крупных (*Kadsura japonica*) (табл. 1). Устьичные комплексы парацитные (*Hura crepitans*), парацитные и латероцитные (*Kadsura japonica*), аномоцитные (*Diospyros kaki*).

Еще более разнообразен рельеф поверхности клеток, примыкающих к устьицам, несущим краевые кольца. У части изученных видов поверхность возле устьиц лишена складок (*Artocarpus heterophyllus*, *Pyracantha* hort. 'Morel', *Elaeodendron xylocarpum*, *Viburnum suspensum*, *Photinia davidiana*) (рис. 1i, j). При этом устьица некоторых из них слегка погружены в покровную ткань (*Artocarpus heterophyllus*, *Elaeodendron xylocarpum*). Это может происходить, в частности, в результате более сильного развития кутикулы на стенках побочных клеток. Устьичные комплексы этих растений аномоцитные и латероцитные.

Выше, при характеристике составных и многочисленных краевых устьичных колец, было отмечено, что их складки могут переходить с замыкающих на околоустьичные клетки. Чаще складки на поверхности околоустьичных клеток структурно не связаны со складками на замыкающих клетках. Перечислим наиболее характерные варианты их расположения на околоустьичных клетках комплексов, замыкающие клетки которых обладают краевыми устьичными кольцами.

Складки части видов плотно размещены на поверхности околоустьичных клеток. При этом они могут располагаться без видимого порядка (*Viburnum odoratissimum*, *Myrsine australis*) (рис. 3a). В формировании таких складок может принимать участие целлюлозная стенка (*Viburnum odoratissimum*). В этом случае ее поверхность неровная. Покрытые кутикулой выступающие части стенки образуют складчатость.

В эпидерме *Coriaria japonica*, *C. nepalensis* и *Plumeria obtusa* присутствуют устьичные комплексы с латеральным, кольцеобразным и промежуточным между ними расположением складок (рис. 3b). Устьичные комплексы этих видов отно-

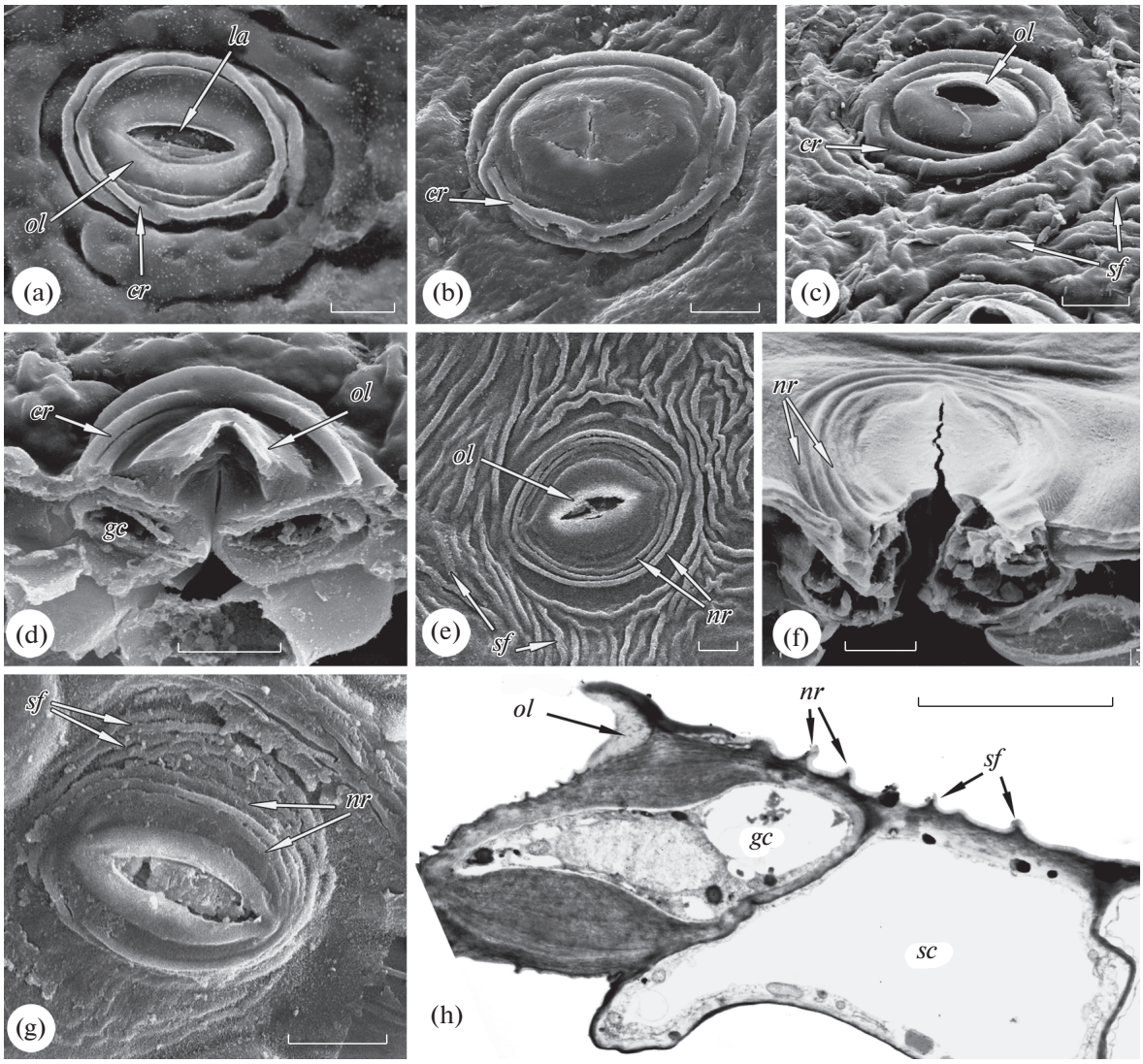


Рис. 2. Составные (a–d) и многочисленные (e–h) краевые устьичные кольца у *Prunus laurocerasus* (a), *Sarcococca hookeriana* var. *digyna* (b), *Cleyera japonica* (c, d), *Kadsura japonica* (e, f), *Hura crepitans* (g, h). a–g – фрагменты поверхности листовой пластинки (СЭМ). h – фрагмент поперечного среза устьичного комплекса (ТЭМ). *ol* – наружный устьичный выступ, *la* – апертура наружных устьичных выступов, *cr* – составное краевое устьичное кольцо, *gc* – замыкающая клетка, *sc* – побочная клетка, *nr* – многочисленные краевые устьичные кольца, *sf* – складки поверхности побочных (соседних) и основных клеток эпидермы. Масштабные линейки: a–g – 10 мкм; h – 5 мкм.

Fig. 2. Composite (a–d) and numerous (e–h) marginal stomatal rings in *Prunus laurocerasus* (a), *Sarcococca hookeriana* var. *digyna* (b), *Cleyera japonica* (c, d), *Kadsura japonica* (e, f), *Hura crepitans* (g, h). a–g – fragments of leaf blade surface under SEM. h – fragment of a stomatal complex cross section under TEM. *ol* – outer stomatal ledge, *la* – outer stomatal ledge aperture, *cr* – composite marginal stomatal ring, *gc* – guard cell, *sc* – subsidiary cell, *nr* – numerous marginal stomatal rings, *sf* – folds of the surfaces of subsidiary (neighbouring) and ordinary epidermal cells. Scale bars: a–g – 10 μm; h – 5 μm.

сятся к парацитному типу. Складки переходят на полюсах их устьиц с одной побочной клетки на другую. Перистоматические кольца в комплексах – многочисленные. Устьица средних размеров (*Plumeria obtusa*) и крупные (*Coriaria japonica*, *C. nepalensis*) (табл. 1). В формировании складок может принимать участие целлюлозная клеточная стенка (*Plumeria obtusa*). Не только побочные, но и каждая из замыкающих клеток нередко несет 1–2 складки, способные к объединению в краевые устьичные кольца. В состав этих складок у *Plumeria obtusa*, как и в состав складок на побочных клетках, входит целлюлозная стенка.

В том случае, если складки не переходят на полюсах устьица с одних побочных клеток на другие, образуются комплексы, в которых замыкающие клетки сопровождаются либо многочисленными (*Stenocarpus salignus*), либо одиночными (*Fagraea ceilanica*) продольно расположенными

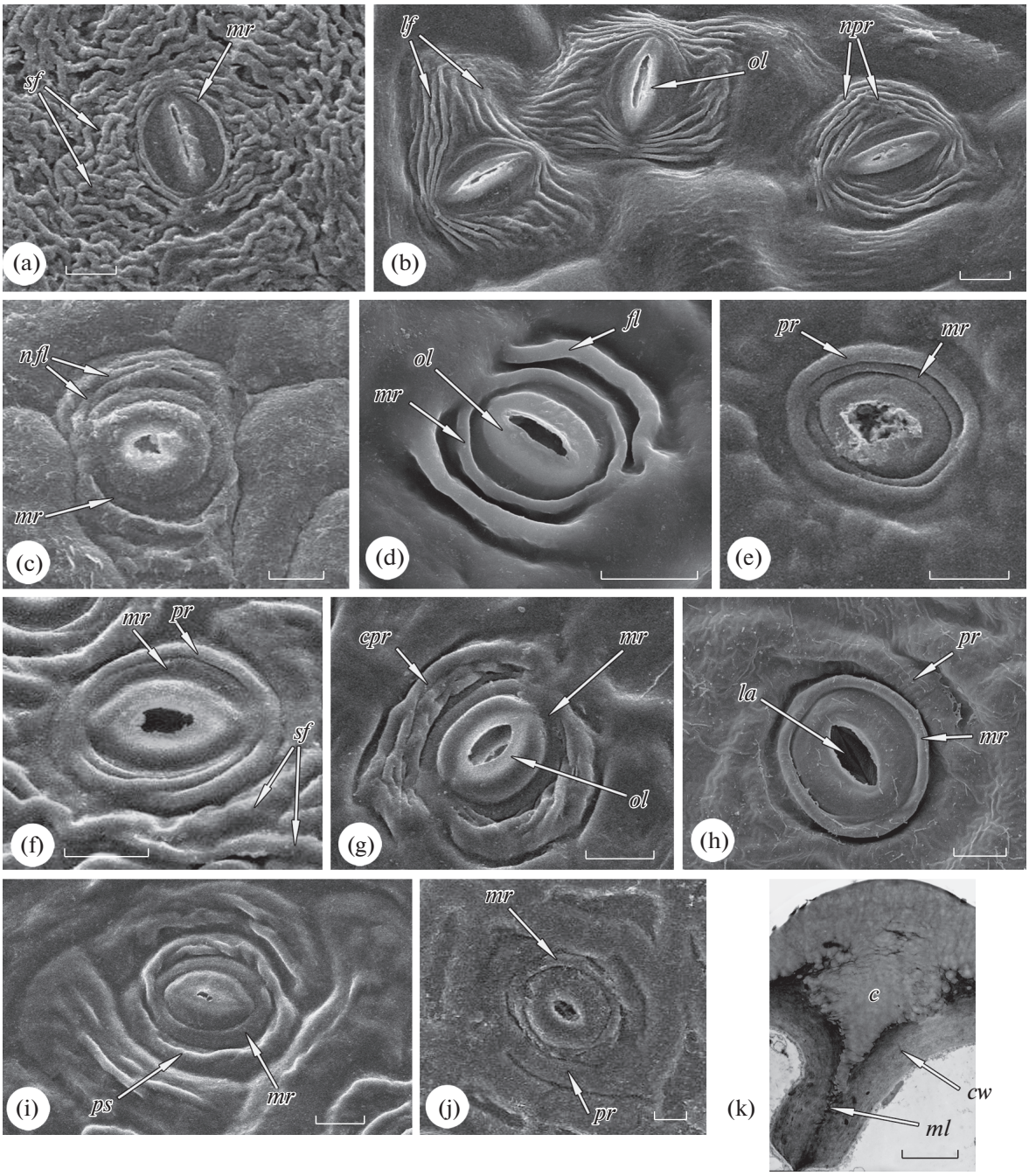


Рис. 3. Складки около устьиц у *Viburnum odoratissimum* (a), *Coriaria japonica* (b), *Stenocarpus salignus* (c), *Fagraea ceilanica* (d), *Prunus lusitanica* (e), *Ilex corallina* (f), *Coptosperma cymosum* (g), *Prunus laurocerasus* (h), *Ixora javanica* (i), *Neopanax colensoi* (j, k). a–j – фрагменты поверхности листовой пластинки (СЭМ). k – фрагмент поперечного среза стенок между эпидермальными клетками (ТЭМ). *mr* –краевое устьичное кольцо, *sf* – складки поверхности побочных (соседних) и основных клеток эпидермы, *lf* – латеральные складки, *pr* – перистоматическое кольцо, *fl* – продольная складка, *nfl* – многочисленные продольные складки, *cpr* – составное перистоматическое кольцо, *ps* – перистоматическая спираль, *c* – кутикула, *cw* – клеточная стенка, *ml* – срединная пластинка. Масштабные линейки: a–j – 10 мкм, k – 2 мкм.

Fig. 3. Folds near stomata in *Viburnum odoratissimum* (a), *Coriaria japonica* (b), *Stenocarpus salignus* (c), *Fagraea ceilanica* (d), *Prunus lusitanica* (e), *Ilex corallina* (f), *Coptosperma cymosum* (g), *Prunus laurocerasus* (h), *Ixora javanica* (i), *Neopanax colensoi* (j, k). a–j – fragments of the leaf blade surface under SEM. k – fragment of a cross section of the walls between epidermal cells under TEM. *mr* – marginal stomatal ring, *sf* – folds of the surfaces of subsidiary (neighbouring) and ordinary epidermal cells, *lf* – lateral folds, *pr* – peristomatal rim, *mr* – marginal stomatal ring, *fl* – longitudinal fold, *nfl* – numerous longitudinal folds, *cpr* – composite peristomatal rim, *ps* – peristomatal spiral, *c* – cuticle, *cw* – cell wall, *ml* – middle lamella. Scale bars: a–j – 10 μm, k – 2 μm.

перистоматическими складками (рис. 3c, d). В обоих случаях устьица крупные (табл. 1). Они входят в состав парацитных (*Stenocarpus salignus*) и анизоцитных (*Fagraea ceilanica*) устьичных комплексов. Рассматриваемые структуры представляют собой складки кутикулы.

Части модельных видов свойственно наличие одиночных перистоматических колец, плотно примыкающих к устьицам (*Ilex corallina*, *Prunus lusitanica*) (рис. 3e, f). Положение этих колец сближает их с краевыми устьичными кольцами. Они образованы складками кутикулы. Устьица в этих комплексах окружены побочными или соседними клетками.

Подобно составным устьичным кольцам, перистоматические кольца могут быть образованы переплетающимися складками кутикулы (рис. 3g). Они свойственны *Coptosperma cymosum*, имеющей устьица средних размеров, входящих в комплексы парацитного типа.

Поверхность листьев некоторых видов может быть покрыта широкими складками (*Prunus laurocerasus*, *Neopanax colensoi*, *Pseudopanax crassifolius*) (рис. 3 h, j, k). Эти складки образуют не всегда замкнутые (*Prunus laurocerasus*) кольца вокруг устьиц. В формировании мощных перистоматических колец с перекрывающимися концами *Prunus laurocerasus* принимает участие клеточная стенка. Иначе организован рельеф вокруг устьиц *Neopanax colensoi* и *Pseudopanax crassifolius*. Эпидерма этих видов несет кутикулярные утолщения, приуроченные главным образом к антиклинальным стенкам эпидермальных клеток. Так что рисунок утолщений в значительной степени повторяет контуры клеток ткани при взгляде на нее с поверхности. Особенностью этих образований является то, что кутикула не только утолщена над антиклинальными стенками эпидермальных клеток, но и образует клиновидные врастания между ними (рис. 3 j, k).

Для аллелоцитных устьичных комплексов *Ixora javanica* и геликоцитных комплексов *Fagraea ceilanica* характерно образование перистоматических спиралей. Один конец каждой такой спирали соединен с краевым устьичным кольцом, другой – свободно лежит на побочных клетках (рис. 3i). Как уже было отмечено, устьица этих видов имеют крупные размеры (табл. 1).

Перистоматические кольца могут формироваться и в тех случаях, когда устьица не имеют краевых устьичных колец. Их можно видеть, в частности, у видов *Schefflera*, *Ficus*, *Populus*.

Перистоматическое кольцо у *Heptaplerum actinophyllum* и *Schefflera digitata* образовано имеющими вид кутикулярных дуг складками, от которых отходят в стороны короткие складки-подпорки. Последние упираются в кольцеобразно расположенные более мелкие складки поверхности (рис. 4a). По своей организации эти кольца наиболее близки к составным перистоматическим кольцам. Устьичные комплексы относятся к анизоцитному и геликоцитному комплексу. Устьица средних размеров или крупные (табл. 1). Замыкающие клетки лежат на одном уровне с побочными клетками. Наиболее сильно у них утолщены тангентальные стенки. Самыми тонкими являются дорсальные стенки (рис. 4b).

Для большого числа видов тополей характерно наличие складок, которые расходятся в стороны от устьица. Они представляют собой складки кутикулы, субкутикулярное пространство которых заполнено пектиновыми веществами. Основания этих складок у *Populus szechuanica*, изгибаясь, соединяются друг с другом возле замыкающих клеток. В результате образуются складки, сопровождающие устьица (рис. 4c). Последние вполне соответствуют складкам перистоматического кольца, правда, слабо развитого. Радиальные складки *Populus heterophylla* могут быть сильно редуцированы, а вот параллельные устьицу складки, напротив, усилены (рис. 4d). Такие складки покрыты у *Populus pruinosa* мощным слоем эпикутикулярного воска. Завоскованные складки выглядят как утолщения по бокам устьица (рис. 4f). Попутно отметим, что короткие латеральные складки похожи на складки-подпорки у *Heptaplerum actinophyllum* и *Schefflera digitata*. *Populus mexicana* имеет типичные одиночные перистоматические кольца (рис. 4e). В отличие от *Prunus lusitanica* и *Ilex corallina*, также имеющих одиночные перистоматические кольца (рис. 3e, f), устьица данного вида лежат на одном уровне с побочными клетками. Его перистоматические кольца существенно перекрывают края устьиц. Устьичные комплексы тополей парацитные и латероцитные. Их устьица средних размеров (*Populus heterophylla*, *P. pruinosa*), крупные (*P. mexicana*) и очень крупные (*P. szechuanica*) (табл. 1). Геометрия стенок замыкающих клеток тополей не одинакова. У разных их видов могут быть утолщены как вентральные, так и тангентальные стенки.

Иначе организовано перистоматическое кольцо у *Ficus microcarpa*, устьичные комплексы которого относятся к энциклоцитному типу. Вид обладает двухслойной эпидермой. Замыкающие клетки его устьиц встроены между клетками этих слоев: одни из побочных клеток покрывают примерно наполовину замыкающие клетки сверху, другие – подстилают их снизу. Папиллярные выросты этих клеток образуют кольца: одно наружное (рис. 4 g, h), другое, более мелкое, внутреннее, лежащее со стороны мезофилла. По происхождению такие кольца являются перистоматическими, поскольку образованы по-

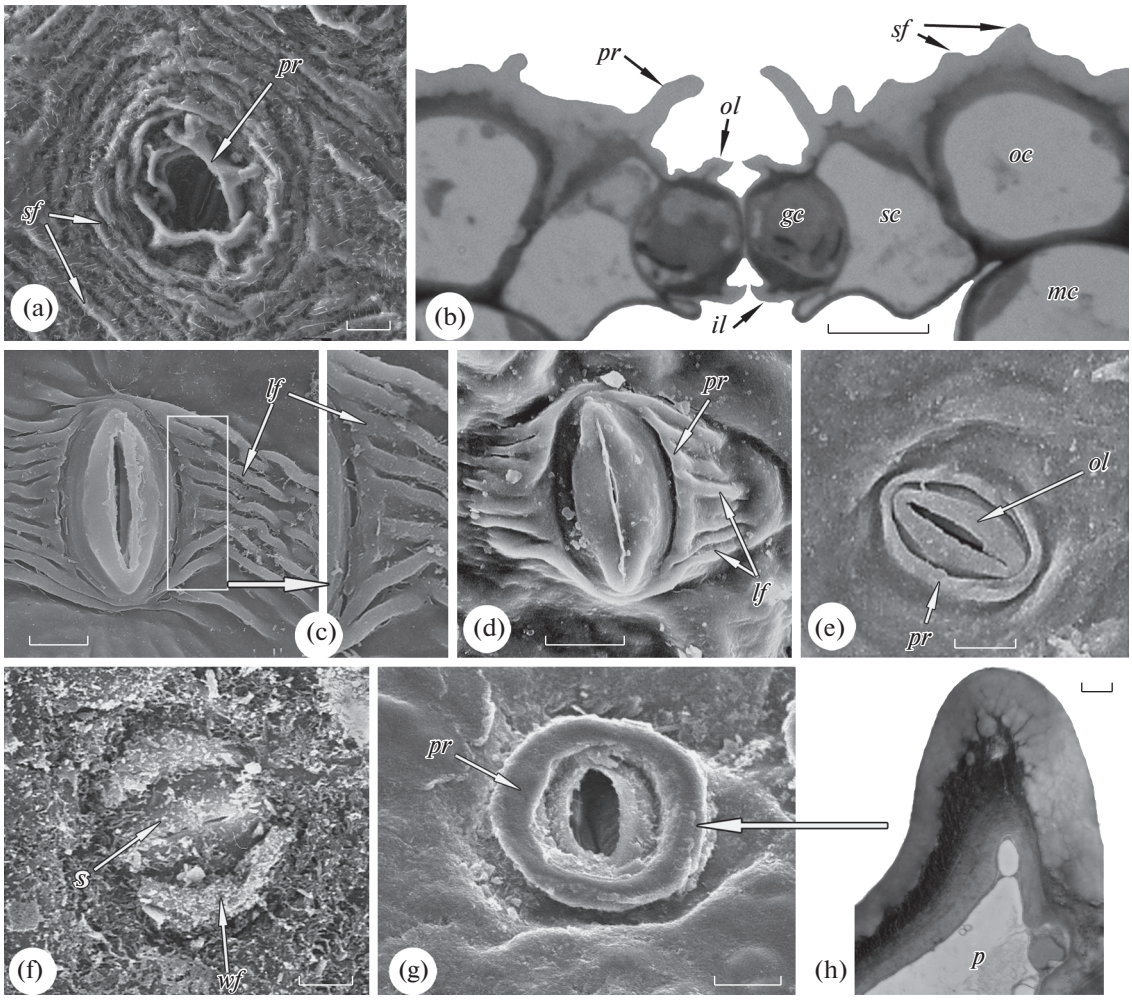


Рис. 4. Перистоматические кольца и латеральные складки у *Heptaplerum actinophyllum* (a, b), *Populus szechuanica* (c), *Populus heterophylla* (d), *Populus mexicana* (e), *Populus pruinosa* (f), *Ficus microcarpa* (g, h). a, c–g – фрагменты поверхности листовой пластинки (СЭМ). b, h – фрагменты поперечных срезов эпидермы: b – световая микроскопия, h – ТЭМ. *pr* – перистоматическое кольцо, *sf* – складки поверхности основных эпидермальных клеток, *wf* – покрытые воском складки, *gc* – замыкающая клетка, *sc* – побочная клетка, *mc* – клетка мезофилла, *ol* – наружный устьичный выступ, *il* – внутренний устьичный выступ, *lf* – латеральные складки, *s* – устьице, *p* – папилла. Масштабные линейки: a–g – 10 мкм, h – 1 мкм.

Fig. 4. Peristomatal rims and lateral folds in *Heptaplerum actinophyllum* (a, b), *Populus szechuanica* (c), *Populus heterophylla* (d), *Populus mexicana* (e), *Populus pruinosa* (f), *Ficus microcarpa* (g, h). a, c–g – fragments of the leaf blade surface under SEM. b, h – fragments of epidermis cross sections under light microscope (b) and TEM (h). *pr* – peristomatal rim, *sf* – folds of the ordinary epidermal cell surface, *wf* – waxed folds, *gc* – guard cell, *sc* – subsidiary cell, *mc* – mesophyll cell, *ol* – outer stomatal ledge, *il* – inner stomatal ledge, *lf* – lateral folds, *s* – stoma, *p* – papilla. Scale bars: a–g – 10 μm, h – 1 μm.

бочными клетками. Однако, располагаются они не вокруг устьиц, а над устьицами. Устьица крупные (табл. 1). Наиболее тонкими у их замыкающих клеток являются дорсальные стенки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что устьичные кольца встречаются в различных группах цветковых растений. Они обнаружены в Eudicots (Proteales, Buxales), Superrosids (Saxifragales), Fabids (Rosales, Malpigiales, Celastrales), Asterids (Ericales), Euasterids (Gentianales) и Campanulids (Aquifoliales, Apiales, Dipsacales). Учитывая тот факт, что было изучено относительно небольшое число видов, есть все основания предполагать, что список таких групп на самом деле длиннее.

Проведенная работа показала наличие различных вариантов расположения и строения этих колец. В зависимости от положения на замыкающих клетках выделены кольца выступов, одинарные краевые устьичные кольца, многочисленные устьичные кольца и, наконец, составные краевые

устьичные кольца, образованные перекрывающимися или переплетающимися складками. Ультраструктурная организация этих колец может быть разной. Кольца выступов образованы кутикулой. Краевые устьичные кольца чаще всего представляют собой складки кутикулы, субкутикулярное пространство которых заполнено пектиновыми веществами.

Кольца выступов характерны прежде всего для крупных и очень крупных устьиц, имеющих мощные наружные выступы. Эти устьица входят в состав комплексов разного типа. Побочные клетки в них частично смещены под замыкающие клетки. Последние имеют идентичную геометрию стенок.

Таким образом, наблюдается довольно устойчивое сочетание признаков, включающее отмеченное расположение замыкающих и побочных клеток, геометрию стенок замыкающих клеток, гипертрофированно развитые наружные выступы и кольца выступов. Это можно встретить у видов, занимающих удаленное положение в APG IV. Так что, вряд ли оно является случайным. В то же время сочетание не является жестко детерминированным. Например, у *Trochodendron aralioides* наблюдается обсуждаемый набор признаков, но нет колец выступов. Возможно, эта структура играет вспомогательную роль в выполнении какой-то функции.

Моделирование с использованием программного комплекса ANSYS показывает, что крупные наружные выступы влияют на движения устьиц, лежащих на побочных клетках (Pautov et al., 2017). При увеличении тургорного давления в замыкающих клетках, не имеющих выступов, устьица выгибаются над поверхностью эпидермы. Широко открывающаяся устьичная пора также выносится над эпидермой. Выступы препятствуют движениям наружных тангентальных стенок замыкающих клеток и, напротив, стимулируют движения их внутренних стенок, граничащих с побочными клетками. Результатом этих процессов является уменьшение как ширины открытой устьичной поры, так и величины ее вертикальных перемещений. Степень влияния выступов зависит от их механических характеристик, а именно, от их жесткости. Эта характеристика может определяться как непосредственно свойствами материала выступов, так и их конструктивными особенностями. Нельзя исключать, что кольца выступов играют роль ребер жесткости.

Из общей картины выпадает *Ternstroemia gymnanthera*. Устьица этого вида также имеют крупные наружные выступы с кольцами, но лежат они на одном уровне с соседними клетками и демонстрируют иную геометрию стенок замыкающих клеток. Без моделирования сложно оценить участие выступов и колец в устьичной механике *T. gymnanthera*. Необходимо, однако, отметить, что роль гипертрофированно развитых выступов не ограничивается их влиянием на движения замыкающих клеток при изменении в них тургорного давления. Крупные выступы формируют стенки и свод наружных устьичных камер. Показано, что эти камеры способны существенно снизить потери воды при открытых устьицах. Важным условием для этого является узкая апертура наружных выступов, пронизывающая свод камеры (Roth-Nebelsick et al., 2013). Такие апертуры можно встретить и у *T. gymnanthera* (рис. 1e). В ряде случаев, например у *Acokanthera oblongifolia*, апертуры заткнуты пробками (рис. 1f). Не исключено, что кольца выступов, внося свой вклад в повышение жесткости стенок устьичных камер, препятствуют изменению апертуры выступов во время устьичных движений. Согласно результатам моделирования, верхние части выступов могут совершать движения в процессе открывания и закрывания устьиц (Pautov et al., 2021). Любопытно, что устьица *T. gymnanthera* могут нести дополнительные складки, расположенные под кольцами выступов.

Краевые устьичные кольца обнаружены на устьицах, которые имеют разную величину и входят в состав устьичных комплексов разного типа. Эти устьица часто занимают в комплексах такое же положение, как и устьица с кольцами выступов, т.е. лежат на побочных клетках (рис. 1k, 2h). Кроме этого, для них характерна одинаковая с теми устьицами геометрия стенок замыкающих клеток. Чаще были встречены одиночные краевые устьичные кольца. Установлено, что эти кольца, в сочетании с наружными выступами, влияют, подобно гипертрофированно развитым наружным выступам, на устьичные движения (Pautov et al., 2017). Их наличие ведет к уменьшению ширины открытой устьичной поры и ее погружению в эпидерму. Глубина этого погружения вновь зависит от механических характеристик выступов и кольца: больше их жесткость – глубже погружение. В связи с этим интересно формирование на устьицах ряда видов не единичных (рис. 1 i, j), а более мощных составных (рис. 2 a–d) или многочисленных колец (рис. 2 e–g). Выборка не велика. Тем не менее, составные и многочисленные краевые кольца, видимо, менее характерны для мелких устьиц и устьиц средних размеров.

Для эпидермы листьев многих видов цветковых растений свойственно явление гетеростоматности – наличия в эпидерме листа устьичных комплексов, относящихся к разным типам. Устьица листовой пластинки могут существенно различаться также своими размерами. По мнению ряда исследователей, этот признак коррели-

рует со скоростью устьичной реакции (Raven, 2014). Пример *Prunus laurocerasus* и *Sarcococca hookeriana* var. *digyna* показывает, что в пределах листовой пластинки могут присутствовать устьица как с одним краевым кольцом, так и с составными кольцами (рис. 2a, 3h). Если краевые кольца влияют на деформацию замыкающих клеток и это влияние зависит от механических свойств колец, то очевидно, что в функциональном отношении устьица с одиночными кольцами и составными кольцами не равноценны. Итак, особенности микрорельефа поверхности замыкающих клеток, возможно, не только влияют на функционирование устьиц, но и могут быть причиной их функционального разнообразия в пределах листа.

Перистоматические кольца структурно более разнообразны, чем краевые устьичные кольца. Они могут быть образованы как складками кутикулы, так и локальными утолщениями кутикулы, неровной поверхностью целлюлозной стенки, папиллами. Выделены следующие варианты перистоматических колец: одиночные, многочисленные, составные, широкие, образованные папиллами кольца, перистоматическая спираль. По своему строению и положению наиболее сходны с краевыми кольцами одиночные перистоматические кольца некоторых видов (рис. 3 e, f). Их идентификация в качестве именно перистоматических может быть затруднена. Комбинация краевого устьичного кольца и одиночного перистоматического кольца, видимо, способна усилить механическое воздействие на стенки деформирующихся замыкающих клеток. В этом отношении она напоминает составное краевое устьичное кольцо или смещенные к дорсальным стенкам многочисленные краевые устьичные кольца (рис. 2g).

Перистоматические кольца обнаружены на клетках устьичных комплексов разного типа. Среди них есть комплексы, где побочные, как и соседние, клетки, окружают устьица и комплексы, где побочные клетки лежат по бокам устьица, не соединяясь на его полюсах. Лишь в некоторых случаях была отмечена связь между расположением побочных клеток и складок. Прежде всего это касается перистоматической спирали. Спиральное расположение складок у *Fagraea ceilanica* следует за спиральным расположением побочных клеток в геликоцитном устьичном комплексе. В анизоцитных комплексах этого вида складки лежат по бокам устьиц (рис. 3d). Спираль образуется и в аллелоцитном комплексе *Ixora javanica*, где она также соединяет последовательно возникающие разновозрастные побочные клетки.

Если краевые устьичные кольца характерны для устьиц, лежащих на побочных клетках, то перистоматические кольца наблюдаются в комплексах, где устьица занимают как поверхностное положение, так и находятся на одном уровне с побочными клетками. Замыкающие клетки этих устьиц могут иметь разную геометрию стенок.

Имеющиеся материалы свидетельствуют о реальности возникновения перистоматических колец из латеральных складок. Происходить это может по-разному. Приуроченные к побочным клеткам у ряда видов латеральные складки (*Coriaria nepalensis*, *C. japonica*, *Plumeria obtusa*) изгибаются при уменьшении ширины побочных клеток. Последнее может иметь место, например, при изменении взаимного расположения замыкающих и побочных клеток, когда последние смещаются под устьица. Если в таких комплексах складки переходят на полюсах устьица с одной побочной клетки на другую побочную клетку, то возникают многочисленные перистоматические кольца (рис. 3b).

Другой путь возникновения перистоматических колец из латеральных складок демонстрируют тополя (рис. 4 c–e). В этом случае перистоматические кольца образуются из оснований латеральных складок, которые, сливаясь друг с другом, формируют узкое, прерывающееся кольцо (рис. 4 c). Усиление этого кольца и редукция латеральных складок (рис. 4d) может завершиться образованием перистоматического кольца. Такое кольцо действительно обнаружено у тополей (рис. 4 e). Нет сомнений, что подобные переходы неоднократно имели место в эволюции растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, проведенное исследование обнаружило значительное структурное разнообразие устьичных и перистоматических колец. Устьичные кольца представляют собой, обычно, складки кутикулы. Перистоматические кольца могут быть образованы складками кутикулы, локальными утолщениями кутикулы, папиллами, целлюлозными клеточными стенками. На основе морфологических признаков и расположения на тангентальных стенках выделено несколько вариантов устьичных и перистоматических колец. В качестве тенденции отмечены связи между наличием устьичных колец, расположением устьиц на побочных клетках и геометрией стенок замыкающих клеток, а также между типом устьичных колец и размером устьиц. Связей между наличием перистоматических колец на клетках устьичных комплексов, с одной стороны, типом комплексов, взаимным расположением замыкающих и побочных клеток, геометрией стенок замыкающих клеток, с другой, не обнаружено. Побочные и соседние клетки разных видов объединяет пе-

риодически происходящее в них изменение тургорного давления. Если верны представления о влиянии устьичных колец на деформацию замыкающих клеток, то, вероятно, есть все основания предполагать, что и перистоматические кольца оказывают влияние на деформацию побочных и соседних клеток во время устьичных движений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00572, https://rscf.ru/project/22-24-00572/ с использованием оборудования ресурсного центра “Развитие молекулярных и клеточных технологий” Санкт-Петербургского государственного университета и ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ahmad K.J. 1962. Cuticular striations in *Cestrum*. – Curr. Sci. 31: 388–390.

Akçin Ö.E., Şenel G., Akçin Y. 2013. Leaf epidermis morphology of some *Onosma* (Boraginaceae) species from Turkey. – Turk. J. Bot. 37: 55–64. https://doi.org/10.3906/bot-1202-33

Anderson L.C. 1983. Trichomes and stomata of Gordonia lasianthus (Theaceae) – SIDA. Contrib. bot. 10 (2): 103–113. https://www.jstor.org/stable/23909542

Aylor D.E., Parlange J.-Y., Krikorian A.D. 1973. Stomatal mechanics. – Am. J. Bot. 60 (2): 163–171. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1973.tb10213.x

[Baranova, Ostroumova] Баранова М.А., Остроумова Т.А. 1987. Признаки устьиц в систематике – Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. 6 (1): 173–192.

Bargel H., Koch K., Cerman Z., Neinhuis C. 2006. Structure-function relationships of the plant cuticle and cuticular waxes–a smart material? – Funct. Plant Biol. 33 (10): 893–910. https://doi.org/10.1071/FP06139

Barthlott W., Neinhuis C. 1997. Purity of sacred lotus or escape from contamination in biological surfaces. – Planta 202: 1–8. https://doi.org/10.1007/s004250050096

Brandbyge J. 1989. Two new species of the genus Coccoloba (Polygonaceae). – Nord. J. Bot. 9 (2): 205–208. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1989.tb02116.x

Cheng P.C., Greyson R.I., Walden D.B. 1986. The anther cuticle of *Zea mays*. – Can. J. Bot. 64: 2088–2097. https://doi.org/10.1139/b86-274

Deghan B. 1980. Application of epidermal morphology to taxonomic delimitations in the genus *Jatropha* L. (Euphorbiaceae). – Bot. J. Linn. Soc. 80: 257–278. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1980.tb01989.x

Dunn D.B., Sharma G.K., Campbell C.C. 1965. Stomatal patterns of dicotyledons and monocotyledons – Am. Midl. Nat. 74 (1): 185–195. https://doi.org/10.2307/2423132

Fontenelle G.B., Costa C.G., Machado R.D. 1994. Foliar anatomy and micromorphology of eleven species of *Eugenia* L. (Myrtaceae). – Bot. J. Linn. Soc. 116: 111–133. https://doi.org/10.1006/bojl.1994.1056

Jayeola A.A. 1998. Surface sculpturing of *Alstonia boonei* De Wild. and *A. congensis* Engl. (Apocynaceae) and its importance on their taxonomy. – Feddes Repert. 109: 429–433. https://doi.org/10.1002/fedr.19981090514

Jost L. 1907. Lectures on plant physiology. Oxford. 564 p.

Kerp H. 1990. The study of fossil Gymnosperms by means of cuticular analysis. – *Palaios* **5:** 548–569.

Kevan P.G., Lane M.A. 1985. Flower petal microtexture is a tactile cue for bees. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA 82: 4750–4752. https://doi.org/10.1073/pnas.82.14.4750

Klimko M., Truchan M. 2006. Morphological variability of the leaf epidermis in selected taxa of the genus *Ficus* L. (Moraceae) and its taxonomic implications. – Acta Soc. Bot. Pol. 75 (4): 309–324. https://doi.org/10.5586/asbp.2006.038

Koch K., Bhushan B., Barthlott W. 2009. Multifunctional surface structures of plants: an inspiration for biomimetics: invited review. – Prog. Mater. Sci. 54: 137–178. https://doi.org/10.1016/j.pmatsci.2008.07.003

[Kochetova, Kochetov] Кочетова Н.И., Кочетов Ю.В. 1982. Адаптивные свойства поверхности растений. М. 176 с.

Kong H.-Z. 2001. Comparative morphology of leaf epidermis in the Chloranthaceae. – Bot. J. Linn. Soc. 136 (3): 279–294. https://doi.org/10.1006/bojl.2001.0442

Moraes T.M., Barros C.F., Silva Neto S.J., Gomes V.M., Da Cunha M. 2009. Leaf blade anatomy and ultrastructure of six *Simira species* (Rubiaceae) from the Atlantic Rain Forest, Brasil. – Biocell. 33 (3) 155–165.

Neinhuis C., Barthlott W. 1997. Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces. – Ann. Bot. 79: 667–677. https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0400

Olowokudejo J.D. 1993. Comparative epidermal morphology of West African species of *Jatropha* L. (Euphorbiaceae) – Bot. J. Linn. Soc. 111 (2): 139–154. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1993.tb01896.x

Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Sapach Yu., Gussarova G. 2017. Role of the outer stomatal ledges in the mechanics of guard cell movements. – Trees – Structure and Function. 31 (1): 125–135. https://doi.org/10.1007/s00468-016-1462-x

Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O.V., Sapach Yu., Pautova I. 2019. Influence of stomatal rings on movements of guard cellsv. – Trees – Structure and Function. 33 (5): 1459–1474. https://doi.org/10.1007/s00468-019-01873-y

Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O., Sapach Y., Pautova I. 2021. Stomatal rings: Structure, functions and origin. – Bot. J. Linn. Soc. 195 (3): 357–379.
https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa096

[Pautov et al.] Паутов А.А., Яковлева О.В., Колодяжный С.Ф. 2002. Микрорельеф поверхности листьев у *Populus* (Salicaceae). – Бот. журн. 87 (1): 63–72.

Raven J.A. 2014. Speedy small stomata? – J. Exp. Bot. 65 (6): 1415–1424.
https://doi.org/10.1093/jxb/eru032

Roth-Nebelsick A., Fernández V., Peguero-Pina J.J., Sancho-Knapik D., Gil-Pelegrín E. 2013. Stomatal encryption by epicuticular waxes as a plastic trait modifying gas exchange in a Mediterranean evergreen species (*Quercus coccifera* L.). – Plant Cell Environ. 36 (3): 579–589.
https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02597.x.

Srinual A., Thammathaworn A. 2008. Leaf Anatomy of *Vatica* L. (Dipterocarpaceae) in Thailand. Nat. Hist. J. Chulalongkorn University 8 (2): 121–134.

Staveren M.G.C. van, Baas P. 1973. Epidermal leaf characters of the Malesian Icacinaceae – Acta Bot. Neerl. 22 (4): 329–359.

Tarran M., Wilson P.G., Hill R.S. 2016. Oldest record of *Metrosideros* (Myrtaceae): Fossil flowers, fruits, and leaves from Australia. – Am. J. Bot. 103 (4): 754–768.
https://doi.org/10.3732/ajb.1500469

Reynolds E.S. 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. – Journal of Cell Biology 17: 208–212

[Vasil'ev] Васильев А.Е. 1965. Ксероморфные признаки в роде *Populus* L. – В кн.: Проблемы современной ботаники. Т. 2. М.-Л. С. 69–74.

Wilkinson H.P. 1979. The plant surface (mainly leaf). – In: Anatomy of the dicotyledons. Ed. 2. Vol. I. Oxford. P. 97–117.

Woolfenden H.C., Bourdais G., Kopischke M., Miedes E., Molina A., Robatzek S., Morris R.J. 2017. A computational approach for inferring the cell wall properties that govern guard cell dynamics. – Plant J. 92: 5–18.
https://doi.org/10.1111/tpj.13640

Yang R.Y., Lin Q. 2005. Comparative morphology of the leaf epidermis in *Schisandra* (Schisandraceae). – Bot. J. Linn. Soc. 148: 39–56.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2005.00396.x

STRUCTURAL DIVERSITY OF STOMATAL RINGS AND PERISTOMATAL RIMS

A. A. Pautov[a,#], Yu. O. Sapach[a], G. R. Truchmanova[a], O. V. Yakovleva[b], E. G. Krylova[a], and I. A. Pautova[b]

[a] *St. Petersburg State University*
Universitetskaya Emb., 7/9, 199034, St. Petersburg, Russia
[b] *V.L. Komarov Botanical Institute RAS*
Prof. Popov Str., 2, 197376, St. Petersburg, Russia
[#]*e-mail: a.pautov@spbu.ru*

Stomatal rings and peristomatal rims are structural elements of stomatal complex cells. The stomatal rings are located on the guard cells, the peristomatal rims are located on the subsidiary and neighbouring cells. Light, scanning and transmission electron microscopy were used to study their structure and location on the cells of stomatal complexes in 38 species of flowering plants. The types of stomatal complexes, the positions of guard and subsidiary cells in them, the sizes of the stomata, and wall geometry of the guard cells were also determined. Typically, the stomatal rings are formed by cuticle folds. The subcuticular space of such folds is filled with pectin. The peristomatal rims can have the same structure. They can also be formed by local thickening of the cuticle, papillae, cellulose cell walls. The morphological diversity of stomatal rings and peristomatal rims is discussed. The relations between the presence of stomatal rings, the positions of stomata on subsidiary cells and wall geometry of the guard cells, as well as those between the stomatal ring morphology and the sizes of stomata are noted as a trend. The possibility of formation of peristomatal rims from lateral stomatal folds, i.e. from the folds diverging from the stomata, is shown.

Keywords: stoma, guard cell, subsidiary cell, stomatal complex, stomatal ring, peristomatal rim, cell wall, cuticle

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was funded by the grant of Russian Science Foundation, № 22-24-00572, https://rscf.ru/project/22-24-00572/ and carried out using scientific equipment of the research resource center "Molecular and cell technologies" of the Research Park of St. Petersburg State University and the Center for Collective Use of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

Ahmad K.J. 1962. Cuticular striations in *Cestrum*. – Curr. Sci. 31: 388–390.

Akçin Ö.E., Şenel G., Akçin Y. 2013. Leaf epidermis morphology of some *Onosma* (Boraginaceae) species from Turkey. – Turk. J. Bot. 37: 55–64.
https://doi.org/10.3906/bot-1202-33

Anderson L.C. 1983. Trichomes and stomata of Gordonia lasianthus (Theaceae) – SIDA. Contrib. bot. 10 (2): 103–113.
https://www.jstor.org/stable/23909542

Aylor D.E., Parlange J.-Y., Krikorian A.D. 1973. Stomatal mechanics. – Am. J. Bot. 60 (2): 163–171.
https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1973.tb10213.x

Baranova M.A., Ostroumova T.A., 1987. Priznaki ust'its v sistematike [Stomata characters in systematics] – Itogi nauki I tekhniki. Ser. Botanika [Botany]. 6 (1): 173–192 (In Russ.).

Bargel H., Koch K., Cerman Z., Neinhuis C. 2006. Structure-function relationships of the plant cuticle and cuticular waxes–a smart material? – Funct. Plant Biol. 33 (10): 893–910.
https://doi.org/10.1071/FP06139

Barthlott W., Neinhuis C. 1997. Purity of sacred lotus or escape from contamination in biological surfaces. – Planta 202: 1–8.
https://doi.org/10.1007/s004250050096

Brandbyge J. 1989. Two new species of the genus Coccoloba (Polygonaceae). – Nord. J. Bot. 9 (2): 205–208.
https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1989.tb02116.x

Cheng P.C., Greyson R.I., Walden D.B. 1986. The anther cuticle of *Zea mays*. – Can. J. Bot. 64: 2088–2097.
http://doi.org/10.1139/b86-274

Deghan B. 1980. Application of epidermal morphology to taxonomic delimitations in the genus *Jatropha* L. (Euphorbiaceae). – Bot. J. Linn. Soc. 80: 257–278.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1980.tb01989.x

Dunn D.B., Sharma G.K., Campbell C.C. 1965. Stomatal patterns of dicotyledons and monocotyledons – Am. Midl. Nat. 74 (1): 185–195.
https://doi.org/10.2307/2423132

Fontenelle G.B., Costa C.G., Machado R.D. 1994. Foliar anatomy and micromorphology of eleven species of *Eugenia* L. (Myrtaceae). – Bot. J. Linn. Soc. 116: 111–133.
https://doi.org/10.1006/bojl.1994.1056

Jayeola A.A. 1998. Surface sculpturing of *Alstonia boonei* De Wild. and *A. congensis* Engl. (Apocynaceae) and its importance on their taxonomy. – Feddes Repert. 109: 429–433.
https://doi.org/10.1002/fedr.19981090514

Jost L. 1907. Lectures on plant physiology. Oxford. 564 p.

Kerp H. 1990. The study of fossil Gymnosperms by means of cuticular analysis. – *Palaios* 5: 548–569.

Kevan P.G., Lane M.A. 1985. Flower petal microtexture is a tactile cue for bees. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA 82: 4750–4752.
https://doi.org/10.1073/pnas.82.14.4750

Klimko M., Truchan M. 2006. Morphological variability of the leaf epidermis in selected taxa of the genus *Ficus* L. (Moraceae) and its taxonomic implications. – Acta Soc. Bot. Pol. 75(4): 309–324.
http://dx.doi.org/10.5586/asbp.2006.038

Koch K., Bhushan B., Barthlott W. 2009. Multifunctional surface structures of plants: an inspiration for biomimetics: invited review. – Prog. Mater. Sci. 54: 137–178.
http://dx.doi.org/10.1016/j.pmatsci.2008.07.003

Kochetova N.I., Kochetov Yu.V. 1982. Adaptivnye svoystva poverkhnosti rasteniy [Adaptive properties of plant surface]. Moscow. 176 p. (In Russ.)

Kong H.-Z. 2001. Comparative morphology of leaf epidermis in the Chloranthaceae. – Bot. J. Linn. Soc. 136 (3): 279–294.
https://doi.org/10.1006/bojl.2001.0442

Moraes T.M., Barros C.F., Silva Neto S.J., Gomes V.M., Da Cunha M. 2009. Leaf blade anatomy and ultrastructure of six *Simira species* (Rubiaceae) from the Atlantic Rain Forest, Brasil. – Biocell. 33 (3) 155–165.

Neinhuis C., Barthlott W. 1997. Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces. – Ann. Bot. 79: 667–677.
https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0400

Olowokudejo J.D. 1993. Comparative epidermal morphology of West African species of *Jatropha* L. (Euphorbiaceae) – Bot. J. Linn. 111 (2): 139–154.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1993.tb01896.x

Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Sapach Yu., Gussarova G. 2017. Role of the outer stomatal ledges in the mechanics of guard cell movements. – Trees – Structure and Function. 31 (1): 125–135.
https://doi.org/10.1007/s00468-016-1462-x.

Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O.V., Sapach Yu., Pautova I. 2019. Influence of stomatal rings on movements of guard cellsv. – Trees – Structure and Function. 33 (5): 1459–1474.
https://doi.org/10.1007/s00468-019-01873-y.

Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O., Sapach Y., Pautova I.. 2021. Stomatal rings: Structure, functions and origin. – Bot. J. Linn. Soc. 195 (3): 357–379.
https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa096.

Pautov A.A., Yakovleva O.V., Kolodyazhnyy S.F. 2002. Mikrorel'ef poverkhnosti list'ev u Populus (Salicaceae) [Microrelief of the leaf surface in Populus (Salicaceae)]. – Bot. Zhurn. 87 (1): 63–72 (In Russ.).

Raven J.A. 2014. Speedy small stomata? – J. Exp. Bot. 65 (6): 1415–1424.
https://doi.org/10.1093/jxb/eru032

Reynolds E.S. 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. – Journal of Cell Biology 17: 208–212

Roth-Nebelsick A., Fernández V., Peguero-Pina J.J., Sancho-Knapik D., Gil-Pelegrín E. 2013. Stomatal encryption by epicuticular waxes as a plastic trait modifying gas exchange in a Mediterranean evergreen species (*Quercus coccifera* L.). – Plant Cell Environ. 36 (3): 579–589.
https://doi: 10.1111/j.1365-3040.2012.02597.x.

Srinual A., Thammathaworn A. 2008. Leaf Anatomy of *Vatica* L. (Dipterocarpaceae) in Thailand. – Nat. Hist. J. Chulalongkorn University 8 (2): 121–134.

Staveren M.G.C. van, Baas P. 1973. Epidermal leaf characters of the Malesian Icacinaceae – Acta Bot. Neerl. 22 (4): 329–359.

Tarran M., Wilson P.G., Hill R.S. 2016. Oldest record of *Metrosideros* (Myrtaceae): Fossil flowers, fruits, and leaves from Australia. – Am. J. Bot. 103 (4): 754–768. https://doi.org/10.3732/ajb.1500469

Vasil'ev A.E. 1965. Kseromorfnye priznaki v rode *Populus* L. [Xeromorphic features in the genus Populus L.]. – In: Problemy sovremennoy botaniki. Vol. 2. Moscow; Leningrad. P. 69–74 (In Russ.).

Wilkinson H.P. 1979. The plant surface (mainly leaf). – In: Anatomy of the dicotyledons. Ed. 2. Vol. I. Oxford. P. 97–117.

Woolfenden H.C., Bourdais G., Kopischke M., Miedes E., Molina A., Robatzek S., Morris R.J. 2017. A computational approach for inferring the cell wall properties that govern guard cell dynamics. – Plant J. 92: 5–18. https://doi.org/10.1111/tpj.13640

Yang R.Y., Lin Q. 2005. Comparative morphology of the leaf epidermis in *Schisandra* (Schisandraceae). – Bot. J. Linn. Soc. 148: 39–56. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2005.00396.x

EDN: OFBVOF
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 9, с. 885–905

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

СТРОЕНИЕ АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМ ПОБЕГОВ И ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ИХ КЛЕТОК У ПЛАУНОВИДНЫХ И ПАПОРОТНИКОВИДНЫХ

© 2022 г. М. А. Романова[1,*], О. В. Яковлева[2], А. И. Максимова (Евкайкина)[2], А. Н. Иванова[1,2], В. В. Домашкина[1]

[1] *Санкт-Петербургский государственный университет*
Университетская наб., 7–9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

[2] *Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

**e-mail: m.romanova@spbu.ru*

Поступила в редакцию 20.06.2022 г.
После доработки 02.07.2022 г.
Принята к публикации 19.07.2022 г.

Выполнено сравнительное изучение апикальных меристем побегов у 2 видов плауновидных: *Selaginella kraussiana* с меристемой моноплексного типа, т.е. с единственной апикальной инициалью, *Huperzia selago* с меристемой симплексного типа, т.е. с несколькими апикальными инициалями и 3 видов папоротниковидных с апикальной меристемой моноплексного типа. Выявлено, что единственная апикальная инициаль как у плауновидного *S. kraussiana*, так и у папоротниковидных сходна по своей структуре со своими ближайшими производными. Клетки апикальных меристем папоротниковидных, в отличие от *S. kraussiana*, отличаются не типичной для клеток апикальных меристем высокой степенью вакуолизации, наличием крахмальных зерен в пластидах и липидов в цитоплазме. Для клеток моноплексной апикальной меристемы и *S. kraussiana*, и папоротниковидных характерны расположение ядер в нижней части клеток и наличие в клеточных стенках большого количества неветвящихся (первичных) плазмодесм. Вакуолизация клеток симплексной апикальной меристемы *H. selago* небольшая, ядра располагаются в центре клеток, в клеточных стенках отмечается небольшое количество как неветвящихся, так и ветвящихся (вторичных) плазмодесм. Для папоротниковидных установлена взаимосвязь неравных периклинальных делений поверхностных инициалей со снижением вакуолизации. В целом ультраструктура клеток моноплексной меристемы плауновидного *S. kraussiana* более сходна с симплексной меристемой плауновидного *H. selago*, чем с моноплексной апикальной меристемой изученных папоротниковидных. Полученные данные свидетельствуют в пользу исходности симплексной апикальной меристемы у спорофитов высших растений и независимой реверсии к моноплексному типу у некоторых плауновидных и большинства папоротниковидных.

Ключевые слова: моноплексная апикальная меристема побега, симплексная апикальная меристема побега, апикальные инициали, папоротниковидные, плауновидные, плазмодесмы, ультраструктура, эволюция

DOI: 10.31857/S0006813622090095

Одна из ключевых особенностей морфогенеза высших растений – способность расти и образовывать органы в течение всей жизни из апикальных меристем. Эта способность предположительно унаследована высшими растениями от харовых и зигнемовых водорослевых предков (Tomescu et al., 2014; Bowman et al., 2019; Szovenyi et al., 2019; Spencer et al., 2020). Для водорослевых предков (Graham et al., 2000) и большинства плауновидных и папоротниковидных (Gifford, 1983; Gifford, Foster, 1989) характерно наличие на верхушках талломов и побегов (соответственно) единственной апикальной инициали тетраэдрической формы. Это сходство позволило предположить, что апикальная меристема побега с единственной апикальной инициалью, называемая моноплексной, исходна для высших растений (Kenrick, Crane, 1997; Graham et al., 2000; Philipson, 1990; Schneider et al., 2009). В то же время у риниевых, древнейших из наземных растений спорофитной линии эволюции, нет такой тетраэдрической инициали; вместо нее на верхушках теломов располагается несколько апикальных инициалей призматической формы (Kidston,

Lang, 1920; Spencer et al., 2020). Не одна, а несколько апикальных инициалей характерны также для плауновидных из порядков Lycopodiales и Isoetales и папоротниковидных из порядков Marattiales и Osmundales (Gifford, Foster, 1989: Philipson, 1990; Kenrick, Crane, 1997; Imaichi, Hiratsuka, 2007; Romanova et al., 2010; Evkaikina et al., 2017). Эти факты легли в основу альтернативной точки зрения о том, что исходной для высших растений является меристема с несколькими апикальными инициалями, называемая симплексной (Cooke et al., 1996; Imaichi, Hiratsuka, 2007; Frank et al., 2015). Обе гипотезы актуальны и в настоящее время.

Существует мнение, что число апикальных инициалей в меристеме связано со способом формирования плазмодесм – межклеточных цитоплазматических каналов (Cooke et al., 1996; Imaichi, Hiratsuka, 2007; Evkaikina et al., 2014). Принято выделять два способа формирования плазмодесм: во время цитокинеза в результате распределения цистерн эндоплазматического ретикулума (ЭПР) между вновь возникшими клетками и формированием вокруг них цитоплазматического канала, выстланного плазмалеммой, и пост-цитокинетически, путем ферментативного растворения уже сформированных клеточных стенок и объединения участков ЭПР соседних клеток (Lucas et al., 1995). Эти два типа плазмодесм различаются структурно: плазмодесмы, образовавшиеся в ходе цитокинеза, называемые первичными, имеют вид неветвящихся каналов, тогда как возникшие пост-цитокинетически, называемые вторичными, имеют Н-образную или У-образную форму (Lucas et al., 1995; van der Schoot, Rinne, 1999). На примере ряда несеменных и семенных растений показано, что для меристем с несколькими апикальными инициалями характерны преимущественно ветвящиеся плазмодесмы, тогда как для меристем моноплексного типа – исключительно неветвящиеся (Michaux, 1971; Michaux-Ferrière, Hallet, 1985; Steeves, Sussex, 1989; Sossountzov, 1976; Michaux Ferriere, Hallet, 1985; Seilhean, Michaux-Ferriere, 1985; Gunning, 1978; Tilney et al., 1990; Imaichi, Hiratsuka, 2007). На основании этих фактов возникновение симплексной апикальной меристемы связывают с появлением механизма пост-цитокинетического формирования плазмодесм, который позволил устанавливать симпластические контакты между производными разных апикальных инициалей (Cooke et al., 1996; Imaichi, Hiratsuka, 2007; Evkaikina et al., 2014). В моноплексной апикальной меристеме, все клетки которой являются производными единственной апикальной инициали, формирование вторичных плазмодесм не является необходимым, и межклеточные контакты возможны только через плазмодесмы, образовавшиеся во время цитокинеза (Cooke et al., 1996; van der Schoot, Rinne, 1999). В рамках дискуссии об исходном для высших растений типе апикальной меристемы было высказано предположение, что возникновение механизма пост-цитокинетического формирования плазмодесм, которое привело к появлению симплексной апикальной меристемы, произошло одновременно с выходом растений на сушу. В рамках этой гипотезы моноплексная апикальная меристема плауновидных из рода *Selaginella* и большинства папоротниковидных является результатом независимой реверсии к водорослевому, моноплексному типу, связанной с утратой механизма формирования вторичных плазмодесм в этих группах растений (Evkaikina et al., 2014, 2017).

Таким образом, вопрос об исходном для высших растений структурном типе апикальной меристемы дискуссионен. Дать дополнительные аргументы в рамках этой дискуссии помогут данные об ультраструктуре клеток апикальных меристем с разным числом инициалей. В 70-е–90-е годы прошлого века проводились интенсивные исследования ультраструктуры клеток меристем с единственной апикальной инициалью у некоторых папоротниковидных (Michaux, 1971; Michaux-Ferrière, Hallet, 1985; Steeves, Sussex, 1989; Sossountzov, 1976; Michaux-Ferriere, Hallet 1985; Tilney et al., 1990) и с группой апикальных инициалей у цветковых растений (Gunning, Steer, 1996). Однако их результаты не могли быть использованы для решения вопроса об исходном типе меристем из-за того, что эти таксоны различны по своему эволюционному уровню.

Целью настоящего исследования являлось изучение строения апикальных меристем побегов, ультраструктуры их клеток и распределения плазмодесм у плауновидных и папоротниковидных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами настоящего исследования послужили два вида плауновидных и три вида папоротниковидных. Изученные плауновидные различались по типу апикальной меристемы, но были сходны по способу ветвления и органообразовательной ритмике; все папоротниковидные имели моноплексную апикальную меристему, но различались по способу ветвления и органообразовательной ритмике.

Плауновидные:

Selaginella kraussiana (Kuntze) A. Braun (Selaginellaceae, Isoetopsida) с моноплексной апикальной меристемой, верхушечно (дихотомически) ветвящимися стелющимися надземными побегами, на верхушке каждого из которых ежегодно образуется несколько десятков листьев (рис. 1А).

Рис. 1. Объекты исследования.

Плауновидные: A – *Selaginella kraussiana*, B – *Huperzia selago.* Папоротниковидные: C – подземные побеги (корневища) *Pteridium aquilinum*, D – корневища *Dryopteris carthusiana*, E – верхушка корневища *Athyrium filix-femina*.

Fig. 1. Plant material.

Lycophytes: A – *Selaginella kraussiana*, B – *Huperzia selago.* Ferns: C – underground shoots (rhizomes) of *Pteridium aquilinum*, D – rosette rhizome of *Dryopteris carthusiana*, E – the tip of rosette rhizome of *Athyrium filix-femina*.

Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank (Lycopodiaceae, Lycopodiopsida) с симплексной апикальной меристемой, верхушечно ветвящимися прямостоячими надземными побегами, на верхушке каждого из которых ежегодно образуется несколько десятков листьев (рис. 1B).

Папоротниковидные:

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn (Dennstaedtiaceae, Polypodiopsida) с верхушечно ветвящимися удлиненными подземными побегами (корневищами), на верхушке каждого из которых ежегодно образуется единственный лист, через два–три года выносящийся на поверхность (рис. 1C);

Dryopteris carthusiana (Vill.) H.P. Fuchs. (Dryopteridaceae, Polypodiopsida) с неветвящимися корневищами, ежегодно образующими 8–16 листьев (рис. 1D);

Athyrium filix-femina (L.) Roth (Aspidiaceae, Polypodiopsida) с верхушечно ветвящимися укороченными корневищами, на верхушке каждого из которых ежегодно образуется 10–20 листьев (рис. 1E).

Побеги *Selaginella kraussiana* собирали в оранжереях Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН в мае. Сбор побегов *H. selago* проводили в начале июня в разных точках Ленинградской области: в Лужском районе (станция Новинка) и в окрестностях поселка Кузнечное. Побеги *P. aquilinum*, *A. filix-femina* и *D. carthusiana* были собраны в конце мая в Курортном районе Санкт-Петербурга в окрестностях станции Комарово.

Фрагменты апексов побегов всех изученных растений размером 3 × 5 мм в повторности по 5 апексов фиксировали в растворе 3% глутаральдегида и 2% параформальдегида на 0.1 М фосфат-

ном буфере с pH 7.2 (Ruzin, 1999) при +4°C, постфиксировали 2% раствором тетраоксида осмия при температуре +4°C в течение ночи, затем обезвоживали в серии спиртов возрастающих концентраций и 100% ацетоне. Во время обезвоживания образцы контрастировали раствором уранилацетата на 70% спирте в течение 60 мин. Образцы заключали в смесь эпоксидных смол эпона и араллита. Ультратонкие срезы получали с помощью ультрамикротома Ultracut E (Reichart, Германия) и контрастировали в растворах 2% уранилацетата и цитрата свинца (Ruzin, 1999). Срезы анализировали с помощью трансмиссионных электронных микроскопов JEM 1400 (Jeol, Япония), Hitachi H-600 (Hitachi, Япония) и Tesla BS-500 (Tesla, Чехия). Отдельные фотографии объединяли в панорамные снимки с помощью программы Adobe Photoshop. На фотографиях апикальных инициалей и их производных *P. aquilinum* в программе ImageJ (NIH, США) было подсчитано число плазмодесм на 20 мкм клеточной стенки. Полученные данные представлены в виде гистограмм с помощью программы Microsoft Excel.

При описании структуры моноплексной и симплексной апикальных меристем использовали общепринятую терминологию (McAlpin, White, 1974; Stevenson, 1976, 1978). Дополнительно была использована методика выделения мерофитов – "клеточных пакетов", образовавшихся из каждой производной апикальной инициали моноплексной меристемы (Bierhorst, 1971, 1977). При их выделении мы обращали внимание на толщину клеточных стенок, форму, размеры и взаимное расположение клеток.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зональность апикальных меристем

На продольных срезах апексов побегов *P. aquilinum*, *D. carthusiana*, *A. filix-femina* и *S. kraussiana* различима клетка, имеющая форму равнобедренного треугольника с основанием, обращенным к поверхности – тераэдрическая апикальная инициаль (рис. 2 A–D, F–I, K–N). Апикальная инициаль делится косоантиклинально, образуя призматические клетки; с каждым таким делением предыдущие производные отодвигаются от нее. У папоротниковидных апикальная инициаль вместе с граничащими с ней с каждой стороны тремя–десятью призматическими клетками составляют зону поверхностных инициалей (SI, рис. 2 F–H). У плауновидного *S. kraussiana* апикальная инициаль с каждой стороны граничит с десятью–пятнадцатью призматическими клетками (рис. 2 I), то есть зона поверхностных инициалей существенно больше по объему, чем у папоротниковидных. Периклинальные деления поверхностных инициалей – неравные. В поверхностном слое апекса остается большая по длине производная призматическая клетка, а в подповерхностном – меньшая изодиаметрическая. Совокупность изодиаметрических клеток составляет зону подповерхностных инициалей (SSI, рис. 2 F–I). В состав этой зоны как у папоротниковидных, так и у плауновидного *S. kraussiana* входит восемь–двенадцать клеток. У папоротниковидных с каждым из периклинальных делений поверхностные клетки укорачиваются (SI1–SI3, рис. 2 F–H) и после трех или четырех делений приобретают изодиаметрическую форму. У плауновидных такого явления не наблюдается.

В апикальной меристеме изученных папоротниковидных поверхностные и подповерхностные инициали окружены несколькими десятками более мелких изодиаметрических клеток, которые составляют зону, называемую за свою форму чашевидной (CZ, рис. 2 F–H). Таким образом, у папоротниковидных производные апикальной инициали не только отодвигаются от нее, но и, укорачиваясь, "переходят" из зоны поверхностных инициалей в чашевидную. В апикальной меристеме *S. kraussiana* чашевидная зона отсутствует (рис. 2 D, I), поэтому "перемещения" производных апикальной инициали из одной зоны в другую не происходит.

При сравнении ультраструктуры клеток, относящихся к разным зонам, в апикальной меристеме моноплексного типа (рис. 2 F–J) дополнительно оценивали примерное число и направление делений, которое произошло в ходе их смещения от апикальной инициали. Для этого определяли принадлежность клеток к мерофитам (группам клеток, образованным производными одной и той же исходной клетки; в данном случае – призматического сегмента апикальной инициали), находящимся на разном удалении от нее. У изученных видов удалось определить границы четырех ближайших к апикальной инициали мерофитов (M1–M4, рис. 2 K–N). Первый, второй и третий мерофиты изученных папоротниковидных состоят из поверхностных и подповерхностных инициалей. Поверхностные инициали, входящие в состав первого мерофита, делились периклинально не более одного раза, входящие в состав второго мерофита – один или два раза, входящие в состав третьего мерофита – два или три раза. Четвертый мерофит состоит не только из поверхностных и подповерхностных инициалей, но и из клеток чашевидной зоны (рис. 2 K–M), то есть входящие в его состав клетки делились периклинально три раза или более. У плауновидного *S. kraussiana* в состав всех четырех мерофитов входят только поверхностные и подповерхностные инициали (рис. 2 N).

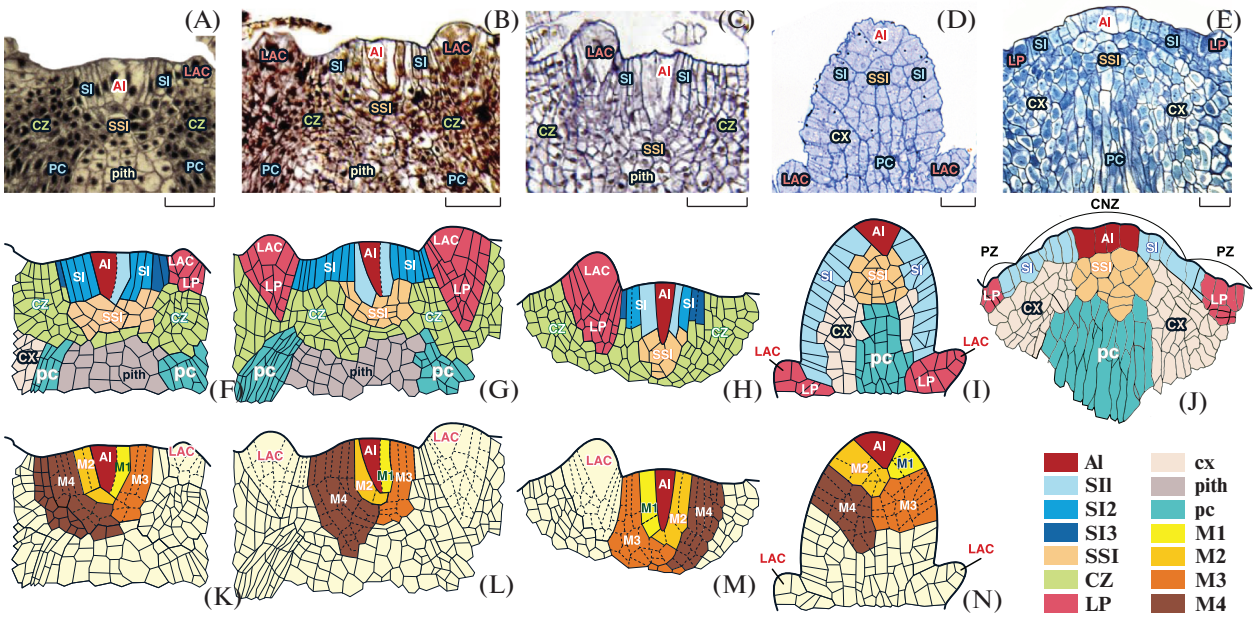


Рис. 2. Апикальные меристемы и схемы их строения у папоротниковидных и плауновидных.

Продольные срезы апикальных меристем папоротников *Pteridium aquilinum* (A), *Dryopteris carthusiana* (B), *Athyrium filix-femina* (C) и плаунов *Selaginella kraussiana* (D), *Huperzia selago* (E). Схемы зональной структуры апикальных меристем *P. aquilinum* (F), *D. carthusiana* (G), *A. filix-femina* (H), *S. kraussiana* (I), *H. selago* (J). Схемы последовательных клеточных делений в мерофитах моноплексных апикальных меристем *P. aquilinum* (K), *D. carthusiana* (L), *A. filix-femina* (M) и *S. kraussiana* (N). На рисунках K–N границы мерофитов обозначены сплошной линией; границы клеток, являющиеся производными каждого из мерофитов – пунктирной линией. AI – апикальная инициаль или инициали, SI – поверхностные призматические инициали, SSI – подповерхностные инициали, CZ – чашевидная зона, LAC – апикальная клетка листа, LP – зачатки листьев, pith – сердцевина, cx – кора, pc – прокамбий; CNZ – центральная, PZ – периферическая части апикальной меристемы. У папоротниковидных разным оттенком голубого цвета обозначены поверхностные инициали, которые делились периклинально один (SI1), два (SI2) и три (SI3) раза, M1–M4 – мерофиты; цифрами обозначена последовательность их образования. Масштабные линейки, мкм: A–N – 50.

Fig. 2. Structure of shoot apical meristems with single and several apical initials in ferns and lycophytes.

Median longitudinal sections through the apical meristems of ferns *Pteridium aquilinum* (A), *Dryopteris carthusiana* (B), *Athyrium filix-femina* (C) and lycophytes *Selaginella kraussiana* (D), and *Huperzia selago* (E). Zonal structure of the shoot apical meristem of *P. aquilinum* (F), *D. carthusiana* (G), *A. filix-femina* (H), *S. kraussiana* (I), *H. selago* (J). Patterns of cell segmentation in successive merophytes of the single apical initial in *P. aquilinum* (K), *D. carthusiana* (L), *A. filix-femina* (M) and *S. kraussiana* (N). In Figs. K–N, the borders of separate merophytes are denoted with solid line, the borders of cells belonging to one merophyte – with dashed line. Here and in Figs. 3–7: AI – apical initial (or initials), SI – surface prismatic initials, SSI – subsurface initials, CZ – cup zone, LAC – leaf apical cell, LP – leaf primordia, pith – pith, cx – cortex, pc – procambium, CNZ – central part, PZ – peripheral part of the shoot apical meristem. In ferns, the surface initials that have divided periclinally once (SI1), twice (SI2) or thrice (SI3) are marked by different tones of blue color, M1–M4 – successive merophytes, with numbers denoting the sequence. Scale bars, μm: A–N – 50.

На продольном срезе симплексной апикальной меристемы *H. selago* в поверхностном слое различимы четыре–восемь относительно крупных призматических апикальных инициалей (рис. 2 E, J). С ними граничат сходные по длине антиклинальных стенок, но более узкие призматические клетки, образующие зону поверхностных инициалей. Под апикальными инициалями располагаются восемь–четырнадцать изодиаметрических клеток, образующих зону подповерхностных инициалей. Поскольку границу между апикальными и остальными поверхностными инициалями провести нелегко, симплексную меристему споровых растений обычно подразделяют (Stevenson, 1976; Evkaikina et al., 2017) на центральную зону, образованную апикальными инициалями и их ближайшими производными, и периферическую, в которой образуются листья (рис. 2E, 2J). Чашевидная зона в апикальной меристеме *H. selago* отсутствует.

В моноплексных апикальных меристемах плауновидного *S. kraussiana* (рис. 2 D, I, N) и изученных папоротниковидных (рис. 2 A–C, F–H, K–M) образование листа начинается с появления в поверхностном слое апикальной клетки листа. В симплексной апикальной меристеме плауновидного *H. selago* листья образуются путем пролиферации группы поверхностных и подповерхностных клеток (рис. 2 E, 2 J).

Ультраструктура клеток апикальных меристем

Плауновидные

Selaginella kraussiana

На продольном срезе апикальной инициали *S. kraussiana* различимы несколько десятков мелких вакуолей, большая часть которых расположена у наружной клеточной стенки. Некоторые вакуоли – прозрачные; в других имеются конденсированные электронноплотные включения (рис. 3 A, B). Ядро, в котором различимо четко оформленное ядрышко, располагается в нижней части клетки. Пластиды вытянутой формы, с неразвитой тилакоидной системой сосредоточены преимущественно вокруг ядра (рис. 3 A, B). В околоядерной цитоплазме располагаются немногочисленные скопления липидных капель (рис. 3 D).

По морфологии и расположению вакуолей, ядра, наличию в ядре четко оформленного ядрышка, наличию липидов в околоядерной цитоплазме апикальная инициаль *S. kraussiana* сходна с поверхностными и подповерхностными инициалями из граничащих с ней мерофитов (M1–M2, рис. 2 N; рис. 3 A, G). Пластиды в поверхностных инициалях отличаются от пластид в апикальной инициали удлиненной формой, наличием выростов и развитой тилакоидной системой с единичными гранами (рис. 3 C). В некоторых пластидах присутствуют единичные крахмальные зерна и пластоглобулы.

Поверхностные инициали, относящиеся к третьему–четвертому мерофитам (M3–M4, рис. 2 N) имеют ряд ультраструктурных отличий от апикальной инициали и ее ближайших производных: ядро располагается в центральной части клетки, число вакуолей уменьшается, но они становятся более крупными (рис. 3 F); пластиды приобретают сильно вытянутую форму, в них различимы множественные пластоглобулы. Таким образом, хотя неравные периклинальные деления поверхностных инициалей у *S. kraussiana* не сопровождаются уменьшением длины их антиклинальных стенок, по мере удаления от апикальной клетки в них наблюдаются изменения ультраструктуры.

В стенках апикальной инициали *S. kraussiana* и граничащих с ней поверхностных и подповерхностных инициалей выявлено большое количество неветвящихся плазмодесм (рис. 4 A).

Апикальная клетка листа сходна с апикальной инициалью побега по форме и длине антиклинальных стенок (рис. 3 E, F). Однако эти клетки различаются по местоположению ядра: вблизи наружной клеточной стенки у первой и в нижней части клетки у последней. Апикальная клетка листа отличается от апикальной инициали побега значительно меньшим количеством вакуолей и дифференцированными пластидами, хотя со слабо развитой тилакоидной системой и электронноплотными включениями.

Huperzia selago

Апикальные инициали вытянуты вдоль оси побега. По визуальной оценке степень их вакуолизации *H. selago* (рис. 5 A) несколько ниже, чем у апикальной инициали *S. kraussiana* и ее ближайших производных. Немногочисленные мелкие вакуоли сосредоточены преимущественно у наружной и внутренней клеточных стенок. В центре апикальных инициалей располагаются крупные относительно общего объема клеток, вытянутые вдоль оси клеток ядра с диффузным хроматином и одним-двумя мелкими ядрышками (рис. 5 A). В апикальных инициалях *H. selago* встречаются более крупные, чем в апикальной инициали *S. kraussiana*, липидные капли (рис. 5 B, C). Пластиды округлой формы с одиночными тилакоидами, небольшим количеством пластоглобул и одиночными крахмальными зернами (рис. 5 B) располагаются преимущественно в верхней и нижней частях апикальных инициалей – выше и ниже центрально расположенного ядра (рис. 5 A).

Хотя периклинальные деления поверхностных инициалей *H. selago* не сопровождаются укорочением антиклинальных стенок (рис. 2 E, J), клетки этой зоны не однородны по ультраструктуре. Поверхностные инициали, относящиеся к центральной зоне, сходны по ультраструктуре с апикальными инициалями (рис. 5A, F). Клетки поверхностных инициалей, расположенных в периферической зоне апикальной меристемы, у́же, чем в центральной, ядро в них приобретает округлую форму, ядрышко становится более крупным и занимает центральное положение (рис. 5 D). Увеличивается количество пластид и они равномерно распределяются вокруг ядра. Число вакуолей увеличивается, в них появляются электронноплотные включения; увеличивается размер липидных капель (рис. 5 D).

Клетки зоны подповерхностных инициалей отличаются от апикальных инициалей только изодиаметрической формой, округлой формой ядра и равномерным распределением вакуолей (рис. 2 E, J).

В стенках апикальных инициалей *H. selago* существенно меньше плазмодесм (рис. 4 B), чем у *S. kraussiana*. Преобладают ветвящиеся Н- и У-образные плазмодесмы, однако наряду с ними встречаются и одиночные неветвящиеся, а также слепо заканчивающиеся в клеточных стенках плазмодесмы, не образующие сквозного канала.

Клетки образующегося листового зачатка по ультраструктуре более сходны с апикальными инициалями, чем с окружающими их поверхностными инициалями (рис. 5 E, F).

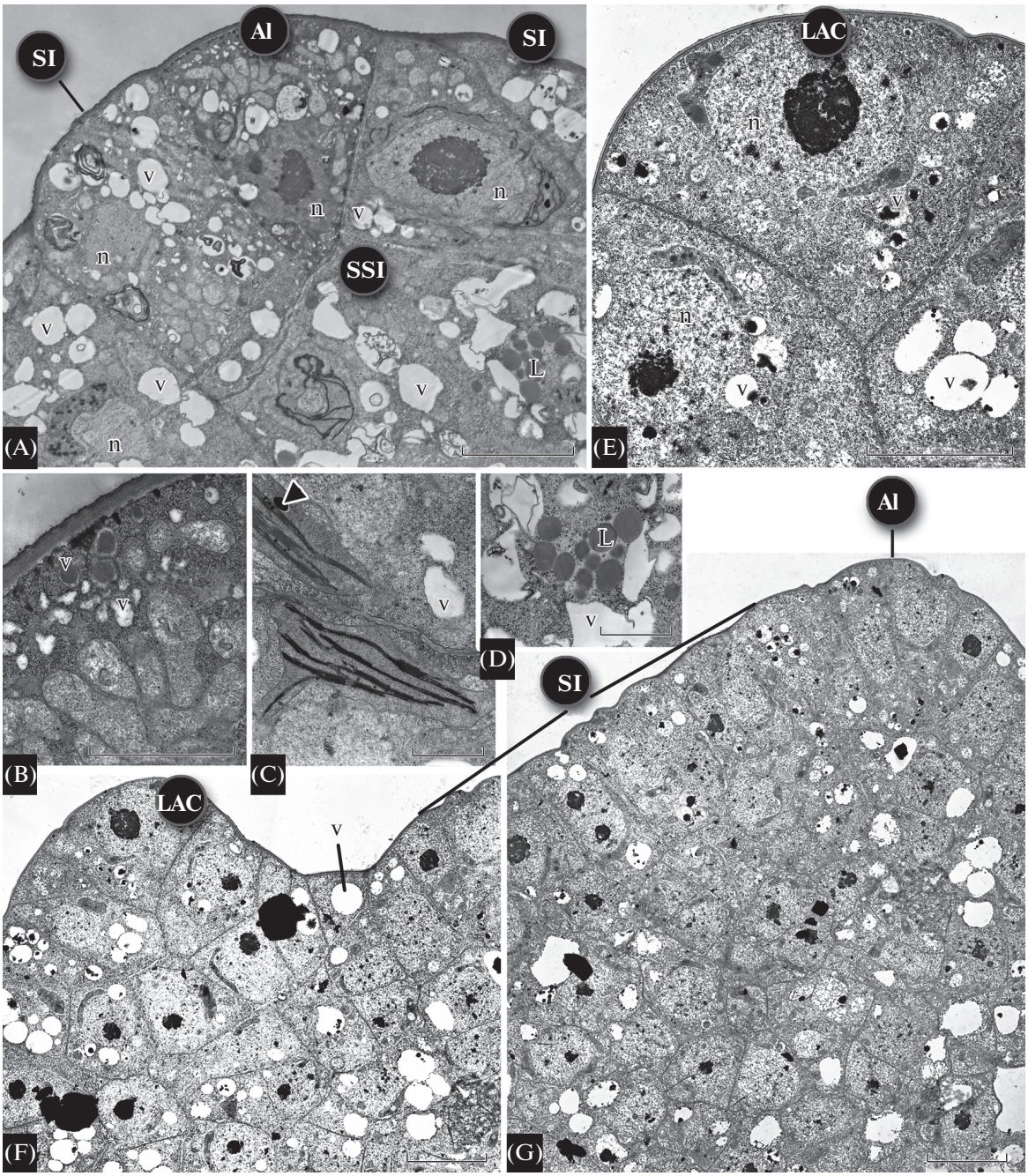


Рис. 3. Ультраструктура клеток апикальной меристемы плауновидного *Selaginella kraussiana*.

A – продольный срез апикальной меристемы, проходящий через тетраэдрическую апикальную инициаль, поверхностные и подповерхностные клетки, входящие в состав первого и второго мерофитов (M1, M2 на рис. 2N); B – фрагмент наружной части апикальной инициали; C – пластиды в поверхностной инициали; D – липиды в апикальной инициали; E – продольный срез листового зачатка и апикальной клетки листа; F, G – продольные срезы апикальной меристемы, проходящие через апикальную, поверхностные и подповерхностные инициали и зачаток листа. L – липидные капли, n – ядро, v – вакуоль; треугольники указывают на пластиды. Остальные обозначения, как на рис. 2. Масштабные линейки, мкм: A, E, F, G – 20, B – 5, C, D – 0.5.

Fig. 3. Ultrastructure of the shoot apical meristem cells of lycophyte *Selaginella kraussiana*.

A – longitudinal section through the single apical initial surface and subsurface initials belonging to the first and the second merophytes (M1, M2 in Fig. 2N), B – fragment of the outer part of the apical initial; C – plastids in the surface initial; D – lipids in the apical initial; E – longitudinal section through the leaf primordium and the leaf apical cell; F, G – longitudinal section through the single apical initial, surface, subsurface initials and the leaf primordium. L – lipid droplets, n – nucleus, v – vacuole; arrowheads point to plastids. Scale bars, μm: A, E, F – 20, B – 5, C, D – 0.5.

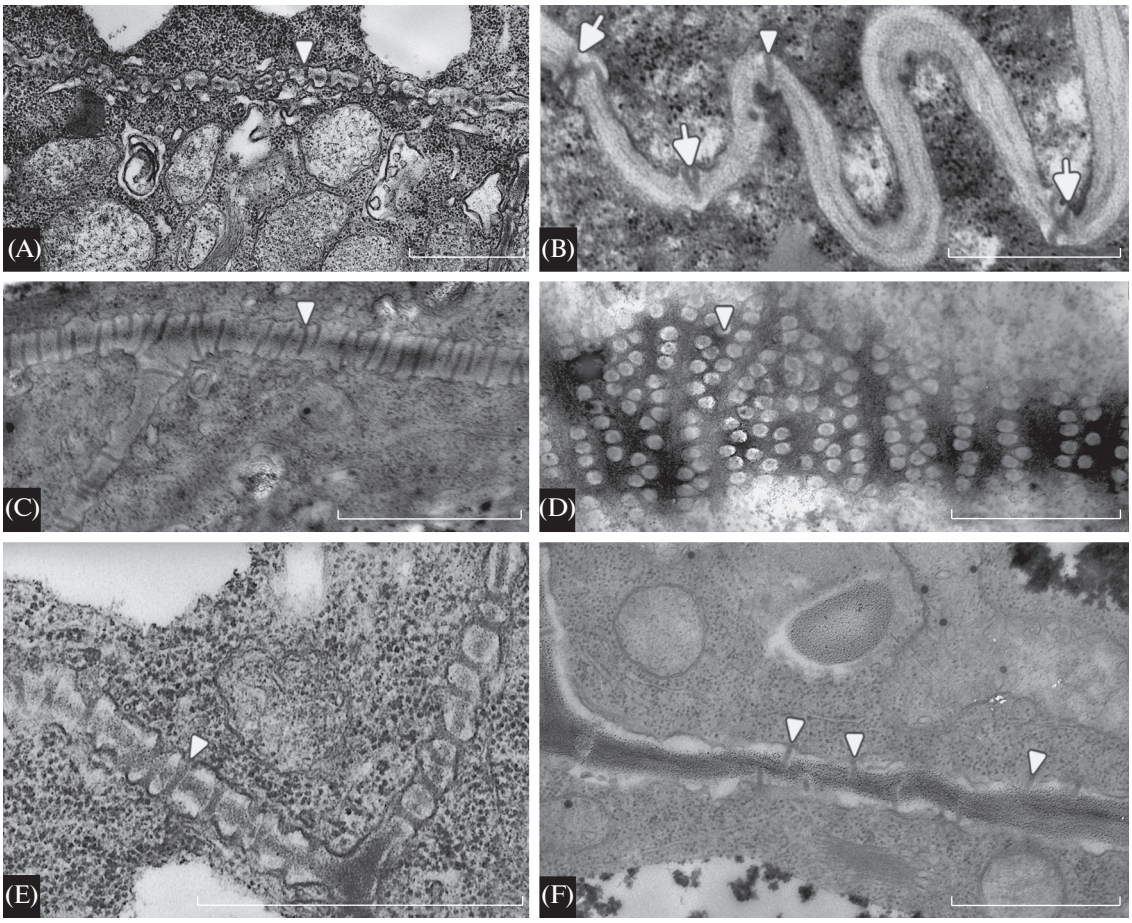


Рис. 4. Плазмодесмы в стенках клеток апикальных меристем.

Фрагменты: антиклинальных стенок апикальных инициалей плауновидных *Selaginella kraussiana* (A) и *Huperzia selago* (B), папоротниковидных *Pteridium aquilinum* (C), *Dryopteris carthusiana* (D) и *Athyrium filix-femina* (E); F – стенки клетки чашевидной зоны *P. aquilinum*. Треугольники указывают на неветвящиеся (A–F), стрелки – на ветвящиеся (B) плазмодесмы. Масштабные линейки, мкм: A–F – 1.

Fig. 4. Plasmodesmata in the walls of the cells of the apical meristems with single (A, C–E) and multiple (B) apical initials.

Fragments: of the anticlinal walls of the apical initials of lycophytes *Selaginella kraussiana* (A) and *Huperzia selago* (B), ferns *Pteridium aquilinum* (C), *Dryopteris carthusiana* (D) and *Athyrium filix-femina* (E); the cell wall of *P. aquilinum* cup zone cell (F). Arrowheads point to the unbranched (A–F) and arrows to the branched (B) plasmodesmata. Scale bars, μm: A–F – 1.

Папоротниковидные (*P. aquilinum*, *D. carthusiana* и *A. filix-femina*)

Апикальные инициали в меристемах всех трех изученных видов папоротниковидных обладают сходными ультраструктурными особенностями. Наиболее заметная из них – существенно более высокая степень вакуолизации, чем у обоих плауновидных. На продольных срезах апикальных инициалей *P. aquilinum* (рис. 6 A), *D. carthusiana* (рис. 7 A) и *A. filix-femina* (рис. 8 A) цитоплазма располагается вокруг ядра, по периметру клеточной стенки, а также в форме узких тяжей, соединяющих околоядерную цитоплазму с пристенной. Апикальные инициали различаются по морфологии вакуолей: у *P. aquilinum* они равномерно заполнены электронноплотными хлопьями (рис. 6 A), а у других папоротниковидных тонопласт со стороны полости вакуолей обрамлен электронноплотным веществом, более-менее равномерным у *D. carthusiana* (рис. 7 A), и имеющим вид отдельных глобул у *A. filix-femina* (рис. 8 A). Ядро располагается в нижней части клетки и имеет два ядрышка (рис. 6 A). В апикальной инициали изученных папоротниковидных присутствует существенно большее, чем у обоих плауновидных, количество липидных капель, сконцентрированных у *P. aquilinum* вдоль наружной стенки (рис. 6 E) или образующих скопления вдоль антиклинальных стенок (рис. 6 G), а у *D. carthusiana* и *A. filix-femina* (рис. 8 E) расположенных более или менее равномерно вдоль антиклинальных стенок. В пластидах, имеющих слабо

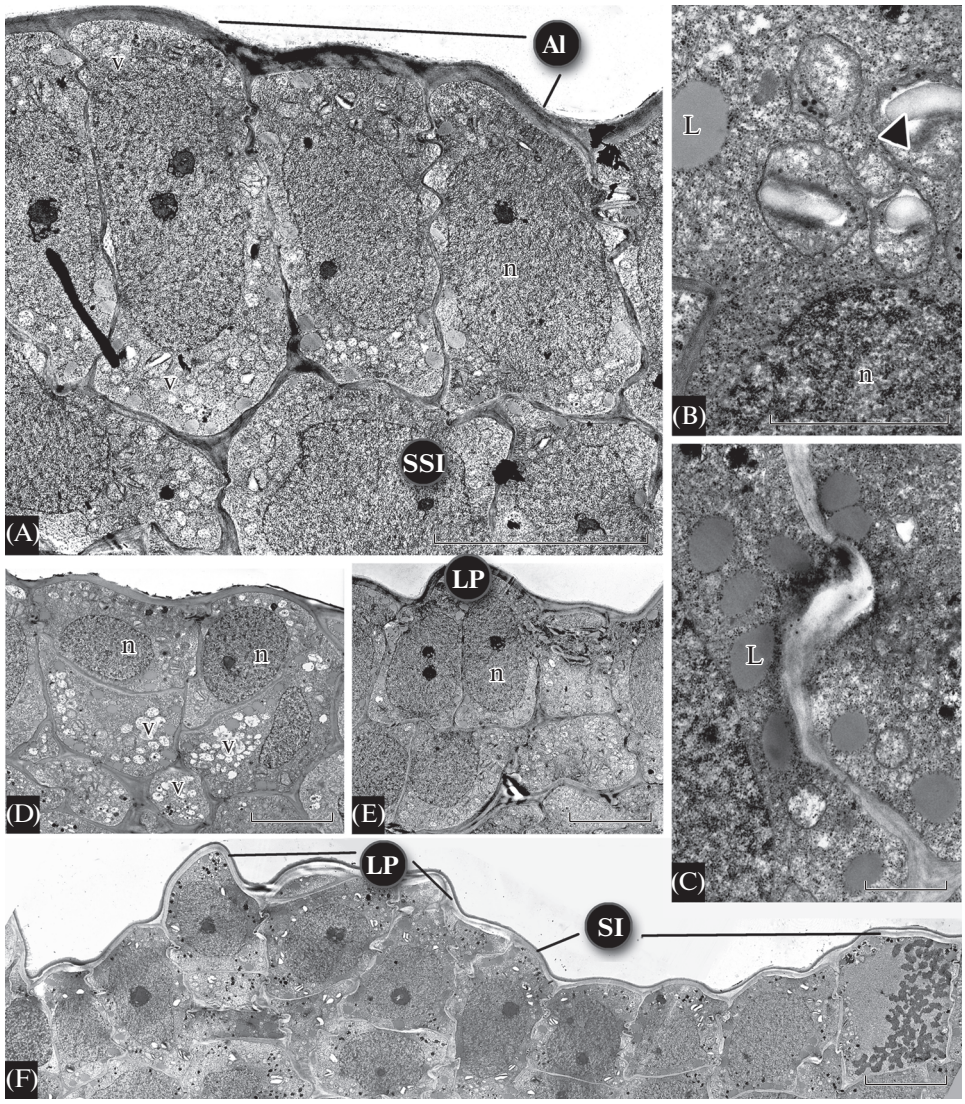


Рис. 5. Ультраструктура клеток апикальной меристемы плауновидного *Huperzia selago*.

A – продольный срез апикальной меристемы, проходящий через апикальные инициали и их подповерхностные производные; B, C – фрагменты околоядерной цитоплазмы одной из апикальных инициалей; D – продольный срез через клетки, расположенные в периферической зоне апикальной меристемы; E – продольный срез клеток образующегося листового зачатка, F – фрагмент поверхностного слоя апикальной меристемы, включающий апикальные инициали, поверхностные инициали и клетки листового зачатка. Обозначения, как на рис. 2, 3. Масштабные линейки, мкм: A, D–F – 20, B, C – 5.

Fig. 5. Ultrastructure of the shoot apical meristem cells of lycophyte *Huperzia selago*.

A – longitudinal section through the apical initials and their subsurface derivatives; B, C – fragments of the perinuclear cytoplasm of the AI, D – longitudinal sections through the cells of the peripheral zone of the SAM; E – longitudinal sections through the cells of emerging leaf primordium, F – fragment of the surface layer of the apical meristem that includes apical initials, surface initials and the cells of leaf primordium. See Figs. 2, 3 for symbols. Scale bars, μm: A, D–F – 20, B, C – 5.

развитую тилакоидную систему и лежащих у *P. aquilinum* преимущественно вокруг ядра (рис. 6 F), а у *D. carthusiana* (рис. 7 A) и *A. filix-femina* (рис. 8 A) – в цитоплазматических тяжах, находится большое количество крупных крахмальных зерен (рис. 6 H) и небольшое количество пластоглобул.

У всех изученных папоротниковидных поверхностные инициали, входящие в состав ближайших к апикальной инициали мерофитов (M1, M2 на рис. 2K–M, рис. 6 A, рис. 7 A, рис. 8 A), сходны с ней по ультраструктуре. Для этих клеток также характерны высокая степень вакуолизации, присутствие большого количества липидных капель и крахмальных зерен в пластидах (рис. 7 D, рис. 8 E, F). Их внутриклеточная локализация сходна с таковой в апикальной инициали.

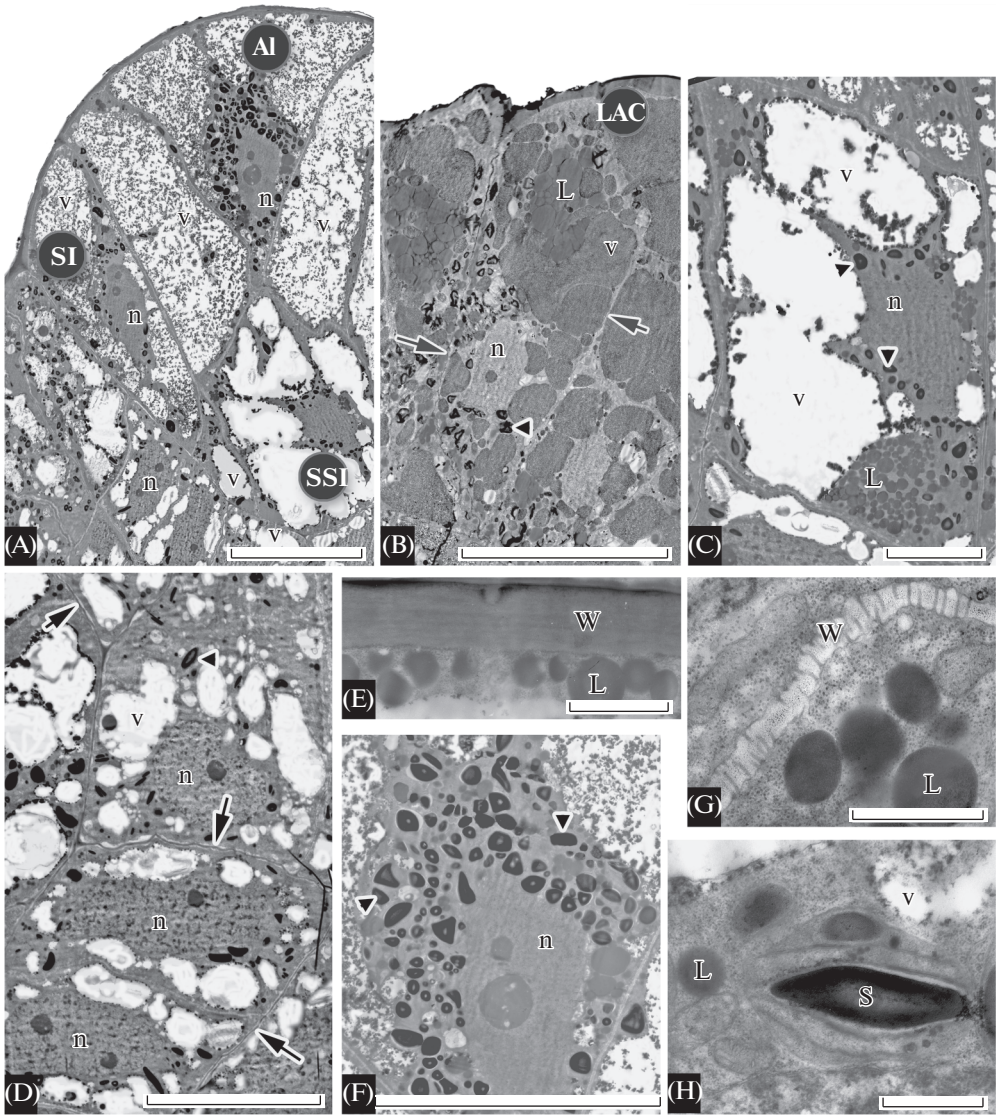


Рис. 6. Ультраструктура клеток апикальной меристемы папоротниковидного *Pteridium aquilinum*.

A – продольный срез апикальной меристемы, проходящий через апикальную, поверхностные и подповерхностные инициали, входящие в состав первого и второго мерофитов (M1, M2 на рис. 2K); B – продольный срез поверхностных инициалей, относящихся третьему мерофиту (M3 на рис. 2K) и, вероятно, включающих апикальную клетку листа; C – фрагмент подповерхностной клетки, принадлежащей первому мерофиту (M1 на рис. 2K); D – продольный срез клеток чашевидной зоны; фрагменты апикальной инициали: наружная клеточная стенка (E), ядро и околоядерная цитоплазма (F), антиклинальная стенка (G), околоядерная цитоплазма (H). s – крахмальное зерно; w – клеточная стенка. стрелки указывают на клеточные стенки. Остальные обозначения, как на рис. 2, 3. Масштабные линейки, мкм: A, B, F – 20, C, D – 10, E – 1, G, H – 0.5.

Fig. 6. Ultrastructure of the shoot apical meristem cells of fern *Pteridium aquilinum*.

A – longitudinal section through the single apical initial, surface and subsurface initials, that belong to the first and the second merophytes (M1 and M2 in Fig. 2K); B – longitudinal section through the peripheral part of the surface initials zone, that belong to the third merophyte (M3 in Fig. 2K) and presumably include the leaf apical cell (LAC in Fig. 2K); C – fragments of the subsurface initial from the first merophyte (M1 in Fig. 2K); D – longitudinal section through the cup zone cells; fragments of the apical initial: external wall (E), nucleus and perinuclear cytoplasm (F), anticlinal wall (G), perinuclear cytoplasm (H). w – cell wall, s – starch grains; arrows point to cell walls. See Figs. 2, 3 for the other symbols. Scale bars, μm: A, B, F – 20, C – 10, E – 1, G, H – 0.5.

У всех поверхностных инициалей *P. aquilinum*, *D. carthusiana* и *A. filix-femina* ядра располагаются в нижней части клетки (рис. 6 A, B, рис. 7 B, рис. 8 A, B), что указывает на неравный характер их периклинальных делений. В то же время периклинальные деления поверхностных инициалей, относящихся к третьему и четвертому мерофитам (M3, M4 на рис. 2 K–M), сопровождаются изме-

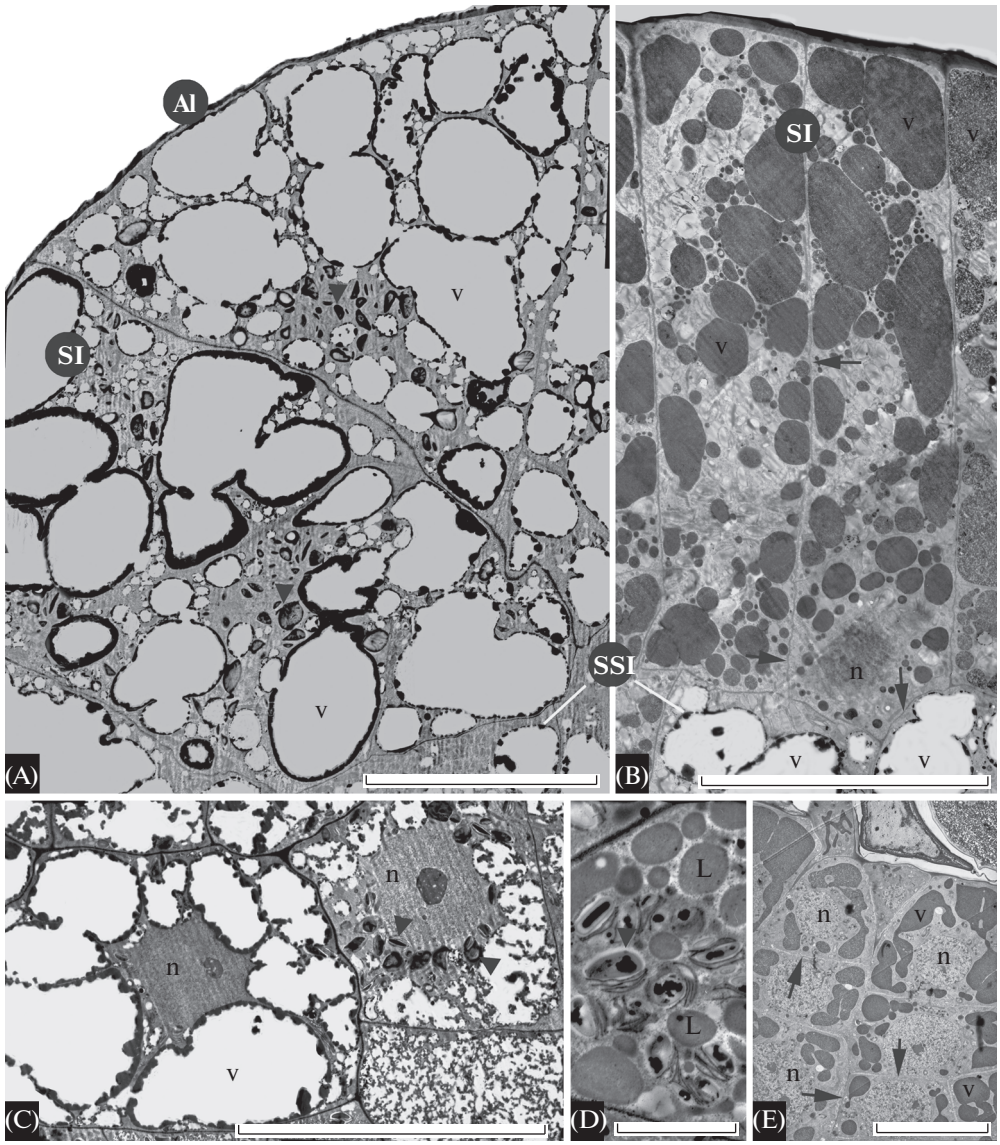


Рис. 7. Ультраструктура клеток апикальной меристемы папоротниковидного *Dryopteris carthusiana*.

A – продольный срез апикальной меристемы, проходящий через апикальную инициаль, поверхностные и подповерхностные клетки, входящие в состав первого и второго мерофитов (M1, M2 на рис. 2L); B – продольный срез клеток зоны поверхностных инициалей, относящихся к третьему или четвертому мерофиту (M3 или M4 на рис. 2L), C – продольный срез клеток зоны подповерхностных инициалей, относящихся ко второму или третьему мерофиту (M2 или M3 на рис. 2L); D – фрагмент околоядерной цитоплазмы поверхностной инициали; E – продольный срез клеток чашевидной зоны, входящих в состав четвертого мерофита (M4 на рис. 2L). Обозначения, как на рис. 2, 3, 6. Масштабные линейки, мкм: A–C, E – 20, D – 1.

Fig. 7. Ultrastructure of the shoot apical meristem cells of fern *Dryopteris carthusiana*.

A – longitudinal section through the single apical initial, surface and subsurface initials, that belong to the first and the second merophytes (M1 or M2 in Fig. 2L); B – longitudinal section through the peripheral part of the surface initials zone, that belong to the third or the fourth merophyte (M3 or M4 in Fig. 2L); C – longitudinal section through the subsurface initials, that belong to the second or the third merophyte (M2 or M3 in Fig. 2L); D – fragment of the perinuclear cytoplasm of the surface initial; E – longitudinal section through the cup zone cells, that belong to the fourth merophyte (M4 in Fig. 2L). See Figs. 2, 3, 6 for symbols. Scale bars, μm: A–C, E – 20, D – 1.

нениями их ультраструктуры. В вакуолях этих поверхностных инициалей увеличивается количество содержимого, более электронноплотного у *P. aquilinum* и *D. carthusiana* (рис. 6 B, рис. 7 B) и зернистого у *A. filix-femina* (рис. 8 B). Число ядрышек в ядрах у *A. filix-femina* (рис. 8 B) увеличивается до трех. Липидные капли заметно увеличиваются в количестве и размерах (рис. 6 B, 8 B) и сосредоточены в цитоплазме, преимущественно у наружных клеточных стенок. Пластиды с крах-

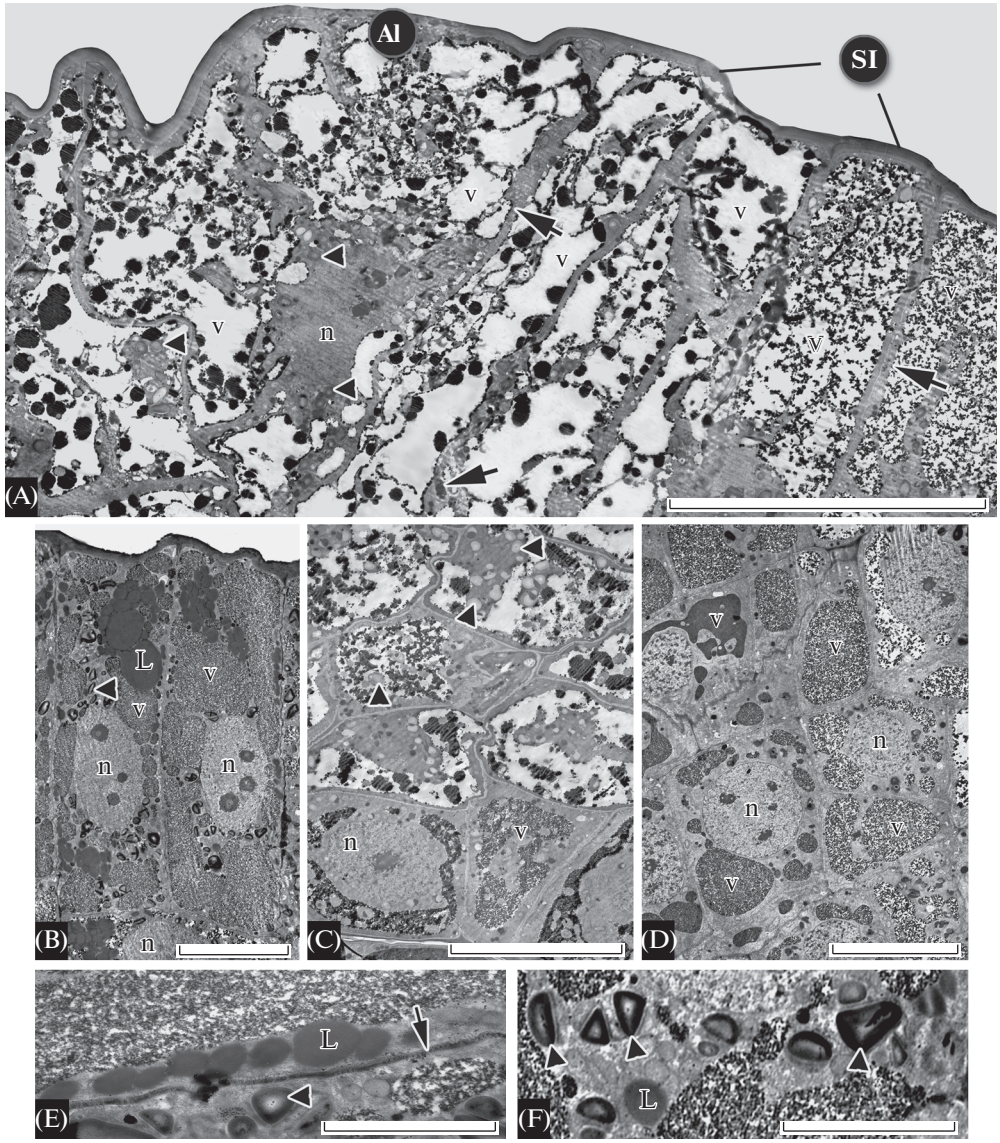


Рис. 8. Ультраструктура клеток апикальной меристемы папоротниковидного *Athyrium filix-femina*.

A – продольный срез апикальной меристемы, проходящий через апикальную инициаль и поверхностные клетки, входящие в состав первого и второго мерофитов (M1, M2 на рис. 2M), B – продольный срез периферической части клеток зоны поверхностных инициалей, относящихся к третьему или четвертому мерофиту (M3 или M4 на рис. 2M); C – продольный срез подповерхностных клеток, входящих в состав второго или третьего мерофитов (M2 или M3 на рис. 2M); D – продольный срез клеток чашевидной зоны, входящих в состав четвертого мерофита (M4 на рис. 2M); E – фрагмент антиклинальной стенки и пристенной цитоплазмы двух соседних поверхностных инициалей; F – фрагмент околоядерной цитоплазмы поверхностной инициали. Обозначения, как на рис. 2, 3, 6. Масштабные линейки, мкм: A, B – 20, C, D – 10, E, F – 1.

Fig. 8. Ultrastructure of the shoot apical meristem cells of fern *Athyrium filix-femina*.

A – longitudinal section through the single apical initial and surface initials, that belong to the first and the second merophytes (M1, M2 in Fig. 2M); B – longitudinal section through the peripheral part of the surface initials (SI) zone, that belong to the third or the fourth merophyte (M3 or M4 in Fig. 2 M); C – longitudinal section through the subsurface initials, that belong to the second or the third merophyte (M2 or M3 in Fig. 2M), D – longitudinal section through the cup zone cells, that belong to the fourth merophyte (M4 in Fig. 2M); E, F – fragments of the anticlinal wall and cortical cytoplasm of two neighbouring surface initials. See Figs. 2, 3, 6 for symbols. Scale bars, μm: A, B – 20, C, D – 10, E – 1, F – 0.5.

мальными зернами более или менее равномерно распределены по цитоплазме (рис. 6 B, 8 F).

Подповерхностные инициали всех изученных папоротниковидных сходны с поверхностными по степени вакуолизации, наличию большого количества крахмала в пластидах и липидов в цитоплазме, но отличаются от них изодиаметрической формой, центральным положением ядра, мень-

шим размером липидных капель, локализацией пластид не в околоядерной, а в пристенной цитоплазме (рис. 6 C, рис. 7 C, рис. 8 C).

Большая часть клеток, входящих в состав четвертого мерофита *P. aquilinum*, *D. carthusiana* и *A. filix-femina* (M4 на рис. 2 K–M) образовалась в результате трех или более периклинальных делений поверхностных инициалей и относится к чашевидной зоне. Поверхностные и подповерхностные клетки чашевидной зоны сходны между собой по ультраструктуре. Они существенно менее вакуолизированы, чем поверхностные и подповерхностные инициали: десять и более мелких вакуолей равномерно располагаются вокруг ядра, занимающего центральное положение в клетке (рис. 6 D, рис. 7 E, рис. 8 D). Вакуоли *D. carthusiana* и *A. filix-femina* (но не *P. aquilinum*) заполнены электронноплотным содержимым, сходным с содержимым вакуолей поверхностных инициалей, входящих в состав третьего и четвертого мерофитов этих папоротников. Липидные капли в цитоплазме и пластиды с крахмальными зернами отсутствуют или единичны.

Характерной особенностью всех изученных папоротниковидных является присутствие в стенках апикальной инициали и граничащих с ней поверхностных и подповерхностных инициалях большого количества неветвящихся плазмодесм (рис. 4 C–E). У *P. aquilinum* (рис. 4 C) и *A. filix-femina* (рис. 4 E) плазмодесмы равномерно распределены по всей длине клеточных стенок, а у *D. carthusiana* (рис. 4 D) сгруппированы в плазмодесменные поля. На примере *P. aquilinum* выявлено, что плотность распределения плазмодесм снижается по мере смещения клеток от апикальной инициали. Так, в стенках клеток чашевидной зоны, относящихся к четвертому мерофиту, плотность плазмодесм существенно ниже, чем в стенках апикальной инициали и ее ближайших производных (рис. 4 F, рис. 9).

Апикальная клетка листа *P. aquilinum* по форме напоминает апикальную инициаль побега, но по электронноплотному содержимому вакуолей, большим количеству и размерам липидных капель и их локализации в наружной части клетки сходна с окружающими ее поверхностными инициалями, относящимися к третьему мерофиту (рис. 6 B).

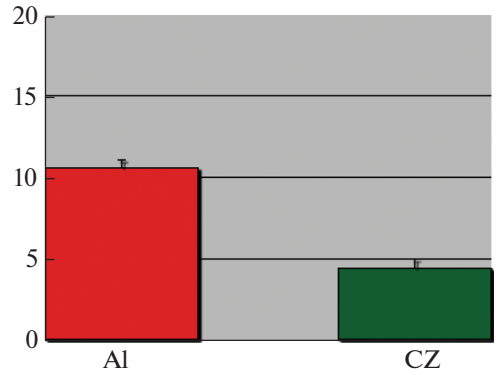


Рис. 9. Плотность распределения плазмодесм у *Pteridium aquilinum*. По оси ординат обозначено число плазмосдесм на 1 мкм клеточной стенки. Обозначения как на рис. 2

Fig. 9. Density of plasmodesmata distribution in *Pteridium aquilinum*. Number of units per 1 μm of the cell wall are plotted on the Y-axis. See Fig. 2 for symbols.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование позволило дополнить характеристику апикальных меристем моноплексного и симплексного типов в рамках разработки вопроса об исходном для высших растений типе апикальной меристемы побега.

Выявленная в моноплексной апикальной меристеме папоротниковидных *D. carthusiana*, *A. filix-femina* и *P. aquilinum* сильная вакуолизация апикальной инициали и ее ближайших производных не типична для клеток апикальной меристемы семенных растений (Cecich, 1977; Imaichi, Hiratsuka, 2007; Rogge-Renner et al., 2013), но характерна для меристематических клеток их камбиальной зоны (Gunning, 1978; Catesson, 1994; Gunning, Steer, 1996; Prislan et al., 2013; Fischer et al., 2019). В то же время клетки моноплексной апикальной меристемы плауновидного *S. kraussiana* характеризуются меньшей степенью вакуолизации и более сходны по этому признаку с апикальными инициалями симплексных меристем плауновидного *H. selago* и голосеменных растений (Owston, 1969; Cecich, 1977; Imaichi, Hiratsuka, 2007; Rogge-Renner et al., 2013), чем с папоротниковидными.

На примере некоторых папоротниковидных показано, что вакуолизация апикальной инициали увеличивается с возрастом (Michaux, 1971; Gunning, 1978; Gifford, 1983; Michaux-Ferrière, Hallet, 1985), что интерпретируется как признак “старения”, приводящий, в конце концов, к прекращению ее функционирования (Gunning, 1978). В то же время известно, что у папоротниковидных с моноплексной апикальной меристемой “старая” апикальная инициаль время от времени заменяется двумя новыми, что приводит к дихотомическому ветвлению побегов. Высказано предположение, что вновь возникающие апикальные инициали менее вакуолизированы, чем “старая” и служат для продолжения апикального роста (Romanova, Borisovskaya, 2004; Romanova et al., 2010). Однако в настоящем исследовании выявлено, что регулярно заменяющиеся апикальные инициали папоротниковидных *P. aquilinum* и *A. filix-femina* с дихотомически ветвящимися по-

бегами, и не заменяющиеся у *D. carthusiana* с неветвящимися побегами не отличались по степени вакуолизации. Не было выявлено снижения вакуолизации при замене апикальных инициалей также при дихотомическом ветвлении побегов папоротниковидного *sensu lato Psilotum nudum* (Naumenko, Romanova, 2008). С другой стороны, апикальная инициаль и ее производные в моноплексной меристеме плауновидного *S. kraussiana*, дихотомическое ветвление побегов которой также происходит в результате замены апикальных инициалей (Jernstedt et al., 1992; Harrison et al., 2007; Spencer et al., 2020), менее вакуолизированы, чем у папоротниковидных. Таким образом и у некоторых папоротниковидных, и у плауновидных апикальные инициали могут сменять друг друга, но у первых они сильно вакуолизированы, а у вторых нет. Можно предположить, что снижение вакуолизации при замене апикальных инициалей не характеризует все растения с моноплексной апикальной меристемой.

У апикальной инициали и ее ближайших производных изученных папоротниковидных выявлено накопление крахмала в пластидах вокруг ядра и липидных капель в цитоплазме. Эти признаки в апикальной меристеме семенных указывают на состояние сезонного покоя (Koteeva, 1997; Rinne, van der Schoot, 2004; van der Schoot et al., 2014; Guzicka et al., 2018), но характерны для активно делящихся клеток камбиальной зоны семенных растений (Gunning, 1978; Catesson, 1994; Gunning, Steer, 1996; Prislan et al., 2013; Fischer et al., 2019). Сходное строение клеток моноплексной апикальной меристемы папоротниковидных и камбиальной зоны может свидетельствовать о преобладании фазы пролиферативного покоя над фазой деления в обоих типах меристем. Меньшее содержание крахмала и липидов в моноплексной и симплексной меристемах изученных плауновидных, сходное с апикальными меристемами семенных растений (Cecich, 1977; Imaichi, Hiratsuka, 2007; Rogge-Renner et al., 2013), может быть связано с более активной пролиферацией их клеток и, как следствие, образованием существенно большего (несколько десятков ежегодно), чем у папоротниковидных (от одного до двадцати в год) числа листьев.

Выявленная в настоящем исследовании ультраструктурная неоднородность поверхностных инициалей папоротниковидных *D. carthusiana*, *A. filix-femina* и *P. aquilinum*, в которых произошло разное число периклинальных делений, подтверждает ранее установленную связь этих делений с функциональным изменением клеток (Romanova et al., 2010). Так, известно, что новые апикальные инициали, появление которых приводит к дихотомическому ветвлению побегов, образуются из поверхностных клеток, в которых произошло одно периклинальное деление, апикальные клетки листьев – из клеток, претерпевших два периклинальных деления (Romanova et al., 2010). Поверхностные инициали, которые после третьего периклинального деления переходят в чашевидную зону, не способны к образованию органов (Romanova et al., 2010), но активно делятся, обеспечивая нарастание побегов. Эти клетки не только уменьшаются в размерах, но изменяют свое строение: характеризуются меньшей степенью вакуолизации, снижением содержания липидов в цитоплазме и крахмала в пластидах или их отсутствием и сходны по ультраструктуре с клетками апикальной меристемы семенных растений (Gunning, Steer, 1996). Таким образом, особенность меристем папоротниковидных в том, что листья образуются в них из более крупных и вакуолизированных клеток, а не из более мелких и менее вакуолизированных, как у семенных растений (Gunning, Steer, 1996). В отличие от папоротниковидных, все поверхностные инициали плауновидных *S. kraussiana* с моноплексной и *H. selago* с симплексной апикальной меристемой сходны между собой по ультраструктуре. Они менее вакуолизированы, характеризуются незначительным содержанием крахмала и липидов, но также способны образовывать листья. Это показывает, что изменение структуры поверхностных инициалей в результате периклинальных делений характеризует моноплексную апикальную меристему папоротниковидных, но не плауновидных.

В настоящем исследовании у трех видов папоротниковидных и плауновидного *S. kraussiana* с моноплексной апикальной меристемой выявлено большое количество исключительно неветвящихся плазмодесм в стенках апикальной инициали и ближайших к ней клеток. На примере папоротниковидного *P. aquilinum* показано, что плотность распределения плазмодесм в клеточных стенках снижается по мере удаления клеток от апикальной инициали. Это снижение может быть следствием двум различных процессов. Плотность плазмодесм в антиклинальных стенках клеток, расположенных по внешней границе мерофитов уменьшается в результате того, что границы мерофитов “растягиваются” (то есть удлиняются) по мере деления их клеток (сравн. M1–M4 на рис. 2 K–M), а новые (пост-цитокинетические) плазмодесмы в них не образуются (Cooke et al., 1996; Romanova, Jernstedt, 2005; Imaichi, Hiratsuka, 2007). Наличие меньшего количества плазмодесм в стенках вновь образующихся в данном мерофите клеток свидетельствует о том, что количество образующихся первичных (цитокинетических) плазмодесм по мере удаления мерофитов от апикальной инициали снижается. В стенках клеток симплексной апикальной меристемы плауновидного *H. selago* присутствуют как неветвящиеся, так и ветвящиеся Н- и У-образные плазмодесмы. Их плотность существенно ниже,

чем в моноплексной апикальной меристеме. Отсутствие видимых различий в плотности распределения плазмодесм между стенками клеток разных зон может свидетельствовать о наличии у *H. selago* механизма пост-цитокинетического формирования плазмодесм. Таким образом, морфология и плотность плазмодесм коррелируют с числом апикальных инициалей в меристеме, но не таксоноспецифичны, так как первичные плазмодесмы характерны и для плауновидного *S. kraussiana*, и для изученных папоротниковидных. Полученные данные можно рассматривать в качестве дополнительных аргументов в пользу гипотезы о корреляции между числом апикальных инициалей в меристеме и способом (цитокинетическим и пост-цитокинетическим) формирования плазмодесм (Cooke et al., 1996; Imaichi, Hiratsuka, 2007; Evkaikina et al., 2014).

Согласно литературным данным, молекулярно-генетическая регуляция моноплексных меристем папоротниковидных и плауновидных так же, как и их структура, имеет и сходство, и различия. Сходство заключается в том, что и у плауновидных, и у папоротниковидных клетки периферической части моноплексной апикальной меристемы характеризуются экспрессией гомологов генов I класса семейства *KNOX* – маркеров меристематических клеток (Harrison et al., 2005; Sano et al., 2005; Ambrose, Vasco, 2016, 2020; Spencer et al., 2020; Maximova et al., 2021) и генов III класса семейства *HD–Zip* (Prigge, Clark, 2006; Vasco et al., 2016). Особенность экспрессии обоих гомологов по сравнению с цветковыми растениями, у которых она маркирует все клетки апикальной меристемы, в том, что и у плауновидных, и у папоротниковидных она отсутствует в апикальной инициали и клетках ближайших к ней мерофитов. С одной стороны, эти данные подтверждают выявленную в настоящей работе структурную неоднородность поверхностных инициалей в моноплексной апикальной меристеме папоротниковидных. С другой стороны, они показывают, что несмотря на выявленную в настоящей работе структурную однородность, поверхностные инициали *S. kraussiana* неоднородны транскрипционно. Молекулярно-генетическая особенность моноплексной апикальной меристемы плауновидных в том, что наряду с меристем-специфичными генами в ней происходит транскрипция гомолога гена *ARP* – регулятора образования листьев (Harrison et al., 2005; Spencer et al., 2020; Hernández-Hernández et al., 2021), который у папоротниковидных и цветковых растений никогда не экспрессируется в апикальной меристеме. Сравнение транскриптомов клеток моноплексных апикальных меристем плауновидного *S. kraussiana* и папоротниковидного *sensu lato Equisetum arvense* с помощью ДНК-микрочипов показало, что они менее сходны между собой, чем каждый из них с транскриптомом многоклеточной меристемы кукурузы (Frank et al., 2015). Различия транскриптомов, а также различия в экспрессии гомологов *ARP* свидетельствуют о существенных молекулярно-генетических различиях моноплексных апикальных меристем плауновидных и папоротниковидных.

Заслуживает внимания то, что симплексные меристемы как плауновидных, так и голосеменных характеризуются наличием гомологов меристем-специфичных генов *KNOX* (Maximova et al., 2021), “листовых” генов *YABBY* и отсутствием гомологов “листовых” генов *ARP* (Evkaikina et al., 2017; Romanova et al., 2021). Таким образом, симплексная апикальная меристема плауновидного *H. selago* сходна с симплексной апикальной меристемой голосеменных как по изученной в настоящем исследовании структуре клеток, так и по клеточным аспектам образования листьев (Romanova et al., 2010) и по молекулярно-генетической регуляции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящее исследование показало, что наряду с общими чертами в зональности и неравных периклинальных делениях поверхностных инициалей, клетки моноплексных апикальных меристем плауновидного *Selaginella kraussiana* и папоротниковидных *Pteridium aquilinum*, *Dryopteris carthusiana* и *Athyrium filix-femina* различаются по степени вакуолизации, отсутствию/наличию (соответственно) липидов в цитоплазме и крахмала в пластидах вокруг ядра, а также однородности/неоднородности ультраструктуры поверхностных инициалей, которые претерпели разное число периклинальных делений. Ультраструктура клеток апикальных меристем плауновидных *S. kraussiana* и *Huperzia selago* более сходна между собой, чем с таковой папоротниковидных. Таким образом, можно заключить, что структурные особенности клеток моноплексных апикальных меристем плауновидных и папоротниковидных различаются. В то же время выявлены таксоноспецифичные особенности меристематических клеток, то есть признаки, которые отличают клетки апикальных меристем плауновидных и папоротниковидных. Сходство в структуре и молекулярно-генетической регуляции в апикальных меристемах симплексного типа плауновидных и голосеменных растений (Evkaikina et al., 2017; Maximova et al., 2021; Romanova et al., 2021), а также сходный способ заложения листьев в этих группах растений (Romanova et al., 2010) можно рассматривать как аргументы в пользу гипотезы об исходности для высших растений многоклеточной (симплексной) апикальной меристемы. Реверсия к моноплексному структурному типу у некоторых плауновидных (пор. Selaginellales) и

большинства папоротниковидных произошла независимо и, предположительно, явилась следствием утраты у них механизма формирования вторичных плазмодесм (Imaichi, Hiratsuka, 2007; Evkaikina et al., 2014, 2017; Frank et al., 2015). Однако для окончательного разрешения вопроса об исходном для высших растений типе апикальной меристемы необходимы структурные и молекулярно-генетические исследования более широкого круга несеменных растений с разными структурными типами апикальной меристемы побега.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны ведущему научному сотруднику, заведующей лаборатории анатомии и морфологии растений БИН РАН Нурие Каюмовне Котеевой за ценные советы при обсуждении результатов исследования и Петру Александровичу Романову за помощь в подготовке иллюстраций.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда, https://rscf.ru/project/22-24-20049/ в соответствии с соглашением от 25.03.2022 № 22-24-20049 и гранта Научного парка Санкт-Петербургского научного фонда в соответствии с соглашением от 14.04.2022 № 36/2022 с использованием оборудования ресурсного центра “Развитие молекулярных и клеточных технологий” Научного парка Санкт-Петербургского государственного университета и ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ambrose B., Vasco A. 2016. Bringing the multicellular fern meristem into focus. – New Phytol. 210 (3): 790–793. https://doi.org/10.1111/nph.13825

Ambrose B., Vasco A. 2020. Simple and Divided Leaves in Ferns: Exploring the Genetic Basis for Leaf Morphology Differences in the Genus *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae). – Int. J. Mol. Sci. 21 (15): 5180. https://doi.org/10.3390/ijms21155180

Bierhorst D.W. 1971. Morphology of Vascular Plants. New York. 560 p.

Bierhorst D.W. 1977. On the stem apex, leaf initiation and early leaf ontogeny in filicalean ferns. – Am. J. Bot. 64 (2):125–152. https://doi.org/10.2307/2442101

Bowman J.L., Briginshaw L.N., Florent S.N. 2019. Evolution and co-option of developmental regulatory networks in early land plants. – Curr. Top. Devel. Biol. 131: 35–54. https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.10.001

Catesson A.-M. 1994. Cambial Ultrastructure and Biochemistry: Changes in Relation to Vascular Tissue Differentiation and the Seasonal Cycle. – Int. J. Plant Sci. 155 (3): 251–261. https://doi.org/10.1086/297165

Cecich R.A. 1977. An electron microscopic evaluation of cytohistological zonation in the shoot apical meristem of *Pinus banksiana*. – Am. J. Bot. 64 (10): 1263–1271. https://doi.org/10.2307/2442490

Cooke T.D., Tilney M.S., Tilney L.G. 1996. Plasmodesmatal networks in apical meristems and mature structures: geometric evidence for both primary and secondary formation of plasmodesmata. – In: Membranes: specialized functions in plants. Cambridge. P. 471–488.

Evkaikina A.I., Romanova M.A., Voitsekhovskaja O.V. 2014. Evolutionary aspects of non-cell-autonomous regulation in vascular plants: structural background and models to study. – Front. Plant Sci. 5: 31. https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00031

Evkaikina A.I., Berke L., Romanova M.A., Proux-Wéra E., Ivanova A.N., Rydin C., Pawlowski K., Voitsekhovskaja O.V. 2017. The *Huperzia selago* shoot tip transcriptome sheds new light on the evolution of leaves. – Genome Biol. Evol. 9: 2444–2460. https://doi.org/10.1093/gbe/evx169

Fischer U., Kucukoglu M., Helariutta Y., Bhalerao R.P. 2019. The dynamics of cambial stem cell activity. – Annu. Rev. Plant Biol. 70: 293–319. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100402

Frank M.H., Edwards M.B., Schultz E.R., McKain M.R., Fei Z., Sørensen I., Rose J.K.C., Scanlon M.J. 2015. Dissecting the molecular signatures of apical cell–type shoot meristems from two ancient land plant lineages. – New Phytol. 207 (3): 893–904. https://doi.org/10.1111/nph.13407

Gifford E.M. 1983. Concept of apical cells in bryophytes and pteridophytes. – Annu. Rev. Plant Physiol. 34 (1): 419–440.

Gifford E.M., Foster A.S. 1989. Morphology and evolution of vascular plants. New York. 626 p.

Graham L.E., Cook M.E., Busse J.S. 2000. The origin of plants: body plan changes contributing to a major evolutionary radiation. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 97 (9): 4535–4540. https://doi.org/10.1073/pnas.97.9.4535

Gunning B.E.S. 1978. Age–related and origin–related control of the numbers of plasmodesmata in cell walls of developing *Azolla* roots. – Planta. 143: 181–190. https://doi.org/10.1007/BF00387789

Gunning B.E.S., Steer M.W. 1996. Plant Cell Biology: Structure and Function. Massachusetts. 120 p.

Guzicka M., Pawlowski T.A., Staszak A., Rozkowski R., Chmura D.J. 2018. Molecular and structural changes in vegetative buds of Norway spruce during dormancy in natural weather conditions. – Tree Physiol. 38 (5): 721–734. https://doi.org/10.1093/treephys/tpx156

Harrison C.J., Corley S.B., Moylan E.C., Alexander D.L., Scotland R.W., Langdale J.A. 2005. Independent recruitment of a conserved developmental mechanism during leaf evolution. – Nature. 434 (7032): 509–514. https://doi.org/10.1038/nature03410

Harrison C.J., Rezvani M., Langdale J.A. 2007. Growth from two transient apical initials in the meristem of *Selaginella kraussiana*. – Development. 134(5): 881–889. https://doi.org/10.1242/dev.001008

Hernández-Hernández B., Tapia-López R., Ambrose B.A., Vasco A. 2021. *R2R3-MYB* evolution in plants, incorporating ferns into the story. – Int. J. Plant Sci. 182 (1): 1–8.
https://doi.org/10.1086/710579

Imaichi R., Hiratsuka R. 2007. Evolution of shoot apical meristem structures in vascular plants with respect to plasmodesmatal network. – Am. J. Bot. 94 (12): 1911–1921.
https://doi.org/10.3732/ajb.94.12.1911

Jernstedt J.A., Cutter E.G., Gifford E.M., Lu P. 1992. Angle meristem origin and development in *Selaginella martensii*. – Ann. Bot. 69 (4): 351–363.
https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088352

Kenrick P., Crane P.R. 1997. The origin and early evolution of plants on land. – Nature. 389 (6646): 33–39.
https://doi.org/10.1038/37918

Kidston R., Lang W.H. 1920. On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Part III. *Asteroxylon mackiei*, Kidston and Lang. – Trans. R. Soc. Edinb. 52 (03): 643–680.
https://doi.org/10.1017/S0080456800004506

[Koteeva] Котеева Н.К. 1997. Изменение ультраструктуры клеток апикальной меристемы побега *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в годичном цикле. – Бот. журн. 82 (6): 10–23.

Lucas W.J., Bouché–Pillon S., Jackson D.P., Nguyen L., Baker L., Ding B., Hake S. 1995. Selective trafficking of KNOTTED1 homeodomain protein and its mRNA through plasmodesmata. – Science. 270 (5244): 1980–1983.
https://doi.org/10.1126/science.270.5244.1980

Maximova (Evkaikina) A.I., Berke L., Salgado M., Klimova E., Pawlowski K., Romanova M., Voitsekhovskaja O.V. 2021. What can the phylogeny of class I KNOX genes and their expression patterns in land plants tell us about the evolution of shoot development? – Bot. J. Linn. Soc. XX: 1–27.
https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa088

McAlpin B.W., White R.A. 1974. Shoot organization in the Filicales: the promeristem. – Am. J. Bot. 61 (6): 562–579.
https://doi.org/10.2307/2441679

Michaux N. 1971. Durée du cycle mitotique dans le méristème apical du jeune sporophyte du *Pteris cretica* L. CR. – Acad. Sci. Paris. 273: 336–339.

Michaux-Ferrière N., Hallet J.N. 1985. La cellule apicale: son rôle dans le contrôle de l'activité méristématique caulinaire. – Bull. Soc. Bot. Fr. Act. Bot. 132 (1): 49–61.
https://doi.org/10.1080/01811789.1985.10826712

[Naumenko, Romanova] Науменко А.Н., Романова М.А. 2008. Апикальный морфогенез *Psilotum nudum* (Psilotaceae) и *Botrychium lunaria* (Ophioglossaceae). – Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2: 15–27.

Owston P.W. 1969. The shoot apex in eastern white pine: its structure, seasonal development, and variation within the crown. – Can. J. Bot. 47 (7): 1181–1188.

Philipson W.R. 1990. The significance of apical meristems in the phylogeny of land plants. – Plant. Sys. Evol. 173 (1–2): 17–38.

Prigge M., Clark S. 2006. Evolution of the class III HD-Zip gene family in land plants. – Evol. Dev. 8 (4): 350–61.
https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2006.00107.x

Prislan P., Čufar K., Koch G., Schmitt U., Gričar J. 2013. Review of cellular and subcellular changes in the cambium. – IAWA J. 34 (4): 391–407.
https://doi.org/10.1163/22941932-00000032

Rinne P.L.H., van der Schoot C. 2004. Cell-cell communication as a key factor in dormancy cycling. – J. Crop Improv. 10 (1–2): 113–156.
https://doi.org/10.1300/J411v10n01_07

Rogge-Renner G.D., Steiner N., Schmidt É.C., Bouzon Z.L., Farias F.L., Guerra M.P. 2013. Structural and component characterization of meristem cells in *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze zygotic embryo. – Protoplasma. 250 (3): 731–739.
https://doi.org/10.1007/s00709-012-0457-8

Romanova M., Jernstedt J. 2005. Morphogenetic events in the *Ceratopteris richardii* shoot apex. – Fern. Gaz. 17 (4): 204.

[Romanova, Borisovskaya] Романова М.А., Борисовская Г.М. 2004. Принципы структурной организации вегетативного тела папоротников: онтогенетический подход. – Бот. журн. 89 (5): 705–717.

[Romanova et al.] Романова М.А., Науменко А.Н., Евкайкина А.И. 2010. Особенности апикального морфогенеза в разных таксонах несеменных растений. – Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 3: 29–41.

Romanova M.A., Maksimova A.I., Pawlowski K., Voitsekhovskaja O.V. 2021. YABBY Genes in the Development and Evolution of Land Plants. – International Journal of Molecular Sciences. 22 (4139): 1–23.
https://doi.org/10.3390/ijms22084139

Ruzin S.E. 1999. Plant microtechnique and microscopy. New York. 322 p.

Sano R., Juárez C.M., Hass B., Sakakibara K., Ito M., Banks J.A., Hasebe M. 2005. *KNOX* homeobox genes potentially have similar function in both diploid unicellular and multicellular meristems, but not in haploid meristems. – Evol. Dev. 7 (1): 69–78.
https://doi.org/10.1111/j.1525–142X.2005.05008.x

Schneider H., Smith A.R., Pryer K.M. 2009. Is morphology really at odds with molecules in estimating fern phylogeny? – Syst. Bot. 34 (3): 455–475.
https://doi.org/10.1600/036364409789271209

Seilhean V., Michaux-Ferriere N. 1985. Cell cycle duration in the meristem of *Nephrolepis biserrata* stolons: the role of the apical cell. – Am. J. Bot. 72 (7): 1089–1094.
https://doi.org/10.2307/2443454

Sossountzov L. 1976. Intrastructure comparée de l'apex de bourgeons en activité et de bourgeons au repos chez une fougere, *Marsilea drummondii*. – A. Br. La Cellule 71: 275–307.

Spencer V., Venza Z.N., Harrison C.J. 2020. What can lycophytes teach us about plant evolution and development? Modern perspectives on an ancient lineage. – Evol. Dev. 2350: 1–23.
https://doi.org/10.1111/ede.12350

Steeves T.A., Sussex I.M. 1989. Patterns in plant development. Cambridge. 388 p.

Stevenson D.W. 1976. Observations on phyllotaxis, stelar morphology, the shoot apex and gemmae of *Lycopodi-*

um lucidulum Michaux (Lycopodiaceae). – Bot. J. Linn. Soc. 72 (2): 81–100. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1976.tb01353.x

Stevenson D.W. 1978. Observations on shoot apices of Eusporangiate ferns. – Kew Bulletin. 33 (2): 279–283.

Szovenyi P., Waller M., Kirbis A. 2019. Evolution of the plant body plan. – In: Current Topics in Developmental Biology. Vol. 131. P. 1–34. https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.11.005

Tilney L.G., Cooke T.J., Connelly P.S., Tilney M.S. 1990. The distribution of plasmodesmata and its relationship to morphogenesis in fern gametophytes. – Development. 110 (4): 1209–2121.

Tomescu A.M.F., Wyatt S.E., Hasebe M., Rothwell G.W. 2014. Early evolution of the vascular plant body plan – the missing mechanisms. – Curr. Opin. Plant. Biol. 17 (2): 126–136. https://doi.org/j.pbi.2013.11.016

van der Schoot C., Rinne P. 1999. Networks for shoot design. – Trends Plant Sci. 4 (1): 31–37. https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01362-4

van der Schoot C., Paul L. K., Rinne P. 2014. The embryonic shoot: a lifeline through winter – J. Exp. Bot. 65 (7): 1699–1712. https://doi.org/10.1093/jxb/ert413

Vasco A., Smalls T.L., Graham S.W., Cooper E.D., Wong G.K., Stevenson D.W., Moran R.C., Ambrose B.A. 2016. Challenging the paradigms of leaf evolution: Class III HD-Zips in ferns and lycophytes. – New Phytol. 212 (3): 745–758. https://doi.org/10.1111/nph.14075

STRUCTURE OF SHOOT APICAL MERISTEMS AND PECULIARITIES OF ULTRASTRUCTURE OF THEIR CELLS IN LYCOPHYTES AND FERNS

M. A. Romanova[a,#], O. V. Yakovleva[b], A. I. Maximova(Evkaikina)[b], A. N. Ivanova[a,b], and V. V. Domashkina[a]

[a]*St. Petersburg State University*
Universitetskaya Emb., 7–9, St. Petersburg, 199034, Russia
[b]*Komarov Botanical Institute RAS*
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia
#e-mail: m.romanova@spbu.ru

A comparative study of the ultrastructure of cells of the shoot apical meristem (SAM) of monoplex (single apical initial) and simplex (several apical initials) type was undertaken within the discussion on possible ancestral structural type of the SAM for land (higher) plants. The objects of the present study were two lycophytes, a spike moss *Selaginella kraussiana* (Selaginellaceae, Isoetopsida) and a club moss *Huperzia selago* (Lycopodiaceae, Lycopodiopsida), and three species of leptosporangiate ferns: *Pteridium aquilinum* (Dennstaedtiaceae), *Dryopteris carthusiana* (Dryopteridaceae) and *Athyrium filix-femina* (Aspidiaceae). The lycophytes have different the SAM types: monoplex in *S. kraussiana* and simplex in *H. selago*, but similar morphology; all the ferns have monoplex SAM but differ in morphology and growth rhythm. Both monoplex and simplex SAMs of the ferns and lycophytes were composed from surface and subsurface initials (SI and SSI); the SAM of ferns additionally had a so-called cup zone composed of polygonal cells smaller than SIs and SSIs. In the ferns and the spike moss, leaves originated from the SIs; in the clubmoss from a group of SIs and SSIs. Comparing the ultrastructure of the cells belonging to different zones of the monoplex SAM, an approximate number and direction of divisions that occurred during their displacement from the apical initial were additionally estimated. To do this, the attribution of cells to merophytes (successive segments of the apical initial and their derivatives) was defined. In three ferns and a lycophyte *S. kraussiana* it was possible to define the boundaries of four merophytes closest to the apical initial. The number of plasmodesmata per 20 μm of the cell wall was counted in the photographs of the apical initials and their derivatives of *P. aquilinum* using the ImageJ program (NIH, USA). It was revealed that the ultrastructure of the single apical initial in both spike moss and ferns is not unique, but similar to its closest surface and subsurface derivatives. The apical, surface and subsurface initials in the monoplex SAM of all three ferns, in contrast to the same cells of *S. kraussiana*, are characterized by a high degree of vacuolation and a number of ultrastructural features which are atypical for SAM cells, namely the presence of starch grains in plastids located around the nucleus, a large number of lipid droplets in the cytoplasm. The same structural features are characteristic to the cells of cambium suggesting that both types of meristems might share common cell cycle peculiarities with long proliferative quiescence. For the ferns *P. aquilinum*, *D. carthusiana*, and *A. filix-femina*, a relationship between unequal periclinal divisions of surface prismatic cells with shortening of their anticlinal walls and changes in their ultrastructure was established: a decrease in the degree of vacuolation, visual changes in the content of vacuoles. The structure of cup zone cells is typical of meristematic cells: many small vacuoles are located around the nucleus; no starch in plastids or lipids in cytoplasm are detected in these cells. The cup zone cells actively proliferate but loose a capacity for producing leaves. In contrast to ferns, unequal periclinal divisions of the surface prismatic cells of *S. kraussiana* SAM are not correlated with the changes in their ultrastructure. The ultrastructure of the apical initials in the simplex SAM of *H. selago* is typical of meristematic

cells; periclinal divisions of the surface initials are not accompanied by either cell shortening or visual changes in the ultrastructure of the derivatives. The correlation between the number of initials in the SAM, the morphology and the density of plasmodesmata was revealed in both lycopods and ferns: unbranched plasmodesmata with a density an order of magnitude higher than reported for seed plants in the SAM with a single apical initial and significantly fewer branched plasmodesmata in the SAM with several apical initials can be considered to support the viewpoint of the absence of a mechanism of post-cytokinetic plasmodesmata development in plants with monoplex SAM. The ultrastructural differences between the monoplex SAMs of spike moss and four fern species revealed in this study support a hypothesis based on molecular data that meristem with a single apical initial of some lycophytes and most ferns constitutes an independent reversion to the algal ancestor type and have arisen as a result of the loss of the mechanism of secondary plasmodesmata formation in these two lineages. Hence the multicellular apical meristem was among the evolutionary advances of land plants and thus is ancestral for the sporophytes of tracheophytes.

Keywords: monoplex shoot apical meristem (SAM), simplex SAM, apical initial, ferns, lycophytes, plasmodesmata, ultrastructure, evolution

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Dr. Nuria Koteeva for valuable discussions and Petr Romanov for help with illustrations.

The research was funded by the grant of Russian Science Foundation, https://rscf.ru/project/22-24-20049/ in accordance with the agreement of 25.03.2022 №22–24–20049, and grant of St. Petersburg Science Foundation in accordance with the agreement of 14.04.2022 № 36/2022, and carried out using scientific equipment of the research resource center "Centre for Molecular and cell technologies" of the Research Park of St. Petersburg State University and the Center for Collective Use of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

Ambrose B., Vasco A. 2016. Bringing the multicellular fern meristem into focus. – New Phytol. 210 (3): 790–793. https://doi.org/10.1111/nph.13825

Ambrose B., Vasco A. 2016. Bringing the multicellular fern meristem into focus. – New Phytol. 210 (3): 790–793. https://doi.org/10.1111/nph.13825

Ambrose B., Vasco A. 2020. Simple and Divided Leaves in Ferns: Exploring the Genetic Basis for Leaf Morphology Differences in the Genus *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae). – Int. J. Mol. Sci. 21 (15): 5180. https://doi.org/10.3390/ijms21155180

Bierhorst D.W. 1971. Morphology of Vascular Plants. New York. 560 p.

Bierhorst D.W. 1977. On the stem apex, leaf initiation and early leaf ontogeny in filicalean ferns. – Am. J. Bot. 64 (2):125–152. https://doi.org/10.2307/2442101

Bowman J.L., Briginshaw L.N., Florent S.N. 2019. Evolution and co-option of developmental regulatory networks in early land plants. – Curr. Top. Devel. Biol. 131: 35–54. https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.10.001

Catesson A.-M. 1994. Cambial Ultrastructure and Biochemistry: Changes in Relation to Vascular Tissue Differentiation and the Seasonal Cycle. – Int. J. Plant Sci. 155 (3): 251–261. https://doi.org/10.1086/297165

Cecich R.A. 1977. An electron microscopic evaluation of cytohistological zonation in the shoot apical meristem of *Pinus banksiana*. – Am. J. Bot. 64 (10): 1263–1271. https://doi.org/10.2307/2442490

Cooke T.D., Tilney M.S., Tilney L.G. 1996. Plasmodesmatal networks in apical meristems and mature structures: geometric evidence for both primary and secondary formation of plasmodesmata. In: Membranes: specialized functions in plants. Cambridge. P. 471–488.

Evkaikina A.I., Romanova M.A., Voitsekhovskaja O.V. 2014. Evolutionary aspects of non-cell-autonomous regulation in vascular plants: structural background and models to study. – Front. Plant Sci. 5: 31. https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00031

Evkaikina A.I., Berke L., Romanova M.A., Proux–Wéra E., Ivanova A.N., Rydin C., Pawlowski K., Voitsekhovskaja O.V. 2017. The *Huperzia* selago shoot tip transcriptome sheds new light on the evolution of leaves. – Genome Biol. Evol. 9: 2444–2460. https://doi.org/10.1093/gbe/evx169

Fischer U., Kucukoglu M., Helariutta Y., Bhalerao R.P. 2019. The dynamics of cambial stem cell activity. – Annu. Rev. Plant Biol. 70: 293–319. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100402

Frank M.H., Edwards M.B., Schultz E.R., McKain M.R., Fei Z., Sørensen I., Rose J.K.C., Scanlon M.J. 2015. Dissecting the molecular signatures of apical cell–type shoot meristems from two ancient land plant lineages. – New Phytol. 207 (3): 893–904. https://doi.org/10.1111/nph.13407

Gifford E.M. 1983. Concept of apical cells in bryophytes and pteridophytes. – Annu. Rev. Plant Physiol. 34 (1): 419–440.

Gifford E.M., Foster A.S. 1989. Morphology and evolution of vascular plants. New York. 626 p.

Graham L.E., Cook M.E., Busse J.S. 2000. The origin of plants: body plan changes contributing to a major evolutionary radiation. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 97 (9): 4535–4540. https://doi.org/10.1073/pnas.97.9.4535

Gunning B.E.S. 1978. Age-related and origin-related control of the numbers of plasmodesmata in cell walls of developing Azolla roots. – Planta. 143: 181–190. https://doi.org/10.1007/BF00387789

Gunning B.E.S., Steer M.W. 1996. Plant Cell Biology: Structure and Function. Massachusetts. 120 p.

Guzicka M., Pawlowski T. A., Staszak A., Rozkowski R., Chmura D.J. 2018. Molecular and structural changes in vegetative buds of Norway spruce during dormancy in natural weather conditions. – Tree Physiol. 38 (5): 721–734.
https://doi.org/10.1093/treephys/tpx156

Harrison C.J., Corley S.B., Moylan E.C., Alexander D.L., Scotland R.W., Langdale J.A. 2005. Independent recruitment of a conserved developmental mechanism during leaf evolution. – Nature. 434 (7032): 509–514.
https://doi.org/10.1038/nature03410

Harrison C.J., Rezvani M., Langdale J.A. 2007. Growth from two transient apical initials in the meristem of *Selaginella kraussiana*. – Development. 134 (5): 881–889.
https://doi.org/10.1242/dev.001008

Hernández-Hernández B., Tapia-López R., Ambrose B.A., Vasco A. 2021. R2R3-MYB evolution in plants, incorporating ferns into the story. – Int. J. Plant Sci. 182 (1): 1–8.
https://doi.org/10.1086/710579

Imaichi R., Hiratsuka R. 2007. Evolution of shoot apical meristem structures in vascular plants with respect to plasmodesmatal network. – Am. J. Bot. 94 (12): 1911–1921.
https://doi.org/10.3732/ajb.94.12.1911

Jernstedt J.A., Cutter E.G., Gifford E.M., Lu P. 1992. Angle meristem origin and development in *Selaginella martensii*. – Ann. Bot. 69 (4): 351–363.
https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088352

Kenrick P., Crane P.R. 1997. The origin and early evolution of plants on land. – Nature. 389 (6646): 33–39.
https://doi.org/10.1038/37918.

Kidston R., Lang W.H. 1920. On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Part III. *Asteroxylon mackiei*, Kidston and Lang. Trans. R. Soc. Edinb. 52 (03): 643–680.
https://doi.org/10.1017/S0080456800004506

Koteeva N.K. 1997. Ultrastrucural changes of Pinus sylvestris (Pinaceae) shoot apical meristem cellsin the annual cycle. – Bot. Zhurn. 82 (6): 10–23 (In Russ.).

Lucas W.J., Bouché-Pillon S., Jackson D.P., Nguyen L., Baker L., Ding B., Hake S. 1995. Selective trafficking of KNOTTED1 homeodomain protein and its mRNA through plasmodesmata. – Science. 270 (5244): 1980–1983.
https://doi.org/10.1126/science.270.5244.1980.

Maximova (Evkaikina) A.I., Berke L., Salgado M., Klimova E., Pawlowski K., Romanova M., Voitsekhovskaja O.V. 2021. What can the phylogeny of class I KNOX genes and their expression patterns in land plants tell us about the evolution of shoot development? – Bot. J. Linn. Soc. XX: 1–27.
https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa088

McAlpin B.W., White R.A. 1974. Shoot organization in the Filicales: the promeristem. – Am. J. Bot. 61 (6): 562–579.
https://doi.org/10.2307/2441679

Michaux N. 1971. Durée du cycle mitotique dans le méristème apical du jeune sporophyte du *Pteris cretica* L. CR. – Acad. Sci. Paris. 273: 336–339.

Michaux–Ferrière N., Hallet J.N. 1985. La cellule apicale: son rôle dans le contrôle de l'activité méristématique caulinaire. – Bull. Soc. Bot. Fr. Act. Bot. 132 (1): 49–61.
https://doi.org/10.1080/01811789.1985.10826712

Naumenko A.N., Romanova M.A. 2008. Apical morphogenesis of *Psilotum nudum* (Psilotaceae) and *Botrychium lunaria* (Ophioglossaceae). – Vestn. of SPb Univ. Ser.3. 2: 15–27 (In Russ.).

Owston P.W. 1969. The shoot apex in eastern white pine: its structure, seasonal development, and variation within the crown. – Can. J. Bot. 47 (7): 1181–1188.

Philipson W.R. 1990. The significance of apical meristems in the phylogeny of land plants. – Plant. Sys. Evol. 173 (1–2): 17–38.

Prigge M., Clark S. 2006. Evolution of the class III HD-Zip gene family in land plants. – Evol. Dev. 8 (4): 350–61.
https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2006.00107.x

Prislan P., Čufar K., Koch G., Schmitt U., Gričar J. 2013. Review of cellular and subcellular changes in the cambium. – IAWA J. 34 (4): 391–407.
https://doi.org/10.1163/22941932-00000032

Rinne P.L.H., van der Schoot C. 2004. Cell-cell communication as a key factor in dormancy cycling. – J. Crop Improv. 10 (1–2): 113–156.
https://doi.org/10.1300/J411v10n01_07

Rogge-Renner G.D., Steiner N., Schmidt É.C., Bouzon Z.L., Farias F.L., Guerra M.P. 2013. Structural and component characterization of meristem cells in Araucaria angustifolia (Bert.) O. Kuntze zygotic embryo. – Protoplasma. 250 (3): 731–739.
https://doi.org/10.1007/s00709-012-0457-8

Romanova M.A., Borisovskaya G.M. 2004. Principles of structural organization of the vegetative body in ferns: ontogenetic approach. – Bot. Zhurn. 89 (5): 705–717 (In Russ.).

Romanova M., Jernstedt J. 2005. Morphogenetic events in the *Ceratopteris richardii* shoot apex. – Fern. Gaz. 17 (4): 204.

Romanova M.A., Naumenko A.N., Evkaikina A.I. 2010. Peculiarities of apical morphogenesis in different taxa of non-seed plants. – Vestn. of SPb Univ. Ser. 3. 3: 29–41 (In Russ.).

Romanova M.A., Maksimova A.I., Pawlowski K., Voitsekhovskaja O.V. 2021. YABBY Genes in the Development and Evolution of Land Plants. – International Journal of Molecular Sciences. 22 (4139): 1–23.
https://doi.org/10.3390/ijms22084139

Ruzin S.E. 1999. Plant microtechnique and microscopy. New York. 322 p.

Sano R., Juárez C.M., Hass B., Sakakibara K., Ito M., Banks J.A., Hasebe M. 2005. *KNOX* homeobox genes potentially have similar function in both diploid unicellular and multicellular meristems, but not in haploid meristems. – Evol. Dev. 7 (1): 69–78.
https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2005.05008.x

Schneider H., Smith A.R., Pryer K.M. 2009. Is morphology really at odds with molecules in estimating fern phylogeny? – Syst. Bot. 34 (3): 455–475. https://doi.org/10.1600/036364409789271209

Seilhean V., Michaux-Ferriere N. 1985. Cell cycle duration in the meristem of *Nephrolepis biserrata* stolons: the role of the apical cell. – Am. J. Bot. 72 (7): 1089–094. https://doi.org/10.2307/2443454

Sossountzov L. 1976. Intrastructure comparée de l'apex de bourgeons en activité et de bourgeons au repos chez une fougere, *Marsilea drummondii*. – A. Br. La Cellule. 71: 275–307.

Spencer V., Venza Z.N., Harrison C.J. 2020. What can lycophytes teach us about plant evolution and development? Modern perspectives on an ancient lineage. – Evol. Dev. 2350: 1–23. https://doi.org/10.1111/ede.12350

Steeves T.A., Sussex I.M. 1989. Patterns in plant development. Cambridge. 388 p.

Stevenson D.W. 1976. Observations on phyllotaxis, stelar morphology, the shoot apex and gemmae of *Lycopodium lucidulum* Michaux (Lycopodiaceae). – Bot. J. Linn. Soc. 72 (2): 81–100. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1976.tb01353.x

Stevenson D.W. 1978. Observations on shoot apices of Eusporangiate ferns. – Kew Bulletin. 33 (2): 279–283.

Szovenyi P., Waller M., Kirbis A. 2019. Evolution of the plant body plan. – In: Current Topics in Developmental Biology. Vol. 131. P. 1–34. https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.11.005

Tilney L.G., Cooke T.J., Connelly P.S., Tilney M.S. 1990. The distribution of plasmodesmata and its relationship to morphogenesis in fern gametophytes. – Development. 110 (4): 1209–2121.

Tomescu A.M.F., Wyatt S.E., Hasebe M., Rothwell G.W. 2014. Early evolution of the vascular plant body plan – the missing mechanisms. – Curr. Opin. Plant. Biol. 17 (2): 126–136. https://doi.org/j.pbi.2013.11.016

van der Schoot C., Rinne P. 1999. Networks for shoot design. – Trends Plant Sci. 4 (1): 31–37. https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01362-4

van der Schoot C., Paul L. K., Rinne P. 2014. The embryonic shoot: a lifeline through winter – J. Exp. Bot. 65 (7): 1699–1712. https://doi:10.1093/jxb/ert413

Vasco A., Smalls T.L., Graham S.W., Cooper E.D., Wong G.K., Stevenson D.W., Moran R.C., Ambrose B.A. 2016. Challenging the paradigms of leaf evolution: Class III HD-Zips in ferns and lycophytes. – New Phytol. 212 (3): 745–758. https://doi:10.1111/nph.14075

EDN: SZDCHD
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 9, с. 906–916

СООБЩЕНИЯ

SACCHARINA LATISSIMA (OCHROPHYTA, LAMINARIALES) В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ: ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНИЯ

© 2022 г. Т. А. Клочкова[1,*], А. В. Климова[1,], Г. Х. Ким[2,***], Н. Г. Клочкова[3,****]**

[1] *Камчатский государственный технический университет*
ул. Ключевская, 35, Петропавловск-Камчатский, 683003, Россия
[2] *Национальный университет Конджу*
Конджу, 32588, Республика Корея
[3] *Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН*
ул. Партизанская, 6, Петропавловск-Камчатский, 683000, Россия
**e-mail: tatyana_algae@mail.ru*
***e-mail: annaklimovae@mail.ru*
****e-mail: ghkim@kongju.ac.kr*
*****e-mail: ninakl@mail.ru*

Поступила в редакцию 07.06.2021 г.
После доработки 16.07.2022 г.
Принята к публикации 19.07.2022 г.

Представлены результаты изучения экологических особенностей, морфометрического разнообразия и распространения цельнолистного вида камчатских ламинариевых, ранее указывавшегося в регионе под разными названиями: *Laminaria gurjanovae*, *Laminaria gurjanovae* f. *lanciformis*, *Laminaria lanciformis*, *Laminaria* sp. avgub 1, *Saccharina gurjanovae*. Проведенный нами молекулярно-филогенетический анализ последовательностей COI показал высокий уровень сходства камчатских представителей с образцами *Saccharina latissima* с атлантического побережья Европы и канадского сектора Арктики – Гудзонова залива (98.7–99% и 99.8%, соответственно), что свидетельствует об их принадлежности к данному виду. Полученные нами молекулярно-филогенетические данные не распространяются на типовую форму *L. gurjanovae*, заметно отличающуюся от *S. latissima*, в том числе и от ее камчатских представителей, морфологией и экологическими характеристиками.

Ключевые слова: Laminaria gurjanovae f. *lanciformis*, Камчатка, молекулярная филогения, порядок Laminariales, *Saccharina latissima*

DOI: 10.31857/S000681362209006X

Представители порядка Laminariales имеют исключительную хозяйственную ценность и играют важную экосистемную роль. В холодных и умеренных водах Северного полушария в районах с высокой амплитудой приливно-отливных колебаний они являются основными доминантами растительных сообществ нижнего горизонта литорали и сублиторали. Большинство их родов и видов имеют узкое широтное и меридиональное распространение. Изучение морфологического разнообразия, современного распространения и экологических особенностей ламинариевых дает информацию для реконструкции геологической истории Земли и прогнозирования будущих изменений морской биоты в условиях глобальных изменений климата (Climate Change..., 2013; Vtoroy..., 2014; Zhang et al., 2021). Достоверность этих прогнозов во многом зависит от правильного определения видов-доминантов донных сообществ, к числу которых принадлежат представители обсуждаемой группы.

Самыми широко распространенными и многочисленными в порядке Laminariales являются роды *Laminaria* и *Saccharina*. Их представители характеризуются простотой организации слоевища. Степень их изменчивости даже в пределах одной популяции определяется сочетанием генетического и адаптивного полиморфизма, а вариабельность их морфологических и анатомических признаков имеет характер постепенных модификаций (Petrov, 1972). Это, в свою очередь, обуславливает значительную перекрываемость морфологических признаков между разными видами и приводит к тому, что, несмотря на длительное изучение таксономии порядка Laminariales, объем родов *Laminaria* и *Saccharina* и их распростра-

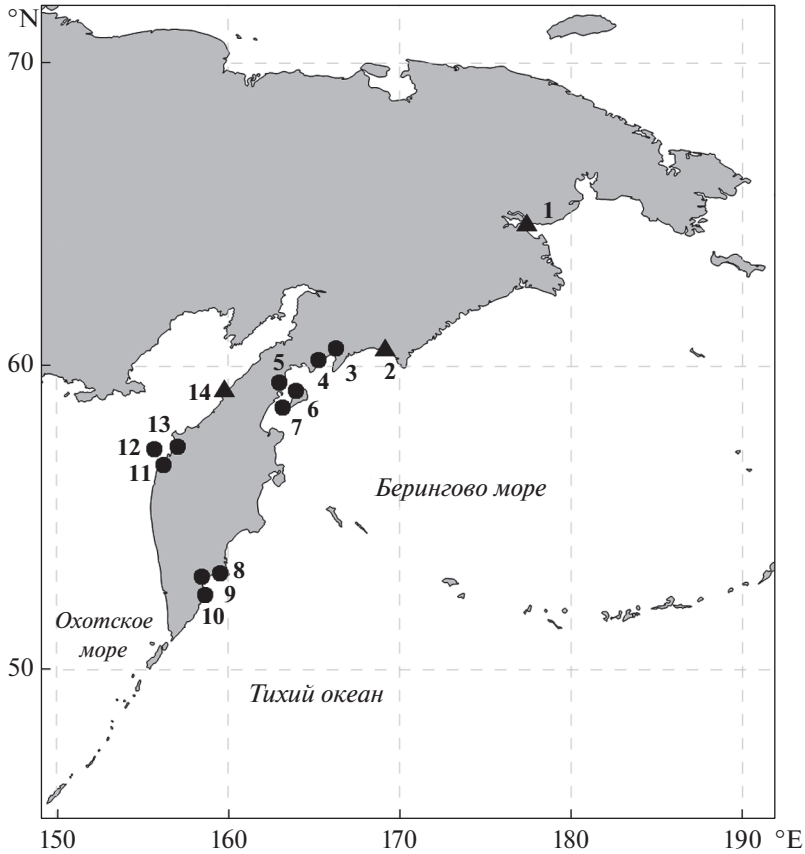


Рис. 1. Карта-схема мест сбора изученного материала. 1 – Анадырский залив, окрестности города Анадырь, 2 – Олюторский залив, окрестности поселка Пахачи, 3 – залив Корфа, 4 – залив Анапка. 5 – Карагинский залив, бухта Оссора, 6, 7 – остров Карагинский, 8 – бухта Бечевинская, 9 – Авачинская губа, 10 – бухта Вилючинская, 11 – окрестности поселка Усть-Хайрюзово, 12 – остров Птичий, 13 – район между устьем реки Ковран и мысом Южный, 14 – окрестности поселка Палана. Условные обозначения: • – места проведения альгопромысловых исследований, ▲ – места сбора альгофлористического материала.

Fig. 1. Map of sampling sites. 1 – Anadirskiy inlet, nearby Anadyr, 2 – Olyutorsky inlet, nearby village Pakhachi, 3 – Korfa inlet, 4 – Anapka inlet. 5 – Karaginsky inlet, Ossora bay, 6, 7 – Karaginskiy island, 8 – Bechevinskaya bay, 9 – Avacha bay, 10 – Vilyuchinskaya bay, 11 – coast nearby Ust-Khayryuzovo, 12 – Ptichij island, 13 – coast between estuary of Kovran river and Yuzhnyi cape, 14 – coast nearby Palana. • – site of kelp resources studies, ▲ – sampling site of floristic materials.

нение в Мировом океане окончательно не установлены.

В ламинариевой альгофлоре Камчатки встречается вид, который разные исследователи определяли как *Laminaria saccharina* (L.) J.V. Lamour. (Zinova, 1933, 1954a, 1954b; Gayl, 1936), *Laminaria gurjanovae* f. *lanciformis* Petrov (Petrov, 1972), *Laminaria gurjanovae* Zinova (Vinogradova et al., 1978), *L. lanciformis* (Petrov) Kloczkova et Beliyi (Klochkova et al., 2009), *Laminaria* sp. 1 (Belij, 2013), *Laminaria* sp. avgub1 (Koneva, Klochkova, 2014), *Saccharina gurjanovae* (Zinova) Selivanova, Zhigadlova et G.I. Hansen (Selivanova et al., 2007). В настоящей статье для камчатской популяции вида представлены результаты изучения его фенотипических и генотипических признаков, а также экологических особенностей. На основании молекулярно-филогенетического анализа установлена его таксономическая принадлежность.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение вида основано на материалах, собранных у Камчатки во время альгопромысловых съемок КамчатНИРО и альгофлористических исследований, проводившихся авторами в разных районах восточного и западного побережий Камчатки в период 2004–2020 гг. (рис. 1). Это позволило получить сведения о его размерно-массовых показателях, возрастной структуре популяций, ценотической роли, требованиях к условиям произрастания, особенностях размножения в разных районах камчатского побережья.

В ходе альгопромысловых исследований у водорослей измеряли длину стволиков, длину и массу пластин. Для определения их средних показателей в разных районах побережья обычно измеряли 20–25 образцов из каждой возрастной

группы. Большинство исследований было проведено в июле-августе.

Образцы для молекулярно-филогенетического анализа были собраны 9 июля 2018 г. в бухте Бечевинская (53°14'00" N, 159°45'13" E) на глубине 4 м. Это были слоевища второго года жизни, 1.3 м длины с достаточно тонкими вальковатыми стволиками, тонкими густо разветвленными ризоидами. Их пластинчатая часть имела округлоклиновидное основание, слабо волнистые края, более тонкие, чем широкая центральная полоса. В средней центральной части пластины были развиты хорошо видимые сорусы спорангиев.

Выделение ДНК, ПЦР-анализ, олигонуклеотидные праймеры и методы построения филогенетического дерева подробно описаны в наших статьях по ламинариевым водорослям российского Дальнего Востока (Klochkova et al., 2010; Klimova et al., 2018). Полученные последовательности зарегистрированы в базе данных NCBI (2022) под именем *Saccharina latissima* (L.) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders с присвоением следующих порядковых номеров: MH778276, MH778277 (COI, ваучерные образцы KamGTU_0013 и KamGTU_0014).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Представители вида, относившегося нами ранее к *L. gurjanovae* f. *lanciformis*, *L. lanciformis* (Klochkova et al., 2009), *Laminaria* sp. avgub1 (Koneva, Klochkova, 2014), у берегов Камчатки распространены достаточно широко, но крайне неравномерно. В целом частота их встречаемости и ценотическая роль уменьшаются в направлении с севера на юг. У юго-восточной Камчатки вид встречается лишь на отдельных участках, близких к его эколого-ценотическому оптимуму. То же можно сказать и об особенностях его распределения у западного побережья полуострова. Во флоре Командорских островов данный вид не встречается. Его указания здесь как *L. bullata* Kjellm. (Kardakova-Prejentzoffa, 1938; Zinova, 1940) и *L. gurjanovae* (Ivanyushina et al., 1991) следует считать ошибочными. Это было показано в нашем обзоре бурых водорослей этого района, в том числе ламинариевых (Klochkova et al., 2020).

Массовое распространение обсуждаемый вид имеет на участке беринговоморского побережья, расположенном от зал. Анадырский до зал. Карагинский включительно. Здесь он является одним из доминантов подводной растительности. Типичным местом его произрастания являются участки побережья с пониженной прибойностью, расположенные в кутах мелководных заливов, обильно заселенных морской травой *Zostera marina*. В сообществе зостеры встречаются единично слоевища этого вида или их небольшие группы. В сторону от кутовой к мористой части он формирует более плотный покров и селится от сублиторальной каймы до нижней границы фитали. Его слоевища, прикрепленные к небольшим камням и гальке, приливами и волнами активно переносятся с одного места на другое и выбрасываются на берег. В местах, подверженных постоянному прибою, характер распределения вида меняется. Здесь на менее подвижных грунтах он формирует достаточно плотный растительный покров в среднем и нижнем горизонтах фитали.

Размерно-массовые показатели вида и его морфология в прикамчатской части ареала зависят от условий произрастания. Также для вида характерен широкий размах индивидуальной изменчивости. На форму слоевищ большое совокупное влияние оказывают возраст, фенофаза, прибойность и глубина произрастания. Различное сочетание этих факторов приводит к разным формообразовательным процессам. В результате чего в прикамчатских водах вид демонстрирует высокую изменчивость формы и размеров пластины, длины стволика, плотности ризоидальных пучков (рис. 2).

Наши исследования показывают, что значительное гидродинамическое воздействие приводит к укорачиванию и суживанию пластин, уплотнению ризоидов. Цвет пластин и стволиков у представителей вида из прибойных мест обычно более темный. В местах со слабым волновым воздействием размеры слоевищ увеличиваются, ризоидальный пучок становится более рыхлым. Представленная ниже таблица (табл. 1) дает общее представление о размахе колебаний длины и массы пластин, а также длины стволиков у слоевищ, измеренных во время альгопромысловых съемок, проводившихся в разных районах камчатского побережья.

Обсуждаемый вид у берегов Камчатки вегетирует два года. Максимальная длина его пластин у северо-восточной Камчатки достигает 430 см, масса может превышать 1 кг. В частности, такие размерно-массовые показатели были зарегистрированы у образцов, собранных у о. Карагинский. Ширина их пластин в конце августа достигала 42 см. У побережья острова, обращенного к проливу Литке, вид формирует монодоминантные сообщества. Они расположены ниже зоны разрушения крупных волн, возникающих во время сильных штормов, и тянутся вдоль всего юго-западного берега острова.

Южнее Карагинского залива вид сокращает свое присутствие. В заливе Озерной у открытых морских берегов он уже практически не встречается. Здесь доминируют представители родов *Laminaria* и *Hedophyllum*, имеющие рассеченные пластины. В заливах Камчатский и Кроноцкий он, судя по нашим наблюдениям, также не встре-

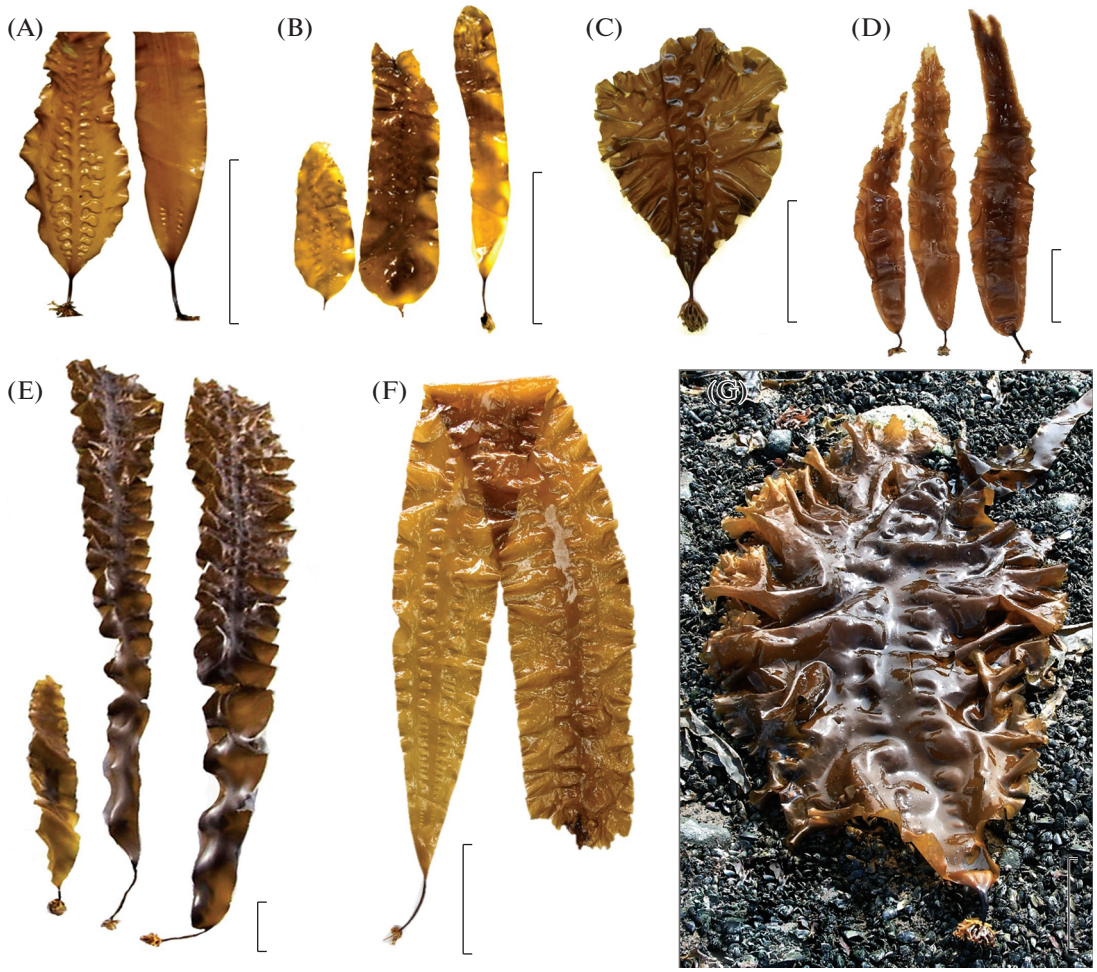


Рис. 2. Морфология *Saccharina latissima* в прикамчатских водах. A – ювенилы из залива Анапка, B – слоевища первого года жизни из залива Корф, C, D – представители первого года жизни из Авачинской губы, E – разновозрастные образцы из бухты Бечевинская, F–G – образцы второго года жизни из Авачинской губы. Масштабные линейки: 20 см

Fig. 2. Morphology of *Saccharina latissima* from Kamchatka. A – juvenile specimens from Anapka inlet, B – 1st year old specimens from Korfa inlet, C, D – 1st year old specimens from Avacha bay, E – different samples from Bechevinskaya bay, F–G – 2nd year old specimens from Avacha bay.

A. Different samples collected from Avacha bay. B. Specimen with bullate blade from the tidal zone D. Branched haptera of young sporophyte. E. Group of algae with intertwined rhizoids. Scale bars: 20 cm.

чается. Не исключено его присутствие здесь в солоноватоводных озерах лагунного типа, расположенных вдоль Кроноцкого залива, но их альгофлора до сих пор не изучена.

В Авачинском заливе нам известно несколько мест произрастания вида. Здесь он встречается в бухтах фиордового типа Бечевинской (рис. 2 E) и Вилючинской, а также во внутренней части Авачинской губы, на участке побережья, расположенном от сопки Никольской до бухты Раковая включительно (рис. 2 C, D, F, G). В последней до конца прошлого столетия он формировал промысловое поле, простиравшееся между входными мысами. В настоящее время из-за сильного антропогенного загрязнения и заиления донных грунтов губы оно практически уничтожено. Большой ценотической роли в указанных районах юго-восточного побережья Камчатки вид не имеет. Южнее бухты Вилючинская вплоть до южной оконечности полуострова он, вероятно, отсутствует.

У юго-восточной Камчатки вид имеет два пика активного роста. Один приходится на позднюю весну, второй – на середину осени, но последний реализуется не столько в нарастание длины пластин, сколько в накопление массы. Самые крупные для юго-восточной Камчатки представители были собраны у южного входного мыса в бухту Бечевинская (2E). Здесь на глубине 8 м средняя длина пластин у второгодних образцов достигала 462 ± 6.1 см, при максимальной ширине 27 см.

Таблица 1. Размерно-массовые характеристики представителей *Saccharina latissima* у побережья Камчатки за период 2004–2020 гг.
Table 1. Size and weight characteristics of *Saccharina latissima* samples from Kamchatka during 2004–2020

Район Collection site	Год исследования Collection date	Возраст, год	Длина черешка, см	Длина пластин, см Blade length, cm	Масса пластин, г Blade wet weight, g	Количество образцов
Залив Корфа, глубина 4–6 м Korfa inlet, depth 4–6 m	май 2004 May 2004	1	16–22	67–135	–	28
		2	19–28	80–220	–	22
Залив Анапка, глубина 2.5 м Anapka inlet, depth 2.5 m	май 2004 May 2004	1	13–18	138–183	136–151	45
		2	16–22	156–240	233–267	31
Остров Карагинский, глубина 8 м Karaginskiy island, depth 8 m	август 2006 August 2006	2	22–38	296–430	940–1020	27
Бухта Оссора, выбросы Ossora bay, cast ashore	август 2006 August 2006	1	12–17	86–135	–	25
		2	16– 24	142–176	–	29
Бухта Бечевинская, глубина 8 м Bechevinskaya bay, depth 8 m	август 2006 August 2006	1	18–21	130–267	217–242	19
		2	21–26	320–468	788–831	33
Авачинская губа, глубина 4 м Avacha bay, depth 4 m	октябрь 2009; август 2013 October 2009, August 2013	1	18–24	96–124	112–137	41
		2	22–31	138–196	142–347	127
Бухта Вилючинская, глубина 6 м Vilyuchinskaya bay, depth 6 m	июль 2014 July 2014	1	16–25	138–164	–	56
		2	18–37	178–234	–	45
Побережье у поселка Усть-Хайрюзово, выбросы Coast nearby Ust-Khayryuzovo, cast ashore	август 2020 August 2020	1	6–12	74–154	166–183	43
		2	10–15	120–260	176–408	28
Остров Птичий, глубокие литоральные ванны Ptichiy Island, pools of intertidal zone	август 2004, август 2020 August 2004, August 2020	1	12–16	138–145	172–186	32
		2	15–23	161–240	438–465	21

Вдоль южного берега бухты Вилючинская, самой южной из районов произрастания вида у восточной Камчатки, на глубинах 4–6 м он образует разреженное сообщество с плотностью 1–4 экз./м^2. Здесь пластины второгодних образцов не превышают 234 см длины и 38 см ширины, при этом у слоевищ первого года жизни основание пластины широко клиновидное, края волнистые, були хорошо различимы по всей длине пластинчатой части слоевища. У зрелых второгодних образцов основание пластин почти округлое, боковые края ровные, були едва приметны в базальной части пластины или отсутствуют.

Изучение спороношения вида показывает, что у северо-восточной Камчатки из-за гораздо большей продолжительности длины дня зрелые сорусы спорангиев у обеих возрастных генераций имеются уже в мае. У представителей первого года жизни они обычно односторонние, второго – двусторонние. Они занимают центральную часть пластины, образуют широкую сплошную полосу или отдельные пятна, их очертания с двух сторон пластины не совпадают. В августе площадь сорусов спорангиев у представителей обеих возрастных групп увеличивается более чем в два раза. Изучить размножение вида в осеннее время в северных районах восточной Камчатки не представилось возможным.

У юго-восточной Камчатки вид в начале мая имеет еще незрелые сорусы спорангиев. Его спороношение здесь растянутое, с конца мая по ноябрь включительно, с двумя пиками наибольшей активности: поздневесенним и раннеосенним. Наибольший вклад в воспроизводство вида дает последний. В связи с постоянным более или менее активным выбросом зооспор разновозрастные проростки вида можно встретить в течение почти всего года.

У западной Камчатки в распространении вида просматривается та же тенденция, что и у восточного побережья: частота его встречаемости снижается с севера на юг. Точные данные о северной границе его распространения здесь отсутствуют, но, судя по всему, он встречается вплоть до кутовой части Пенжинского залива. Южной границей его распространения является мыс Амбон. На много километров к югу от него тянется пологий берег с песчаными грунтами, лишенными какой-либо подводной растительности. Твердые грунты замещают их только на самом юге западной Камчатки, в заливе Камбальном. Здесь господствуют ламинариевые беринговоморского флористического комплекса, среди которых обсуждаемый нами вид не встречается. Его размерно-массовые характеристики в центральных районах западной Камчатки приведены в таблице 1. По внешнему виду западнокамчатские образцы очень близки к представителям вида, произрастающим на северо-востоке полуострова. Проследить биологию развития вида и его размножение у западной Камчатки не удалось. На момент сбора в августе все образцы имели сорусы спорангиев.

Родственные филогенетические связи обсуждаемого вида с другими близкородственными ламинариевыми показаны на дереве, выстроенном по данным анализа гена COI, как наиболее репрезентативного в филогении этого порядка (рис. 3). Для группы *S. latissima* мы выбрали нуклеотидные последовательности образцов этого вида из Европы, в том числе собранные в типовом местообитании, и образцы из США и Канады. Местом сбора североамериканских образцов является морское побережье штата Мэн, близкое к Атлантическому океану (KY319059) и арктическое побережье Канады – Гудзонов залив (FJ409199).

ОБСУЖДЕНИЕ

Представители родов *Laminaria* и *Saccharina* в морфологическом отношении делятся на две группы. У одних пластины с возрастом рассекаются на продольные лопасти, у других они в любом возрасте остаются цельными. В камчатской альгофлоре цельнолистные пластины характерны только для двух видов. Один из них, *L. longipes* Bory, характеризуется наличием стелющихся ризомов и узколинейных пластин с одной или двумя перетяжками. Его трудно спутать с любым другим представителем камчатских ламинариевых. Второй цельнолистный вид разные исследователи, как было упомянуто выше, определяли по-разному.

В альгофлоре северо-западной Пацифики впервые этот цельнолистный вид был указан для Охотского моря еще Ф.И. Рупрехтом (Ruprecht, 1851), как *L. saccharina*. Это название он носил до тех пор, пока А.Д. Зинова не описала для российского Дальнего Востока новый для науки вид *L. gurjanovae* (Zinova A., 1964, 1969), полагая, что он отличается от *L. saccharina* наличием более темного и толстого, чем остальная часть пластины, длинного узкоклиновидного основания, составляющего 25–30% общей ее длины. Интересной особенностью описанного ею вида были его разорванный ареал, а также приуроченность к большим глубинам и районам с высокой подвижностью воды.

Ю.Е. Петров (Petrov, 1972), проведя ревизию рода *Laminaria* в морях российского Дальнего Востока, расширил диагноз *L. gurjanovae*. Кроме типовой формы он отнес к ней образцы, ранее определявшиеся в альгофлоре этого района как *L. saccharina*. Он выделил их в отдельную форму *L. gurjanovae* f. *lanciformis*. Мнение Ю.Е. Петрова о том, что *L. saccharina* в приазиатских водах не

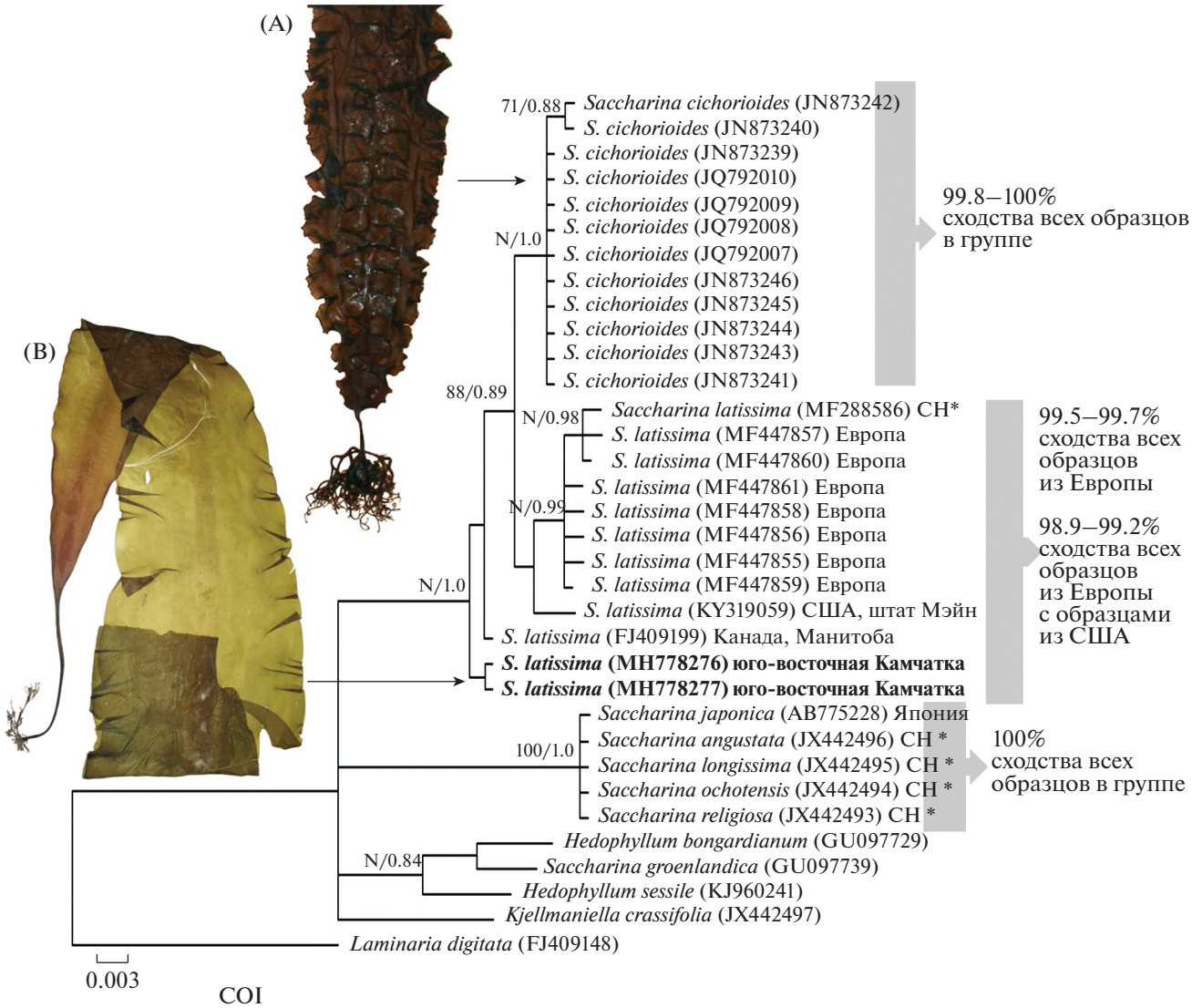


Рис. 3. Молекулярно-филогенетическое дерево видов рода *Saccharina*, выстроенное методом байесовского выведения с использованием последовательностей субъединицы 1 цитохром с-оксидазы (COI). Значения напротив ветвей дерева – статистический бутстрэп/апостериорная вероятность сходства (учитывались только значения выше 75). Последовательности *Saccharina latissima* с юго-восточной Камчатки выделены жирным шрифтом. N – ветвь выстраивалась только в дереве MrBayes, при этом она отсутствовала в дереве RAxML. CH * – место сбора образца не указывалось в NCBI и других источниках. Показаны типичные морфологические особенности *Saccharina cichorioides* (A; образец из Японского моря) и *S. latissima* с юго-востока Камчатки (B; по Klochkova, Klochkova, 2018).

Fig. 3. Bayesian inference of phylogenies of *Saccharina* spp. based on cytochrome c-oxidase subunit 1 (COI) sequences. Consensus support (%) and posterior probabilities are shown (only the values above 75 were included). Sequences of *Saccharina latissima* from Southeast Kamchatka are highlighted in bold. N – branch was present only in the MrBayes tree, and it was absent in the RAxML tree. CH * – collected site of sample was not indicated in the NCBI and other sources. Specimens with typical morphology of *Saccharina cichorioides* from the Sea of Japan (A) and *S. latissima* from Southeast Kamchatka (B; by Klochkova, Klochkova, 2018).

встречается, стало общепризнанным среди российских альгологов.

В 2006 г. по данным секвенирования хлоропластной (Rubisco operon), митохондриальной (*nad*6) и ядерной (ITS и LSU rDNA) ДНК род *Laminaria* был разделен на роды *Laminaria* и *Saccharina* (Lane et al., 2006). Вид *L. saccharina* попал в кладу *Saccharina*, был признан типом этого рода и ему был возвращен видовой эпитет "*latissima*", данный еще К. Линнеем (Linnaeus, 1753). Название *L. saccharina*, таким образом, стало синонимом *Saccharina latissima*. Ламинариевые дальневосточных морей России, в том числе образцы *L. gurjanovae*, собранные в типовым местообитании, у южного Сахалина, к вышеупомянутому исследованию канадских ученых не привлекались. С учетом предложенного К. Лэйном с соавторами

разделения рода *Laminaria* таксономическое положение этого и других приазиатских видов ламинарий требовало уточнения. Позднее в 2007 г. О.Н. Селиванова с соавторами отнесла обе формы *L. gurjanovae* к роду *Saccharina* (Selivanova et al., 2007). Детально эти номенклатурные изменения обсуждены в наших публикациях (Koneva, Klochkova, 2014; Klochkova, Klochkova, 2018).

Принадлежность камчатской цельнолистной ланцетовидной ламинарии к роду *Saccharina* была установлена нами по результатам секвенирования гена COI. Молекулярно-филогенетический анализ показал совпадение всех последовательностей *S. latissima* в группе образцов, собранных в разных районах атлантического побережья Европы. Разница между ними по гену COI колеблется от 99.5 до 99.7%; между европейскими и канадскими образцами из Гудзонового залива она составляет 98.9%; между камчатскими и европейскими – 98.7–99%; между камчатскими и канадскими – 99.8% (рис. 3). Столь высокий уровень генетического сходства камчатских образцов, особенно с представителями арктического побережья Канады, является свидетельством их принадлежности к *S. latissima*. Это подтверждается также высоким морфологическим сходством представителей атлантической и тихоокеанской популяций этого вида. Следуя принятой среди альгологов интерпретации молекулярно-генетических данных (McDevit, Saunders, 2010), мы полагаем, что различие 1.3% между последовательностями камчатской и европейской *S. latissima* следует рассматривать как межпопуляционное и недостаточное для отнесения камчатских и североамериканских образцов из Гудзонового залива к самостоятельному, отличному от *S. latissima*, виду или его форме.

В отношении последовательностей *S. angustata* (Kjellm.) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders, *S. japonica* (Aresch.) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders, *S. longissima* (Miyabe) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders, *S. religiosa* (Miyabe) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders и *S. ochotensis* (Miyabe) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders, использовавшихся для филогенетического анализа, ситуация довольно странная. Исходя из того, что совпадение всех последовательностей в этой группе равно 100%, их следовало бы объединить в один вид. Детальное изучение представленных в NCBI (NCBI, 2021) данных по гену COI (JX442493–JX442496) позволяет предположить, что в определении указанных выше видов (Liu et al., 2014) были допущены ошибки. Проверить это сейчас достаточно сложно, поскольку в указанной работе не приведены фотографии ваучерных образцов, использовавшихся для молекулярно-филогенетического анализа, и не указаны места их сбора. В процитированной выше работе нет ссылок на статьи Йотсукуры с соавторами, в которых на основании филогенетического анализа показано, что виды *S. religiosa* и *S. ochotensis* являются формами *S. japonica*, а *S. angustata* и *S. longissima* – самостоятельными видами (Yotsukura et al., 2008, 2010; Zhang et al., 2019).

В построенном нами молекулярном дереве совпадение последовательностей *S. groenlandica* (Rosenv.) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders (GU097739) с камчатскими образцами *Hedophyllum bongardianum* (Postels et Rupr.) Yendo (GU097729) по гену COI составляет 98.2%. Этого достаточно для сведения *S. groenlandica* в синонимы *H. bongardianum*, но только в том случае, если определение образца *S. groenlandica*, зарегистрированного в Генбанке под номером GU097739, было правильным. Между тем, согласно данным AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2022), *S. groenlandica* является синонимом *S. latissima*, хотя различия по гену COI между этими видами составляют 4.5–5.3%.

Выше уже отмечался высокий уровень генетического сходства между представителями камчатской и канадской популяций *S. latissima* из атлантического сектора Арктики. Для объяснения этого, безусловно, необходимо обращение к геологической истории арктического региона и наличие молекулярно-генетических данных из других приполярных районов Тихого океана и прилегающего к нему сектора Арктики. Такие данные для *S. latissima* пока отсутствуют, поэтому мы оставляем этот вопрос открытым.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное нами исследование позволило определить таксономическое положение цельнолистного представителя рода *Saccharina*, распространенного вдоль берегов Камчатки, и показать, что он принадлежит широко распространенному в Северном полушарии виду *S. latissima*. Все названия, под которыми он указывался во флоре Камчатки (*L. gurjanovae* f. *lanciformis*, *L. lanciformis*, *Laminaria* sp. avgub 1, *Saccharina gurjanovae*), являются синонимами названия *Saccharina latissima*.

В отношении типовой формы *L. gurjanovae*, имеющей очень специфическое морфологическое строение, вопрос остается открытым. Для того чтобы определить, является она самостоятельным видом или формой вида *S. latissima*, необходимо проведение специального молекулярно-генетического анализа с обязательным включением в него образцов из типового местообитания вида, залива Анива (Охотском море, о. Сахалин).

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование было выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 19-04-00285 А).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Belij] Белый М.Н. 2013. Водоросли-макрофиты северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата сельди. Магадан. 194 с.

Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. 2013. Cambridge, New York. 1535 p.

[Gajl] Гайл Г.И. 1936. Ламинариевые водоросли дальневосточных морей. – Вестник ДВФ АН СССР. 19: 31–65.

Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. http://www.algaebase.org. (Accessed 19.03.2022).

[Ivanyushina et al.] Иванюшина Е.А., Ржавский А.В., Селиванова О.Н., Ошурков В.В. 1991. Структура и распределение сообществ бентоса мелководий Командорских островов. – В кн.: Природные ресурсы Командорских островов (снабжение, состояние, вопросы охраны и использования). М. С. 155–170.

[Kardakova–Prejentzoffa] Кардакова–Преженцова Е.А. 1938. Водорослевая растительность Командорских островов. – Известия ТИНРО. 14: 77–108.

Klimova A.V., Klochkova N.G., Klochkova T.A., Kim G.H. 2018. Morphological and molecular identification of *Alaria paradisea* (Phaeophyceae, Laminariales) from the Kurile Islands. – Algae. 33 (1): 37–48.

[Klochkova et al.] Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. 2009. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Т. 1. Зеленые и бурые водоросли. Петропавловск-Камчатский. 218 с.

Klochkova T.A., Kim G.H., Lee K.M., Choi H.-G., Belij M.N., Klochkova N.G. 2010. Brown algae (Phaeophyceae) from Russian Far Eastern seas: re-evaluation of *Laminaria multiplicata* Petrov et Suchovejeva. – Algae. 25: 77–87.

[Klochkova et al.] Клочкова Н.Г., Клочкова Т.А., Климова А.В. 2020. Флора водорослей-макрофитов Командорских островов: ревизия 2020. I. Chlorophyta, Ochrophyta. – Вестник КамчатГТУ. 54: 82–107.

[Klochkova, Klochkova] Клочкова Т.А., Клочкова Н.Г. 2018. Проблемы геносистематики и изменение родовой принадлежности и авторства у видов бурых ламинариевых водорослей *Saccharina bongardiana* и *Saccharina gurjanovae*. – Вестник КамчатГТУ. 43: 87–95.

[Koneva, Klochkova] Конева А.А., Клочкова Н.Г. 2014. Сезонная динамика общего химического состава у *Laminaria* sp. (avb_1) (Laminariales, Phaeophyta), произрастающей в загрязненных районах Авачинской губы (юго-восточная Камчатка). – Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 33: 78–86.

Lane C.E., Mayes C., Druehl L.D., Saunders G.W. 2006. A multi-gene molecular investigation of the kelp (Laminariales, Phaeophyceae) supports substantial taxonomic re-organization. – Journal of Phycology. 42: 493–512.

Linnaeus C. 1753. Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas. Holmiae. Stockholm. 2: 561–1200.

Liu et al. 2014. A comprehensive phylogeny of Laminariales (Phaeophyceae) based on mitochondrial-encoded Cytochrome Oxidase Subunit I, plastid-encoded Rubisco Large Subunit and nuclear-encoded ITS sequence comparisons (Unpublished record, only present in NCBI).

McDevit D.C., Saunders G.W. 2010. A DNA barcode examination of the Laminariaceae (Phaeophyceae) in Canada reveals novel biogeographical and evolutionary insights. – Phycologia. 49: 235–248.

National Center for Biotechnology Information (NCBI). 2022. GenBank. http//www.ncbi.nlm. nih.gov. (Accessed 19.03.2022).

[Petrov] Петров Ю.Е. 1972. Систематика некоторых дальневосточных видов рода *Laminaria* Lamour. – Новости сист. низш. раст. 9: 47–58.

Ruprecht F.I. 1851. Tange des Ochtskischen Meeres. – Sibirishe Reise. Botanik. St.-Peterburg. 1 (2): 191–435.

[Selivanova et al.] Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г., Хэнсен Г.И. 2007. Пересмотр систематики водорослей порядка Laminariales (Phaeophyta) в дальневосточных морях России на основании молекулярно-генетических данных. – Биология моря. 33 (5): 329–340.

[Vinogradova et al.] Виноградова К.Л., Клочкова Н.Г., Перестенко Л.П. 1978. Список водорослей литорали восточной Камчатки и западной части Берингова моря – В кн.: Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М. С. 150–155.

[Vtoroy...] Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. 2014. М. 1003 с.

Yotsukura N., Kawashima S., Kawai T., Abe T., Dreuhl L.D. 2008. A systematic re-examination of four *Laminaria* species: *L. japonica, L. religiosa, L. ochotensis* and *L. diabolica*. – Journal of Japanese Botany. 83: 165–176.

Yotsukura N., Shimizu T., Katayama T., Druehl L.D. 2010. Mitochondrial DNA sequence variation of four *Saccharina* species (Laminariales, Phaeophyceae) growing in Japan. – J. Appl. Phycol. 22: 243–251.

Zhang J., Wang X., Yao J., Yotsukura N., Duan D. 2019. Screening of polymorphic microsatellites and their application for *Saccharina angustata* and *Saccharina longissima* population genetic analysis. – J. Appl. Phycol. 31: 3295–3301.

Zhang J., Yotsukura N., Jueterbock A., Hu Z.-M., Assis J., Nagasato C., Yao J., Duan D. 2021. Detecting no natural hybridization and predicting range overlap in *Sac-*

charina angustata and *Saccharina japonica*. – J. Appl. Phycol. 33: 693–702.

[Zinova] Зинова Е.С. 1933. Водоросли Камчатки. – Исследования морей СССР. 17: 7–42.

[Zinova] Зинова Е.С. 1940. Морские водоросли Командорских островов. – Научные труды Тихоокеанского комитета. 5: 165–243.

[Zinova] Зинова Е.С. 1954a. Водоросли Охотского моря. – Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 9: 259–307.

[Zinova] Зинова Е.С. 1954b. Морские водоросли юго-восточной Камчатки. – Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 9: 365–400.

[Zinova A.] Зинова А.Д. 1964. Новый вид *Laminaria* у берегов Сахалина. – Новости сист. низш. раст. 1: 125–126.

[Zinova A.] Зинова А.Д. 1969. Дополнение к статье о новом виде ламинарии с острова Сахалин. – Новости сист. низш. раст. 6: 65–68.

SACCHARINA LATISSIMA (OCHROPHYTA, LAMINARIALES) FROM KAMCHATKA WATERS: ECOLOGY, DISTRIBUTION A ND MOLECULAR PHYLOGENY

T. A. Klochkova[a,#], A. V. Klimova[a,##], G. H. Kim[b,###], and N. G. Klochkova[c,####]

[a] *Kamchatka State Technical University*
Klyuchevskaya Str., 35, Petropavlovsk-Kamchatsky, 683003, Russia

[b] *Department of Biology, Kongju National University*
Kongju, 32588, Korea

[c] *Kamchatka Branch of Pacific Geographical Institute FEB RAS*
Partizanskaya Str., 6, Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia

[#]*e-mail: tatyana_algae@mail.ru*

[##]*e-mail: annaklimovae@mail.ru*

[###]*e-mail: ghkim@kongju.ac.kr*

[####]*e-mail: ninakl@mail.ru*

The ecology, morphometric diversity and distribution of the whole-leaved kelp species from Kamchatka were studied. These species were previously listed in this region under various names, including *Laminaria gurjanovae*, *Laminaria gurjanovae* f. *lanciformis*, *Laminaria lanciformis*, *Laminaria* sp. avgub 1, *Saccharina gurjanovae*. The molecular-phylogenetic analysis based on COI sequences has shown a high level of similarity with the samples of *S. latissima* from the Atlantic coast of Europe and the Canadian sector of the Arctic – Hudson Bay (98.7–99% and 99.8%, respectively, based on COI gene), which indicates that our species from Kamchatka belongs to *S. latissima*. Our molecular-phylogenetic data do not apply to the type form of *L. gurjanovae*, which differs from *S. latissima* in morphology and ecology.

Keywords: Laminaria gurjanovae f. *lanciformis*, Kamchatka, molecular phylogeny, Laminariales, *Saccharina latissima*

ACKNOWLEDGEMENTS

The investigation was performed with support of the Russian Foundation for Basic Research (project No. 19-04-00285 A).

REFERENCES

Belij M.N. 2013. Seaweeds of the northern part of the Sea of Okhotsk and their role as a substrate for the herring spawning. Magadan. 194 p. (In Russ.).

Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. 2013. Cambridge, New York. 1535 p.

Gajl G.I. 1936 Laminarievye vodorosli dalnevostochnykh morei [Laminarian algae of the Far Eastern seas]. – Vestnik DVF AN SSSR. 19: 31–65 (In Russ.).

Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. http://www.algaebase.org. (Accessed 19.03.2022).

Ivanyushina E.A., Rzhavskiy A.V., Selivanova O.N., Oshurkov V.V. 1991. Struktyra I raspredelenie soobshchestv bentosa melkovodiy Komandorskih ostrovov [Structure and distribution of benthic communities in the shallow waters of the Commander Islands.]. – In: Natural resources of the Commander Islands (supply, condition, questions of protection and use). Moscow. P. 155–170 (In Russ.).

Kardakova-Prejentzoffa E.A. 1938. Vodoroslevaya rastitelnost' Komandorskikh ostrovov [Algal vegetation of the Commander Islands]. – Izvestiya TINRO. 14: 77–108 (In Russ.).

Klimova A.V., Klochkova N.G., Klochkova T.A., Kim G.H. 2018. Morphological and molecular identification of *Alaria paradisea* (Phaeophyceae, Laminariales) from the Kurile Islands. – Algae. 33 (1): 37–48.

Klochkova N.G., Koroleva T.N., Kusidi A.E. 2009. Marine algae of Kamchatka and surrounding areas. Vol. 1. Petropavlovsk-Kamchatskiy. 218 p. (In Russ.).

Klochkova T.A., Kim G.H., Lee K.M., Choi H.-G., Belij M.N., Klochkova N.G. 2010. Brown algae (Phaeophyceae) from Russian Far Eastern seas: re-evaluation of *Laminaria multiplicata* Petrov et Suchovejeva. – Algae. 25: 77–87.

Klochkova N.G., Klochkova T.A., Klimova A.V. 2020. Marine benthic algae from Commander Islands (Revision 2020). I. Chlorophyta, Ochrophyta. – Vestnik KamchatGTU. 54: 82–107 (In Russ.).

Klochkova T.A., Klochkova N.G. 2018. Problems of genesystematics and change of the generic name and authority in the kelp species *Saccharina bongardiana* and *Saccharina gurjanovae*. – Vestnik KamchatGTU. 43: 87–95 (In Russ.).

Koneva A.A., Klochkova N.G. 2014. Seasonal chemical composition dynamics of *Laminaria* sp. (avb_1) (Laminariales, Phaeophyta) growing in polluted areas of the Avacha bay (southeastern Kamchatka). – Issledovaniya vodnyh biologicheskih resursov Kamchatki I severozapadnoy chasti Tihogo okeana. 33: 78–86 (In Russ.).

Lane C.E., Mayes C., Druehl L.D., Saunders G.W. 2006. A multi-gene molecular investigation of the kelp (Laminariales, Phaeophyceae) supports substantial taxonomic re-organization. – Journal of Phycology. 42: 493–512.

Linnaeus C. 1753. Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas. Holmiae [Stockholm]. 2: 561–1200.

Liu et al. 2014. A comprehensive phylogeny of Laminariales (Phaeophyceae) based on mitochondrial-encoded Cytochrome Oxidase Subunit I, plastid-encoded Rubisco Large Subunit and nuclear-encoded ITS sequence comparisons (Unpublished record, only present in NCBI).

McDevit D.C., Saunders G.W. 2010. A DNA barcode examination of the Laminariaceae (Phaeophyceae) in Canada reveals novel biogeographical and evolutionary insights. – Phycologia. 49: 235–248.

National Center for Biotechnology Information (NCBI). 2022. GenBank. http//www.ncbi.nlm.nih.gov. (Accessed 19.03.2022).

Petrov Yu.E. 1972. Taxonomy of some Far Eastern species of the genus Laminaria Lamour. – Novosti Sist. Nizsh. Rast. 9: 47–58 (In Russ.).

Ruprecht F.I. 1851. Tange des Ochtskischen Meeres. – Sibirishe Reise. Botanik. St.-Peterburg. 1 (2): 191–435.

Selivanova O.N., Zhigadlova G.G., Hansen G.I. 2007. Revision of the systematics of algae in the order Laminariales (Phaeophyta) from the Far-Eastern Seas of Russia on the basis of molecular-phylogenetic data. – Biologya morya. 33 (5): 329–340 (In Russ.).

Vinogradova K.L., Klochkova N.G., Perestenko L.P. 1978. Spisok vodorosley litorali vostochnoy Kamchatki i zapadnoy chacti Beringova moray [The List of algae of littoral of East Kamchatka and of the Western Part of Coast of the Bering Sea]. – In: Littoral of the Bering Sea and South-Eastern Kamchatka. Moscow. P. 150–155 (In Russ.).

[Vtoroy...] Vtoroy otsenochnyy doklad Rosgidrometa ob izmeneniyakh klimata i ikh posledstviyakh na territorii Rossiyskoy Federatsii [Second assessment report of Roshydromet on climate change and its consequences on the territory of the Russian Federation]. 2014. Moscow. 1003 p.

Yotsukura N., Kawashima S., Kawai T., Abe T., Dreuhl L.D. 2008. A systematic re-examination of four *Laminaria* species: *L. japonica*, *L. religiosa*, *L. ochotensis* and *L. diabolica*. – Journal of Japanese Botany. 83: 165–176.

Yotsukura N., Shimizu T., Katayama T., Druehl L.D. 2010. Mitochondrial DNA sequence variation of four *Saccharina* species (Laminariales, Phaeophyceae) growing in Japan. – J. Appl. Phycol. 22: 243–251.

Zhang J., Wang X., Yao J., Yotsukura N., Duan D. 2019. Screening of polymorphic microsatellites and their application for *Saccharina angustata* and *Saccharina longissima* population genetic analysis. – J. Appl. Phycol. 31: 3295–3301.

Zhang J., Yotsukura N., Jueterbock A., Hu Z.-M., Assis J., Nagasato C., Yao J., Duan D. 2021. Detecting no natural hybridization and predicting range overlap in *Saccharina angustata* and *Saccharina japonica*. – J. Appl. Phycol. 33: 693–702.

Zinova E.S. 1933. Vodorosli Kamchatki [Algae of Kamchatka]. – Issledovaniya morey SSSR. 17: 7–42 (In Russ.).

Zinova E.S. 1940. The algae of the Commander Islands. – Transactions of the Pacific Committee of the Academy of Sciences of the USSR. 5: 165–243 (In Russ.).

Zinova E.S. 1954a. Vodorosli Ohotskogo moray [Seaweed of Sea of Okhotsk]. – Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk SSSR. 9: 259–307 (In Russ.).

Zinova E.S. 1954b. Morskie vodorosli yugo-vostochnoi Kamchatki [Seaweed of southeastern Kamchatka]. – Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk SSSR. 9: 365–400 (In Russ.).

Zinova A.D. 1964. New species of *Laminaria* from the coast of Sakhalin Island. – Novosti Sist. Nizsh. Rast. 1: 125–126 (In Russ.).

Zinova A.D. 1969. Addition to the paper on a new species of *Laminaria* from the coasts of Sakhalin Island. – Novosti Sist. Nizsh. Rast. 6: 65–68 (In Russ.).

EDN: IVNSXI
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 9, с. 917–925

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

AULACOSEIRA MAKAROVAE (BACILLARIOPHYTA) – НОВЫЙ ВИД ИЗ РОССИИ

© 2022 г. С. И. Генкал[1,*], И. С. Трифонова[2,], Е. В. Лепская[3,***]**

[1] *Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук*
п. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия
[2] *Институт озероведения РАН*
ул. Севастьянова, 9, Санкт-Петербург, 196185, Россия
[3] *Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института*
рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО)
ул. Набережная, 18, Петропавловск-Камчатский, 683000, Россия
**e-mail: genkal@ibiw.ru*
***e-mail: itrifonova@mail.ru*
****e-mail: lepskaya@list.ru*

Поступила в редакцию 15.04.2021 г.
После доработки 11.07.2022 г.
Принята к публикации 19.07.2022 г.

Изучение популяций *Aulacoseira subarctica* из водоемов и водотоков европейской части России, Западной и Восточной Сибири, Дальнего Востока с помощью сканирующей электронной микроскопии позволило выявить морфологическую изменчивость количественных (диаметр створки и высота ее загиба, отношение высота/диаметр, число штрихов и ареол в 10 мкм на загибе створки) и качественных признаков (расположение ареол на лицевой части створки и ее загибе, размер кольцевидной диафрагмы и шипов). Анализ морфологических признаков *A. subarctica* в исследованных популяциях показал, что водоросль из оз. Красное выделяется бóльшим диаметром створки, небольшим значением отношения высоты загиба створки к ее диаметру, расположением ареол по всей лицевой части створки и расположением ареол на загибе створки в прямых рядах. На основании выявленных морфологических особенностей описан новый для науки вид *Aulacoseira makarovae* Genkal et I.S.Trifonova sp. nov.

Ключевые слова: водоемы, водотоки, европейская часть России, Западная и Восточная Сибирь, Дальний Восток, Bacillariophyta, *Aulacoseira subarctica*, *Aulacoseira makarovae*, морфология, электронная микроскопия, новый вид

DOI: 10.31857/S0006813622090022

В водоемах северо-запада Англии был выявлен подвид *Melosira italica* subsp. *subarctica* O. Müller, который по форме шипов и структуре лицевой части створки получил ранг самостоятельного вида *Aulacoseira subarctica* (O. Müller) Haworth (Haworth, 1988). Вид космополитный, широко распространенный в олиготрофных и мезотрофных озерах и реках умеренной зоны, в том числе на Северо-Западе России (Genkal, Trifonova, 2001, 2009; Trifonova, Genkal, 2001; Kulikovskiy et al., 2016; Houk et al., 2017; Genkal et al., 2020). Во многих мезотрофных озерах вид вегетирует в течение всего периода открытой воды, образуя несколько пиков развития. В некоторых водоемах определяет весенний максимум численности диатомей, после вскрытия льда, которая может достигать значительных величин – например, в несколько миллионов клеток на литр в мезотрофном оз. Красном (Карельский перешеек) и реках бассейна Ладожского озера Вуокса и Свирь (Trifonova, Genkal, 2001).

Работ, посвященных изучению морфологии этого вида, немного. В них рассмотрены вопросы изменчивости как количественных (диаметр створки и высота ее загиба, число штрихов и ареол в 10 мкм, число двугубых выростов и другие), так и качественных (расположение ареол на лицевой части створки и ее загибе, форма ареол, расположение двугубых выростов) признаков (Siver, Kling, 1997; Gibson et al., 2003; Houk, 2003; Tuji, Houki, 2004; Usoltseva, Likhoshway, 2006; Lepskaya et al., 2010). В ряде работ приводится сходный по морфологии вид *A. subborealis* (Nygaard) Denys, Muylaert et Krammer и некоторые исследователи считают его синонимом *A. subarctica* (Denys et al., 2003; Genkal, Kulikovskiy,

Таблица 1. Диапазоны изменчивости количественных морфологических признаков *Aulacoseira subarctica* соответственно нашим данным
Table 1. Ranges of variation in quantitative morphological characteristics of *Aulacoseira subarctica* according to original data

Диаметр створки, мкм Valve diameter, μm	Высота створки, мкм Valve height, μm	Отношение высота/диаметр Height/diameter ratio	Число рядов ареол в 10 мкм Number of areolae rows in 10 μm	Число ареол в 10 мкм Number of areolaein 10 μm	Водоем/водоток Reservoir/watercourse
5.0–7.3	5.7–11.3	0.39–3.14	12–20	16–28	Горьковское вдхр. Gorky Reservoir
4.5–10	2.2–14.5	0.28–3.23	14–20	14–32	Угличское вдхр. Uglich Reservoir
4.5–12.2	4–12.2	0.36–2.72	12–16	16–20	Оз. Фролиха Frolikha Lake
4–9.7	2–13.6	0.20–3.52	14–20	16–24	Обская губа Ob Bay
3.4–7.7	7.2–14.5	0.94–3.87	10–16	18–24	Майорское оз. Mayorskoe Lake
3.5–6.6	1.1–9.0	0.33–2.85	17–25	22–30	Оз. Саранное Sarannoe Lake

2009). Показана более широкая морфологическая изменчивость *A. subarctica* (Haworth, 1988; Genkal et al., 2015, 2020; Genkal, Yarushina, 2018) по сравнению с предыдущими исследованиями.

Цель исследования: на основе изучения новых материалов и изображений створок из иконотеки С.И. Генкала провести анализ морфолгических признаков *A. subarctica* из исследованных популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы фитопланктона были собраны в водоемах и водотоках европейской части России: Угличское (V-1973, Кузьмин) и Горьковское (VIII-1975, С.И. Генкал) водохранилища, оз. Красное (Карельский перешеек, VI, VIII-2004, И.С. Трифонова), Западной (Обская губа, IX-1987, Л.А. Семенова) и Восточной Сибири (оз. Фролиха, VIII-1963, Г.И. Поповская), Дальнего Востока (оз. Майорское, Чукотка, IX-1978, С.И. Генкал), оз. Саранное (о-в Беринга, XII-2003, Е.В. Лепская).

Освобождение створок диатомей от органического вещества проводили методом холодного сжигания (Balonov, 1975). Приготовленные препараты изучали в сканирующем электронном микроскопе JSM-25S, полученные в процессе этих исследований негативы с изображением створок диатомовых водорослей хранятся в иконотеке С.И. Генкала.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Типичный экземпляр *Aulacoseira subarctica* представлен на нашей иллюстрации (рис. 1, *1*), и такие формы мы наблюдали в исследованных популяциях. В исследованных популяциях этого вида диапазоны изменчивости количественных признаков (табл. 1) соответствовали литератур-

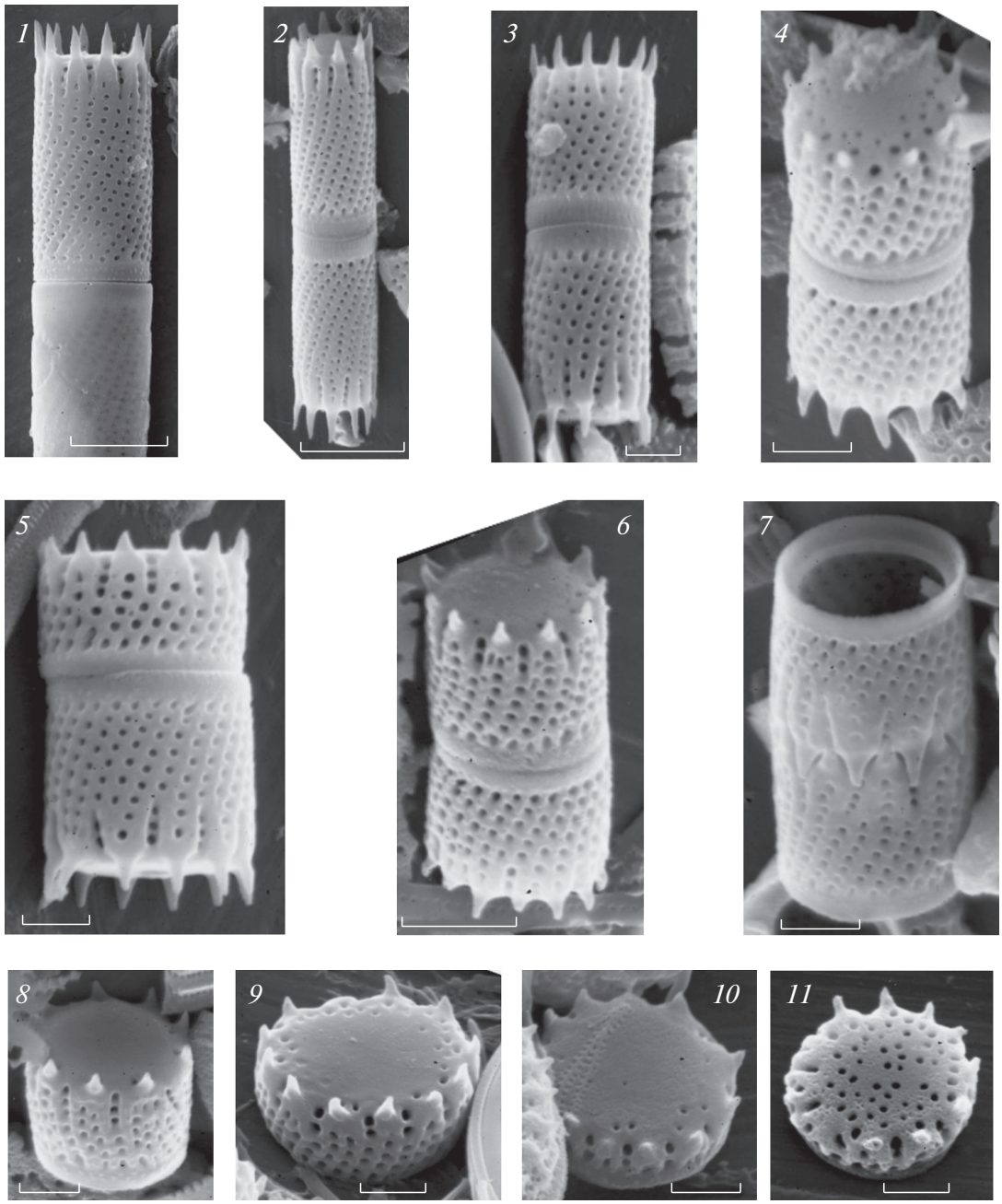


Рис. 1. *1–11* – *Aulacoseira subarctica* (СЭМ): створки с наружной поверхности, шипы, загиб створки. *4*, *6*, *8–11* – лицевая часть створки, *7* – кольцевидная диафрагма. Масштаб: *1*, *2*, *6* – 5 мкм, *3–5*, *7–11* – 2 мкм. *1–11* – оз. Саранное.
Fig. 1. *1–11* – *Aulacoseira subarctica* (SEM): external view of the valve, spines, mantle. *4*, *6*, *8–11* – valve face, *7* – ringleist. Scale bars: *1*, *2*, *6* – 5 μm, *3–5*, *7–11* – 2 μm. *1–11* – Lake Sarannoe.

ным данным (табл. 2), за исключением минимальных значений высоты загиба створки в оз. Саранное, числа штрихов в 10 мкм в оз. Майорское и минимальных и максимальных значений отношения высота/диаметр (табл. 2). Здесь необходимо учитывать, что в публикации Gibson et al. (2003) приведены суммарные данные по *A. subarctica* и *A. subborealis*, а для последнего характерны небольшие значения высота/диаметр.

В нашем материале ареолы на лицевой части створки отсутствовали или располагались по краю створки в виде одного кольца. В материале из типового местонахождения ареолы на лицевой поверхности створки отсутствуют (Tuji, Houki, 2004). По другим источникам может присутствовать одно кольцо ареол по краю створки или второе с их неравномерным расположением (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Siver, Kling, 1997; Houk,

Таблица 2. Диапазоны изменчивости количественных морфологических признаков *Aulacoseira subarctica* соответственно литературным данным
Table 2. Ranges of variation in quantitative morphological characteristics of *Aulacoseira subarctica* according to published data

Диаметр створки, мкм Valve diameter, µm	Высота створки, мкм Valve height, µm	Отношение высота/диаметр Height/diameter ratio	Число рядов ареол в 10 мкм Number of areolae rows in 10 µm	Число ареол в 10 мкм Number of areolae in 10 µm	Источник References
6–10	7–10	0.52–3.0**	15–20	–	Haworth, 1988
3–15	2.5–18	0.8–3.0	17–21	17–22	Krammer, Lange-Bertalot, 1991
3–15	2.5–18	–	18–20	–	Davydova, Moiseeva, 1992*
6.4–12.1	7.2–12	–	14–22	16–22	Trifonova, Genkal, 2001
3–10	5–14	1.0–4.28**	16–20	22–24	Tuiji, Houki, 2004
3.8–14.3	2.0–12.1	0.36–3.16	13–32	–	Gibson et al., 2003
3–15	3.5–18	0.57–4.0**	12–20	–	Houk, 2003
3.2–12.1	1.6–17.1	2.9**	14–22	16–30	Genkal, Trifonova, 2009
5.5–24.4	2.1–18.9	0.68–1.47**	11–18	12–20	Genkal et al., 2015
3–15	2.5–18	–	14–21	17–22	Kulikovskiy et al., 2016
3–15	3.5–18	0.60–3.46**	12–20	–	Houk et al., 2017
13.2–15	7.1–23.6	0.31–3.73**	12–20	12–22	Genkal, Yarushina, 2018
3–24.4	1.6–18.9	0.37–3.46**	11–25	12–30	Genkal et al., 2020
3.4–12.2	1.1–14.5	0.28–3.87	10–25	14–32	Собственные суммарные данные Authors' summary data

Примечание. * – как *A. italica* subsp. *subarctica* (O. Müller) Davydova; ** – согласно измерениям по микрофотографиям.
Note. * – as *A. italica* subsp. *subarctica* (O. Müller) Davydova; ** – according to measurements from micrographs.

2003; Houk et al., 2017), в редких случаях по всей поверхности (Usoltseva, Likhoshway, 2006).

Форма шипов (длинные, остроконечные) в исследованных популяциях соответствует литературным данным, за исключением некоторых створок из оз. Саранное, на которых наблюдали короткие, конические шипы.

В исследованных популяциях на загибе створки круглые, реже овальные ареолы расположены в спиральных рядах, за исключением оз. Красное, в котором ареолы расположены преимущественно в прямых рядах. По литературным данным ряды ареол на загибе створки спиральные, правозакрученные (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Siver, Kling, 1997; Gibson et al., 2003; Houk, 2003; Tuji, Houki, 2004; Kulikovskiy et al., 2016; Houk et al., 2017).

В нашем материале створки имели широкую кольцевидную диафрагму (0.25–0.5 радиуса створки), что соответствует литературным данным (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Siver, Kling, 1997; Gibson et al., 2003; Houk, 2003; Tuji, Houki, 2004; Kulikovskiy et al., 2016; Houk et al., 2017).

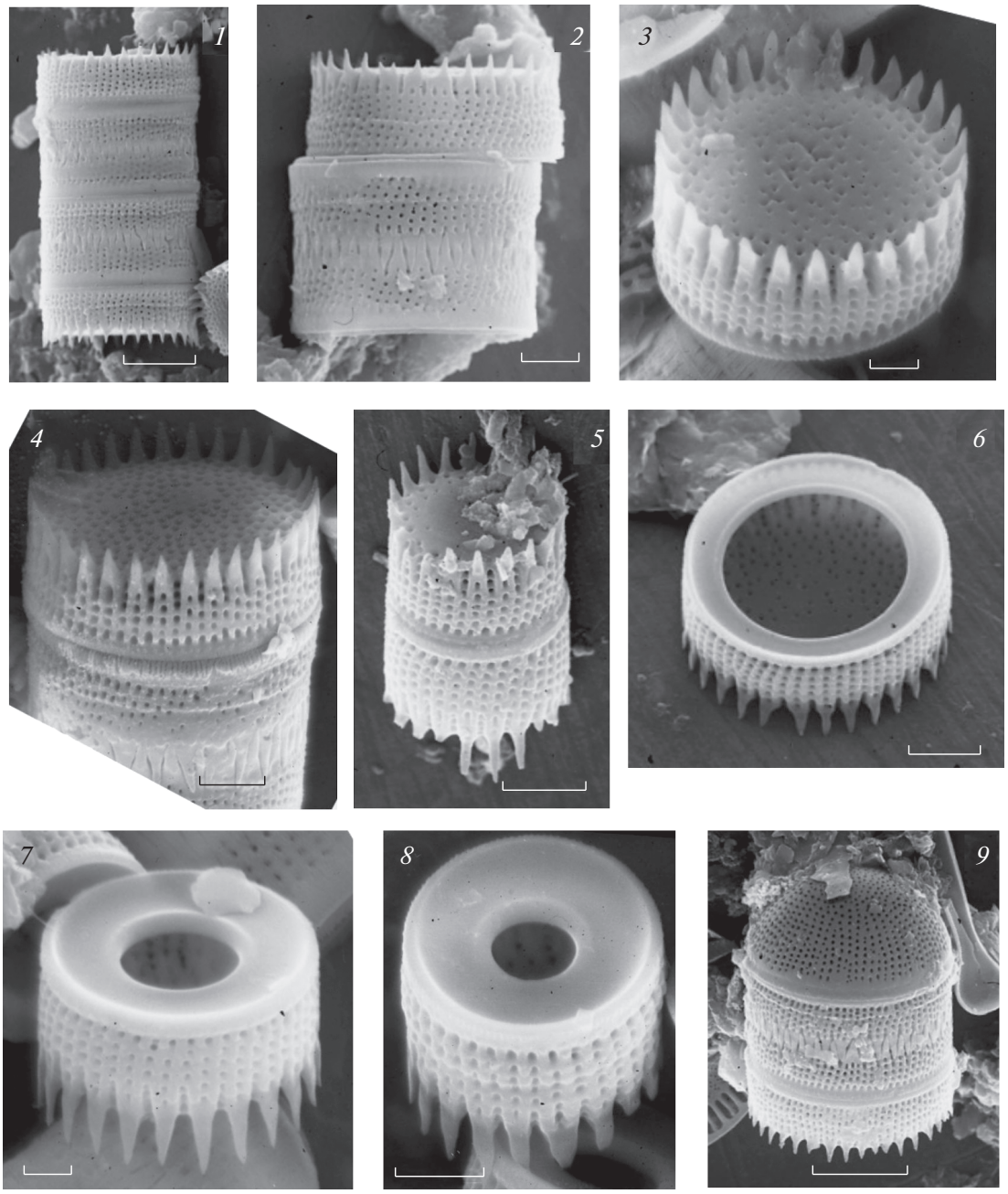


Рис. 2. *1–9* – *Aulacoseira makarovae* (СЭМ): створки с наружной поверхности, шипы, загиб створки: *3–5* – лицевая часть створки, *6–8* – кольцевидная диафрагма, *9* – инициальная створка. Масштаб: *1, 9* – 10 мкм, *2, 5, 6, 8* – 5 мкм, *3, 4, 7* – 2 мкм. *1–9* – Красное озеро.

Fig. 2. *1–9* – *Aulacoseira makarovae* (SEM): external view of the valve, spines, mantle: *3–5* – valve face, *6–8* – ringleist, *9* – initial valve. Scale bars: *1, 9* – 10 µm, *2, 5, 6, 8* – 5 µm, *3, 4, 7* – 2 µm. *1–9* – Lake Krasnoye.

К сожалению, в нашем материале отсутствовали разрушенные створки, на которых можно было бы наблюдать двугубые выросты с внутренней поверхности. Вероятно, по причине редкой встречаемости таких створок в исследуемых материалах, в литературе очень мало данных по этому признаку. На СЭМ-иллюстрациях показано наличие 1–2 выростов, расположенных близ кольцевидной диафрагмы (Likhoshway, Crawford, 2001; Usoltseva, Likhoshway, 2006; Lepskaya et al., 2010) и также на расстоянии от нее (Houk et al., 2017), но в последних публикациях в диагнозе для *A. sub-*

arctica число и расположение двугубых выростов не приводятся (Kulikovskiy et al., 2016; Houk et al., 2017; Genkal et al., 2020).

При изучении материала особый интерес вызвали популяции *A. subarctica* из озер Саранное и Красное. В первом отмечен небольшой диапазон изменчивости диаметра створки, минимальное значение высоты загиба створки (табл. 1) и небольшие шипы на створках преимущественно с невысоким загибом створки (рис. 1, *4–11*). При этом, в популяции наблюдали типичные для *A. subarctica* створки (рис. 1, *2, 3*) и переходные (рис. 1, *4–8*) к створкам с невысоким загибом (рис. 1, *9–11*), которые раннее не наблюдали. В исследованной популяции на некоторых створках у отдельных шипов в основании на загибе створки наблюдали 2 или 3 ряда ареол (рис. 1, *5, 7–9*), что характерно для *A. pusilla* (F. Meister) Tuji et Houki (Houk et al., 2017). Интересная форма представлена на рис. 1 (*11*), которая выделяется очень низким загибом створки, крупными ареолами по всей поверхности створки и большими глубокими желобами между шипами. Вполне вероятно, что это просто тератологическая форма. Среди исследованных популяций форма из оз. Красное выделяется значительно бóльшим диаметром створки, небольшим диапазоном высоты загиба створки (табл. 1) и соответственно небольшим отношением высота/диаметр (0.21–1.01), бóльшим диапазоном изменчивости ширины кольцевидной диафрагмы (0.30–0.68) и рядом качественных признаков (расположением ареол на лицевой части створки и ее загибе, длинными шипами) (рис. 2), что дает основания для описания нового вида.

Aulacoseira makarovae Genkal et I.S. Trifonova sp. nov. (Fig. 2).

Cells cylindrical, solitary or joined into short colonies (2–3). Valve dimensions: diameter 6.4–21.1 μm, mantle height 3.2–6.7 μm. Valve face flat with scattered areolae. Ring of long spines ca. 2 μm presents at the valve face/valve mantle junction. Valve mantle showing straight, sometimes slightly spiral running dextrorse rows of circular to slightly pervalvary elongate areolae, 13–16 rows in 10 μm, 15–25 areolae in 10 μm in a row. Collar low, ringleist wide. Openings of labiate processes and copulae were not observed.

Holotype: Slide № 1008 (Fig. 2, *1*) in S.I. Genkal's collection, Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences (IBIW RAS), Lake Krasnoye, 16.06.2004.

Type locality: phytoplankton, Lake Krasnoye, Leningrad Region, Russia. 58°84.77' N, 46°31.82' E. Collector: I.S. Trifonova.

Etymology: The species is named in honour of the famous diatomologist I.V. Makarova.

Distribution: Lake Krasnoye, Leningrad Region, Russia.

Клетки цилиндрические, одиночные или соединены в короткие колонии (2–3). Размеры створок: диаметр 6.4–21.1 мкм, высота загиба створки 3.2–6.7 мкм. Лицевая часть створки плоская с разбросанными ареолами. На границе лицевой части створки с ее загибом кольцо длинных шипов приблизительно 2 мкм. На загибе створки круглые или слегка первавальварно удлиненные ареолы в прямых, иногда слегка спиральных правозакрученных рядах, 13–16 рядов в 10 мкм, 15–25 ареол в 10 мкм в ряду. Краевой гребень низкий, кольцевидная диафрагма широкая. Отверстия двугубых выростов и вставочные ободки не наблюдали.

Голотип: слайд № 1008 (отмечен здесь на рис. 2, *1*) из коллекции С.И. Генкала, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (ИБВВ РАН), озеро Красное, 16.06.2004.

Типовое местонахождение: оз. Красное, Ленинградская обл., Россия.

Этимология: вид назван в честь известного диатомолога И.В. Макаровой.

Распространение: оз. Красное, Ленинградская обл., Россия.

Оз. Красное расположено в центральной части Карельского перешейка и относится к бассейну р. Вуоксы – одного из основных притоков Ладожского озера. Озеро является объектом многолетних исследований, его характеристика приводится в ранее опубликованных работах (Trifonova, 1990). Площадь зеркала 9.13 км^2, длина 6.9 км, максимальная ширина 3.0 км, максимальная глубина 14.6 м, средняя – 6.6 м. Водная масса озера обменивается в среднем за 1.2 года. Прозрачность 1.6–2.3 м, цветность – 35–64 мг/л-1 Pt, pH 6.7–8.5, общая минерализация 63 м/л-1. По среднегодовому содержанию общего фосфора (32–67 мг/л-1) и среднему за вегетационный период содержанию хлорофилла "а" 10–15 мг/л-1 оз. Красное можно считать слабоэвтрофным. *A. makarovae* вегетирует в оз. Красном в течение всего периода открытой воды, образуя несколько максимумов, как правило, в июне и в конце августа при температуре воды +15–+18С°.

Дифференциальный диагноз. Вид *A. makarovae* имеет большое сходство с *A. subarctica*, отличается бóльшим диаметром створки, небольшим диапазоном изменчивости высоты загиба створки, расположением ареол на всей поверхности створки и

в прямых рядах на загибе створки (табл. 2). *A. makarovae* также морфологически сходен с *A. nipponica* (Skvortzov) Tuju, отличается бóльшим диаметром створки, меньшей высотой загиба створки, меньшим числом ареол и рядов ареол на загибе створки в 10 мкм, наличием ареол на лицевой части створки и меньшей длиной шипов.

Differential diagnosis. The species *A. makarovae* has a great similarity with *A. subarctica*. It is distinguished by a larger valve diameter, a small range of variability in the mantle height, the areolae located over the whole surface of the valve and in straight rows on the mantle (Table 2). *A. makarovae* is also morphologically similar to *A. nipponica* (Skvortzov) Tuju, differing in a larger valve diameter, a smaller height of the mantle, a fewer number of areolae and rows of areolae at the mantle in 10 μm, the presence of areolae on the front of the valve and shorter spines.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственных заданий № 121051100099-5 и “Комплексная оценка динамики экосистем Ладожского озера и водоемов его бассейна под воздействием природных и антропогенных факторов” (№ АААА-А19-119031890106-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Balonov] Балонов И.М. 1975. Подготовка водорослей к электронной микроскопии. – В кн.: Методика изучения биогеоценозов. М. С. 87–89.

Denys L., Muylaert K., Krammer K., Joosten T., Reid M., Rioual P. 2003. *Aulacoseira subborealis* stat. nov. (Bacillariophyceae): a common but neglected plankton diatom. – Nova Hedwigia. 77(3–4): 407–427. https://doi.org/10.1127/0029-5035/2003/0077-0407

[Genkal, Kulikovskiy] Генкал С.И., Куликовский М.С. 2009. О систематическом положении *Aulacoseira subborealis* (Bacillariophyta). – Бот. журн. 94 (9): 1359–1370.

[Genkal, Trifonova] Генкал С.И., Трифонова И.С. 2001. Некоторые новые и интересные виды центрических диатомовых водорослей водоемов Северо-Запада России. – Биология внутренних вод. 3: 11–19.

[Genkal, Trifonova] Генкал С.И., Трифонова И.С. 2009. Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоемов его бассейна. Рыбинск. 72 с.

[Genkal, Yarushina] Генкал С.И., Ярушина М.И. 2018. Диатомовые водоросли слабоизученных водных экосистем Крайнего Севера Западной Сибири. М. 212 с.

[Genkal et al.] Генкал С.И., Чекрыжева Т.А., Комулайнен С.Ф. 2015. Диатомовые водоросли водоемов и водотоков Карелии. М. 202 с.

[Genkal et al.] Генкал С.И., Куликовский М.С., Кузнецова И.В. 2020. Современные пресноводные центрические диатомовые водоросли России. Ярославль. 433 с.

Gibson C.E., Anderson N.J., Haworth E.Y. 2003. *Aulacoseira subarctica*: taxonomy, physiology, ecology and palaeoecology. – Eur. J. Phycol. 38: 83–101. https://doi.org/10.1080/0967026031000094102

Haworth E.J. 1988. Distribution of Diatom Taxa of the Old Genus *Melosira* (now mainly *Aulacoseira*) in Cumbrian waters. – In: Algae and aquatic environment. Bristol. P. 138–168.

Houk V. 2003. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Part. I. Melosiraceae, Orthoseiraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae. – Czech Phycology Supplement. 1. 27 p.

Houk V., Klee R., Tanaka H. 2017. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Second emended edition of Part I and II. Melosiraceae, Orthoseiraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae. – Fottea. 17 (Supplement): 1–616.

Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991. Bacillariophyceae 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. – Suβwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart, Jena. 2/3: 1–576.

[Kulikovskiy et al.] Куликовский М.С., Глущенко А.Н., Генкал С.И., Кузнецова И.В. 2016. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль. 804 с.

Lepskaya E.V., Jewson D.H., Usoltseva M.V. 2010. *Aulacoseira subarctica* in Kurilskoye Lake, Kamchatka: a deep, oligotrophic lake and important pacific salmon nursery. – Diatom Research. 25 (2): 323–335. https://doi.org/10.1080/0269249X.2010.9705853

Likhoshway Y.V., Crawford R.M. 2001. The rimoportula – neglected feature in the systematics of *Aulacoseira*. – In: Proceedings of the 16th International Diatom Symposium. Vol. 16. Greece. P. 33–47.

Siver A.P., Kling H. 1997. Morphological observations of *Aulacoseira* using scanning electron microscopy. – Can. J. Bot. 75 (11): 1807–1835. https://doi.org/10.1139/b97-894

[Trifonova] Трифонова И.С. 1990. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л. 184 с.

Trifonova I., Genkal S. 2001. Species of the genus *Aulacoseira* Thwaites in lakes and rivers of north-western Russia – distribution and ecology. – In: Proceedings of the 16th International Diatom Symposium (A. Economou-Amilli, ed.). University of Athens, Greece. P. 315–323.

Tuji A., Houki A. 2004. Taxonomy, ultrastructure, and biogeography of the *Aulacoseira subarctica* species complex. – Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo. Ser. B. 30 (2): 35–54.

Usoltseva M.V., Likhoshway E.V. 2006. The fine structure of frustula in the species of the genus *Aulacoseira* Thw. (Bacillariophyta) from the Ob’ River. – International Journal on Algae. 8 (4): 378–394.

AULACOSEIRA MAKAROVAE (BACILLARIOPHYTA), A NEW SPECIES FROM RUSSIA

S. I. Genkal[a,#], I. S. Trifonova[b,##], and E. V. Lepskaya[c,###]

[a] *Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*
Borok, Nekouzskiy District, Yaroslavl Region, 152742, Russia
[b] *Institute of Limnology RAS*
Sevastyanova Str., 9, St. Petersburg, 196185, Russia
[c] *Kamchatka Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanograph (KamchatNIRO)*
Naberezhnaya Str., 18, Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia
[#] *e-mail: genkal@ibiw.ru*
[##] *e-mail: itrifonova@mail.ru*
[###] *e-mail: lepskaya@list.ru*

The electron microscopy study of *Aulacoseira subarctica* populations from waterbodies and watercourses in the European part of Russia, Western and Eastern Siberia, and the Far East made it possible to reveal morphological variability of quantitative (valve diameter, mantle height, height/diameter ratio, number of striae and areolae in 10 μm on mantle) and qualitative (areola arrangement on the valve face and mantle, size of ringleist and spines) characteristics. The analysis of morphological features in the studied populations shows that the form from Krasnoye Lake is distinguished by a larger valve diameter, smaller ratio of the mantle height to valve diameter, areolae spread over the whole surface of the valve face and arranged in straight rows on the mantle. These distinctive features allow to describe the form from Krasnoye Lake as a new species, *Aulacoseira makarovae* Genkal et I.S. Trifonova.

Keywords: reservoirs, watercourses, European part of Russia, Western and Eastern Siberia, Far East, Bacillariophyta, *Aulacoseira subarctica*, *Aulacoseira makarovae*, morphology, electron microscopy, new species

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was carried out within the state assignment No. 121051100099-5 and “Comprehensive assessment of the dynamics of ecosystems of Lake Ladoga and water bodies of its basin under the influence of natural and anthropogenic factors” (№ АААА-А19-119031890106-5).

REFERENCES

Balonov I.M. 1975. Podgotovka vodorosley k elektronnoy mikroskopii [Preparation of algae for electron microscopy]. – In: Methods for the study of biocenoses. Moscow. P. 87–89 (In Russ.).

Denys L., Muylaert K., Krammer K., Joosten T., Reid M., Rioual P. 2003. *Aulacoseira subborealis* stat. nov. (Bacillariophyceae): a common but neglected plankton diatom. – Nova Hedwigia. 77 (3–4): 407–427. https://doi.org/10.1127/0029-5035/2003/0077-0407

Genkal S.I., Kulikovskiy M.S. 2009. On taxonomic position of *Aulacoseira subborealis* (Bacillariophyta). – Bot. Zhurn. 94 (9): 1359–1370 (In Russ.).

Genkal S.I., Trifonova I.S. 2001. Some new and rare species of centric diatoms in waterbodies of the North-Western Russia and Baltics. – Biology of Inland Water. 3: 11–19 (In Russ.).

Genkal S.I., Trifonova I.S. 2009. Diatomovye vodorosli planktona Ladozhskogo ozera i vodoemov ego basseyna. [Diatom algae of the plankton of Lake Ladoga and waterbodies of its basin]. Rybinsk. 72 p. (In Russ.).

Genkal S.I., Yarushina M.I. 2018. Diatomovye vodorosli slabo izuchennykh vodnykh ekosistem Kraynego Severa Zapadnoy Sibiri. [Diatom algae of poorly studied aquatic ecosystem in the Far North of Western Siberia]. Moscow. 212 p. (In Russ.).

Genkal S.I., Chekryzheva T.A., Komulaynen S.F. 2015. Diatomovye vodorosli vodoemov i vodotokov Karelii. [Diatom algae in waterbodies and watercourses of Karelia]. Moscow. 202 p. (In Russ.).

Genkal S.I., Kulikovskiy M.S., Kuznetsova I.V. 2020. The recent freshwater centric diatoms of Russia. Yaroslavl. 433 p. (In Russ.).

Gibson C.E., Anderson N.J., Haworth E.Y. 2003. *Aulacoseira subarctica*: taxonomy, physiology, ecology and palaeoecology. – Eur. J. Phycol. 38: 83–101. https://doi.org/10.1080/0967026031000094102

Haworth E.J. 1988. Distribution of Diatom Taxa of the Old Genus *Melosira* (now mainly *Aulacoseira*) in Cumbrian waters. – In: Algae and aquatic environment. Bristol. P. 138–168.

Houk V. 2003. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Part. I. Melosiraceae, Orthoseiraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae. – Czech Phycology Supplement. 1. 27 p.

Houk V., Klee R., Tanaka H. 2017. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Second emended edition of Part I and II. Melosiraceae, Orthoseiraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae. – Fottea. 17(Supplement): 1–616.

Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991. Bacillariophyceae 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. – Suβwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart, Jena. 2/3: 1–576.

Kulikovskiy M.S., Glushchenko A.M., Genkal S.I., Kuznetsova I.V. 2016. Opredelitel diatomovykh vodorosley Rossii [Identification book of diatoms from Russia]. Yaroslavl. 804 p. (In Russ.).

Lepskaya E.V., Jewson D.H., Usoltseva M.V. 2010. *Aulacoseira subarctica* in Kurilskoye Lake, Kamchatka: a deep, oligotrophic lake and important pacific salmon nursery. – Diatom Research. 25 (2): 323–335. https://doi.org/10.1080/0269249X.2010.9705853

Likhoshway Y.V., Crawford R.M. 2001. The rimoportula – neglected feature in the systematics of *Aulacoseira*. – In: Proceedings of the 16th International Diatom Symposium. Vol. 16. Greece. P. 33–47.

Siver A.P., Kling H. 1997. Morphological observations of Aulacoseira using scanning electron microscopy. – Can. J. Bot. 75 (11): 1807–1835. https://doi.org/10.1139/b97-894

Trifonova I.S. 1990. Ecologiya i suktsessiya ozernogo fitoplanktona [Ecology and Succession of Lake Phytoplankton]. Leningrad. 184 p. (In Russ.).

Trifonova I., Genkal S. 2001. Species of the genus *Aulacoseira* Thwaites in lakes and rivers of north-western Russia – distribution and ecology. – In: Proceedings of the 16th International Diatom Symposium (A. Economou–Amilli, ed.). University of Athens, Greece. P. 315–323.

Tuji A., Houki A. 2004. Taxonomy, ultrastructure and biogeography of the *Aulacoseira subarctica* species complex. – Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo. Ser. B. 30 (2): 35–54.

Usoltseva M.V., Likhoshway E.V. 2006. The fine structure of frustula in the species of the genus *Aulacoseira* Thw. (Bacillariophyta) from the Ob' River. – International Journal on Algae. 8 (4): 378–394.

EDN: MCKBPZ
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 9, с. 926–930

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НОВЫЕ НАХОДКИ ДЛЯ ЛИХЕНОБИОТЫ ДАГЕСТАНА

© 2022 г. А. Б. Исмаилов

Горный ботанический сад Дагестанского федерального исследовательского центра РАН
ул. М. Гаджиева, 45, Махачкала, 367000, Россия
e-mail: i.aziz@mail.ru

Поступила в редакцию 20.06.2022 г.
После доработки 17.07.2022 г.
Принята к публикации 19.07.2022 г.

Для лихенобиоты Дагестана приводится 5 новых видов: *Biatoridium monasteriense*, *Lepraria elobata*, *L. vouauxii*, *Muellerella hospitans*, *Ochrolechia parella*, из них два вида *Muellerella hospitans*, *Biatoridium monasteriense* и род *Biatoridium* ранее не были известны для Восточного Кавказа. Для видов приводится информация о местонахождениях и распространении на Кавказе и в России, а также некоторые комментарии.

Ключевые слова: лишайники, лихенофильные грибы, флористические находки, Восточный Кавказ, Россия

DOI: 10.31857/S0006813622090046

Материалом для статьи послужили результаты обработки коллекции, собранной в разных районах Дагестана, а также результаты пересмотра неопределенных образцов более раннего периода исследований. Выявлено пять новых видов и один новый род (*Biatoridium* J. Lahm ex Körb.) для лихенофлоры Дагестана. Наибольший интерес представляет находка вида *Muellerella hospitans*, который ранее не был известен для Восточного Кавказа. Также очень интересной оказалась находка *Biatoridium monasteriense* – нового вида, обнаруженного нами в Дагестане в широколиственных лесах в предгорьях. Ранее представители рода *Biatoridium* для этой территории не указывались.

Коллекция образцов обрабатывалась в лаборатории интродукции и генетических ресурсов древесных растений Горного ботанического сада ДФИЦ РАН (г. Махачкала) и в лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург). Изучение состава вторичных лишайниковых веществ представителей рода *Lepraria* и *Ochrolechia* проведено методом высокоэффективной тонкослойной хроматографии (HPTLC) (Arup et al., 2007).

Ниже новые выявленные виды приводятся в алфавитном порядке с данными о местонахождении и информацией о распространении на Кавказе и в России. Образцы хранятся в гербарии ГорБС ДФИЦ РАН (DAG).

Biatoridium monasteriense J. Lahm ex Körb. (рис. 1) – Кайтагский район, окр. с. Турага (отроги хр. Джуфудаг), 41°57'24.1" с.ш., 47°46'53.2" в.д., 1500 м над ур. м., широколиственный лес. На основании ствола бука в микротрещинах расслаивающейся коры, 10 VI 21 (DAG 1448). – Новый вид и новый род для Восточного Кавказа. Впервые был найден на Кавказе в Ставропольском крае (Urbanavichene, Urbanavichus, 2018), в настоящее время известен также из Адыгеи (Urbanavichus et al., 2020), Кабардино-Балкарии (Urbanavichus et al., 2021), Северной Осетии – Алании (Urbanavichene, Urbanavichus, 2019). За пределами Кавказа в России приводится для северных и центральных регионов европейской части (Urbanavichus, 2010).

Лишайник с евразиатско-североамериканским распространением, произрастает, в основном, в областях с умеренным климатом. Несмотря на широкий ареал, встречается нечасто и считается находящимся под угрозой исчезновения во многих европейских странах (Łubek, 2012). Как правило, вид встречается в малонарушенных лесных сообществах, вследствие чего рассматривается как индикаторный вид (Łubek, 2012). Занесен в Красную книгу Новгородской области со статусом уязвимого (Krasnaya..., 2015).

На Кавказе также встречается близкий вид *Biatoridium delitescens* (Arnold) Hafellner (Urbanavichene, Urbanavichus, 2016; Urbanavichus et al., 2020), который отличается менее развитым талломом (часто отсутствующим), короткими, широкими сумками с более крупными многочисленными спорами (Hafellner, 1994). На Кавказе *Biato-*

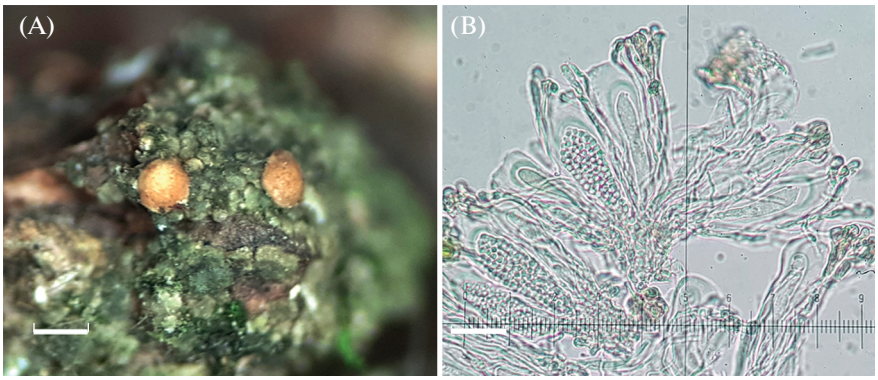


Рис. 1. A – *Biatoridium monasteriense* (шкала – 0.5 мм); B – сумки со спорами (шкала – 25 мкм).
Fig. 1. A – *Biatoridium monasteriense* (scale bar – 0.5 mm); B – asci with spores (scale – 25 μm).

ridium delitescens выявлен на коре клена, тогда как *B. monasteriense* отмечен на коре бука, барбариса, вяза, ивы, клена и осины.

Lepraria elobata Tønsberg – Гунибский район, Гунибское плато, 41°24'15.1" с.ш., 46°54'55.6" в.д., 1800 м над ур. м., березовый лес на склоне северной экспозиции. На коре березы в основании ствола, 26 V 2009 (DAG 1440). – На Кавказе вид известен из Краснодарского края (Krivorotov, 1997), Адыгеи (Urbanavichus, Urbanavichene, 2014), Кабардино-Балкарии (Urbanavichus et al., 2021), Северной Осетии – Алании (Urbanavichene, Urbanavichus, 2019). За пределами Кавказа в России приводится для северных и центральных регионов европейской части, севера и юга Урала, севера Дальнего Востока (Urbanavichus, 2010).

HPTLC: стиктовая и констиктовая кислоты, атранорин, зеорин, жирные кислоты.

Lepraria elobata предпочитает влажные, затененные местообитания. Произрастает на коре, древесине, реже на почве, мхах.

На Кавказе встречается вид *Lepraria finkii* (B. de Lesd.) R.C. Harris со схожим составом вторичных метаболитов. Он отличается хорошо развитой сердцевиной и зернистыми соредиями с выступающими гифами, тогда как у *L. elobata* сердцевина отсутствует, соредии мучнистые без выступающих гиф.

Lepraria vouauxii (Hue) R. C. Harris – Тляратинский район, окр. с. Салда (отроги Главного Кавказского хребта), 41°58'03.5" с.ш., 46°30'28.2" в.д., 1815 м над ур. м., ущелье реки Джоахор, сланцевые скалы по правому берегу реки. На сланцах в затененных условиях, 07 VII 2018 (DAG 1138). – На Кавказе известен из Краснодарского края (Himelbrant, Kuznetsova, 2002), Северной Осетии – Алании (Urbanavichene, Urbanavichus, 2019), Армении (Harutyunyan, Mayrhofer, 2009). За пределами Кавказа в России приводится для северных и центральных регионов европейской части, для Северного Урала и арктической Сибири (Urbanavichus, 2010).

HPTLC: 6-метиловый эфир паннаровой кислоты.

Как и многие виды из рода *Lepraria*, лишайник *L. vouauxii* не имеет четкой субстратной приуроченности, но примечательно, что все известные находки в пределах Кавказа связаны с древесным субстратом, тогда как в Дагестане вид произрастал на сланцевых скалах.

Muellerella hospitans Stizenb. (рис. 2) – Кайтагский район, окр. с. Турага (отроги хр. Джуфудаг), 41°57'24.1" с.ш., 47°46'53.2" в.д., 1500 м над ур. м., широколиственный лес. В апотециях лишайника *Bacidia rubella* (Hoffm.) A. Massal., растущего на коре клена, 10 VI 21 (DAG 1450). – Новый лихенофильный гриб для Восточного Кавказа. На Кавказе известен из Краснодарского края (Otte, 2004), Адыгеи (Urbanavichus, Urbanavichene, 2014), Северной Осетии – Алании (Urbanavichene, Urbanavichus, 2019), Ставропольского края (Zhurbenko, Kobzeva, 2014). За пределами Кавказа в России приводится для севера европейской части и арктической Сибири (Urbanavichus, 2010).

Лихенофильный гриб *Muellerella hospitans* известен почти исключительно в Северном полушарии, где он обычно растет в гимении видов *Bacidia fraxinea* Lönnr. и *B. rubella* (Zhurbenko, Kobzeva, 2016). Характеризуется округлыми, до эллипсоидных, одноклеточными коричневатыми спорами 2.5–3.5(4) × 2–2.5 мкм по 150–300 в сумках.

Ochrolechia parella (L.) A. Massal. – Гунибский район, Гунибское плато, 41°24'15.1" с.ш., 46°54'55.6" в.д., 1800 м над ур. м., березовый лес на склоне северной экспозиции. На скальных выходах под пологом леса, 26 V 2009, (DAG 1453). – На Кавказе вид известен из Грузии, Армении, Азербайджана, Северной Осетии – Алании (Barkhalov, 1983), Чеченской Республики (Zakutnova, Musina, 1986). В России приводится для арктической Си-

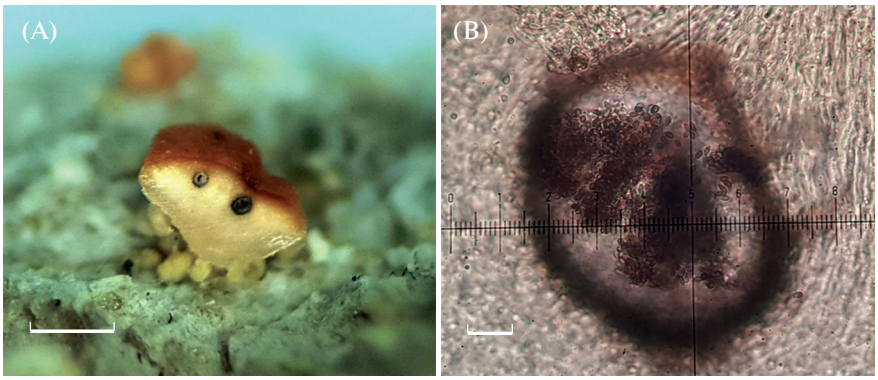


Рис. 2. A – перитеции *Muellerella hospitans* в гимении *Bacidia rubella* (шкала – 0.2 мм); B – споры *Muellerella hospitans* (шкала – 25 мкм).

Fig. 2. A – ascomata of *Muellerella hospitans* immersed in the hymenium of *Bacidia rubella* (scale bar – 0.2 mm); B – spores of *Muellerella hospitans* (scale – 25 μm).

бири, северных и южных областей европейской части, Урала, Дальнего Востока (Urbanavichus, 2010).

HPTLC: леканоровая и гирофоровая кислоты, атранорин, комплекс муроловых кислот.

Ochrolechia parella морфологически и химически неотличим от вида *O. pallescens*, часто встречающегося на Кавказе. Для этих таксонов характерны схожие вариации в развитии и окраске таллома. Но ключевым отличием видов является субстрат: *Ochrolechia parella* – эпилит, *O. pallescens* – эпифит. Некоторые авторы не считают их отдельными видами, но молекулярные исследования показали низкое сходство нуклеотидных последовательностей их ядерной ДНК, что позволяет не считать их конспецифичными (Kukwa, 2011).

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность И.Н. Урбанавичене (БИН РАН), за помощь в определении лишайниковых кислот. Исследования выполнены в рамках плановой темы ГорБС ДФИЦ РАН № АААА-А19-119020890099-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Arup U., Ekman S., Lindblom L., Mattsson J.-E. 2007. High performance thin layer chromatography (HPTLC), an improved technique for screening lichen substances. – The Lichenologist. 25 (1): 61–71. https://doi.org/10.1006/lich.1993.1018

[Barkhalov] Бархалов Ш.О. 1983. Флора лишайников Кавказа. Баку. 338 с.

Hafellner J. 1994. On *Biatoridium*, a resurrected genus of lichenized fungi (Ascomycotina, Lecanorales). – Acta Botanica Fennica. 150: 39–46.

Harutyunyan S., Mayrhofer H. 2009. A contribution to the lichen mycota of Armenia. – Bibliotheca Lichenologica. 100: 137–156.

Himelbrant D., Kuznetsova E. 2002. Lichens of the Subtropical Botanical Garden of Kuban' (Krasnodar region, Russian Caucasus). – Botanica Lithuanica. 8 (2): 153–163.

[Krasnaya...] Красная книга Новгородской области. 2015. СПб. 480 с.

[Krivorotov] Криворотов С.Б. 1997. Лишайники и лишайниковые группировки Северо-Западного Кавказа и Предкавказья (Флористический и экологический анализ). Краснодар. 201 с.

Kukwa M. 2011. The lichen genus *Ochrolechia* in Europe. Gdansk. 309 p.

Łubek A. 2012. Distribution and ecology of *Biatoridium monasteriense* J. Lahm ex Körb in Poland. – Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 81 (1): 29–32. https://doi.org/10.5586/asbp.2012.002

Otte V. 2004. Flechten, Moose und lichenicole Pilze aus dem nordwestlichen Kaukasus – erster Nachtrag. – Feddes Repertorium. 115 (1–2): 155–163. https://doi.org/10.1002/fedr.200311033

[Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2016. К лихенофлоре долины реки Шахе (Краснодарский край, Западное Закавказье). – Новости сист. низш. раст. 50: 243–256. https://doi.org/10.31111/nsnr/2016.50.243

[Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2018. К лихенофлоре Ставропольского края (Центральный Кавказ, Россия). – Новости сист. низш. раст. 52 (2): 417–434. https://doi.org/10.31111/nsnr/2018.52.2.417

[Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2019. К лихенофлоре Северо-Осетинского заповедника (Северная Осетия–Алания). I. Кластер "Шуби". – Новости сист. низш. раст. 53 (2): 349–368. https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.2.349

[Urbanavichus] Урбанавичюс Г.П. 2010. Список лихенофлоры России. СПб. 194 с.

Urbanavichus G., Urbanavichene I. 2014. An inventory of the lichen flora of Lagonaki Highland (NW Caucasus, Russia). – Herzogia. 27: 285–319. https://doi.org/10.13158/heia.27.2.2014.285

Urbanavichus G., Vondrák J., Urbanavichene I., Palice Z., Malíček, J. 2020. Lichens and allied non-lichenized fungi of virgin forests in the Caucasus State Nature Biosphere Reserve (Western Caucasus, Russia). – Herzogia. 33(1): 90–138.
https://doi.org/10.13158/heia.33.1.2020.90

[Urbanavichus et al.] Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н., Вондрак Я., Исмаилов А.Б. 2021. Эпифитные лишайники национального парка "Приэльбрусье" (Северный Кавказ, Россия). – Заповедная наука. 6 (4): 77–94.
https://doi.org/10.24189/ncr.2021.048

[Zakutnova, Musina] Закутнова В.И., Мусина Л.С. 1986. Лишайники Чечено-Ингушетии и их народохозяйственное использование. Грозный. 64 с.

Zhurbenko M.P., Kobzeva A.A. 2014. Lichenicolous fungi from Northwest Caucasus, Russia. – Herzogia. 27 (2): 377–396.
https://doi.org/10.13158/heia.27.2.2014.377

Zhurbenko M.P., Kobzeva A.A. 2016. Further contributions to the knowledge of lichenicolous fungi and lichenicolous lichens of the Northwest Caucasus, Russia. – Opuscula Philolichenum. 15: 37–55.

NEW RECORDS FOR LICHEN BIOTA OF DAGESTAN

A. B. Ismailov

Mountain Botanical Garden of DFRC RAS
M. Gadjieva Str., 45, Makhachkala, 367000, Russia
e-mail: i.aziz@mail.ru

Five species (*Biatoridium monasteriense*, *Lepraria elobata*, *L. vouauxii*, *Muellerella hospitans*, *Ochrolechia parella*) are reported as new to the lichen biota of Dagestan. The genus *Biatoridium* and species *Muellerella hospitans* were not previously known in the East Caucasus. Information on the distribution of each species in the Caucasus and Russia with data on localities and some comments is given.

Keywords: lichens, lichenicolous fungi, floristic records, East Caucasus, Russia

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is grateful to I.N. Urbanavichene (Komarov Botanical Institute RAS) for help with identification of lichen substances. The study was carried out within the framework of the research project of the Mountain Botanical Garden of DFRC RAS No. AAAA-A19-119020890099-4.

REFERENCES

Arup U., Ekman S., Lindblom L., Mattsson J.-E. 2007. High performance thin layer chromatography (HPTLC), an improved technique for screening lichen substances. – The Lichenologist. 25 (1): 61–71.
https://doi.org/10.1006/lich.1993.1018

Barkhalov Sh.O. 1983. Flora lishaynikov Kavkaza [The lichen flora of Caucasus]. Baku. 338 p. (In Russ.).

Hafellner J. 1994. On *Biatoridium*, a resurrected genus of lichenized fungi (Ascomycotina, Lecanorales). – Acta Botanica Fennica. 150: 39–46.

Harutyunyan S., Mayrhofer H. 2009. A contribution to the lichen mycota of Armenia. – Bibliotheca Lichenologica. 100: 137–156.

Himelbrant D., Kuznetsova E. 2002. Lichens of the Subtropical Botanical Garden of Kuban' (Krasnodar region, Russian Caucasus). – Botanica Lithuanica. 8 (2): 153–163.

Krasnaya kniga Novgorodskoy oblasti. 2015. [Red book of the Novgorod region]. St. Petersburg. 480 p. (In Russ.).

Krivorotov S.B. 1997. Lichens and lichen communities of the North-Western Caucasus (Floristic and ecological analyses). Krasnodar. 201 p. (In Russ.).

Kukwa M. 2011. The lichen genus *Ochrolechia* in Europe. Gdansk. 309 p.

Łubek A. 2012. Distribution and ecology of *Biatoridium monasteriense* J. Lahm ex Körb in Poland. – Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 81 (1): 29–32.
https://doi.org/10.5586/asbp.2012.002

Otte V. 2004. Flechten, Moose und lichenicole Pilze aus dem nordwestlichen Kaukasus – erster Nachtrag. – Feddes Repertorium. 115 (1–2): 155–163.
https://doi.org/10.1002/fedr.200311033

Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2016. Contribution to the lichen flora of the Shakhe River Valley (Krasnodar Territory, Western Transcaucasia). – Novosti Sistematiki Nizshikh Rasteniy. 50: 243–256 (In Russ.).
https://doi.org/10.31111/nsnr/2016.50.243

Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2018. Contributions to the lichen flora of the Stavropol Territory (Central Caucasus, Russia). – Novosti Sistematiki Nizshikh Rasteniy. 52 (2): 417–434 (In Russ.).
https://doi.org/10.31111/nsnr/2018.52.2.417

Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2019. Contributions to the lichen flora of the North Ossetia Nature Reserve (Republic of North Osetia – Alania). I. Cluster "Shubi". – Novosti Sistematiki Nizshikh Rasteniy 53 (2): 349–368 (In Russ.).
https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.2.349

Urbanavichus G.P. 2010. A checklist of the lichen flora of Russia. St. Petersburg. 194 p. (In Russ.).

Urbanavichus G., Urbanavichene I. 2014. An inventory of the lichen flora of Lagonaki Highland (NW Caucasus, Russia). – Herzogia. 27: 285–319. https://doi.org/10.13158/heia.27.2.2014.285

Urbanavichus G., Vondrák J., Urbanavichene I., Palice Z., Malíček J. 2020. Lichens and allied non-lichenized fungi of virgin forests in the Caucasus State Nature Biosphere Reserve (Western Caucasus, Russia). – Herzogia. 33 (1): 90–138. https://doi.org/10.13158/heia.33.1.2020.90

Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N., Vondrák J., Ismailov A.B. 2021. Epiphytic lichen biota of Prielbrusie National park (Northern Caucasus, Russia). – Nature Conservation Research. 6 (4): 77–94 (In Russ.). https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2021.048

Zakutnova V.I., Musina L.S. 1986. Lishayniki Checheno-Ingushetii i ikh narodnokhozyaistvennoe ispol'zovanie [Lichens of Checheno-Ingushetia and their national economic use]. Grozniy. 64 p.

Zhurbenko M.P., Kobzeva A.A. 2014. Lichenicolous fungi from Northwest Caucasus, Russia. – Herzogia. 27 (2): 377–396. http://dx.doi.org/10.13158/heia.27.2.2014.377

Zhurbenko M.P., Kobzeva A.A. 2016. Further contributions to the knowledge of lichenicolous fungi and lichenicolous lichens of the Northwest Caucasus, Russia. – Opuscula Philolichenum. 15: 37–55.

EDN: BKVWTM
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 9, с. 931–935

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

ПЕРВАЯ ДОСТОВЕРНАЯ НАХОДКА *CYPRIPEDIUM SHANXIENSE* (ORCHIDACEAE) В АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2022 г. Т. Н. Веклич[1,*], Н. А. Кочунова[1,]**

[1] *Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН*
2-й км Игнатьевского шоссе, Благовещенск, 650000, Россия

**e-mail: tbliznjuk@mail.ru*

***e-mail: taraninan@yandex.ru*

Поступила в редакцию 24.02.2022 г.
После доработки 08.05.2022 г.
Принята к публикации 12.05.2022 г.

На северо-востоке Амурской области в Зейском заповеднике обнаружено новое местонахождение *Cypripedium shanxiense* S.C. Chen (Orchidaceae), являющееся первым документированным местом произрастания вида на территории области. Приведены данные о численности особей и дана характеристика местообитания вида.

Ключевые слова: Cypripedium shanxiense S.C. Chen, Orchidaceae, Амурская область, Дальний Восток России

DOI: 10.31857/S0006813622070110

Cypripedium shanxiense S.C. Chen (Orchidaceae) – редкий вид с восточно-азиатским ареалом, охватывающим северо-восточный и центральный районы Китая, Корейский п-ов и Японию (о. Хоккайдо). В России встречается на юго-востоке Забайкальского края и на Дальнем Востоке России (юге и востоке Хабаровского и Приморского краев, юге о. Сахалин) (Averyanov, 1999; Vakhrameeva et al., 2014; Krasnaya..., 2017; Krasnaya..., 2019). По литературным данным вид отмечен и для юго-запада Амурской области (Averyanov, 1999), однако из-за отсутствующих современных сборов произрастание *C. shanxiense* на территории Амурской области В.М. Старченко считала сомнительным, приводя в конспекте флоры (Starchenko, 2008) вид под знаком “?” (рис. 1).

Достоверность произрастания *C. shanxiense* на территории Амурской области была подтверждена только в 2010 г. В.В. Якубовым (по устному сообщению и фотоматериалам), который обнаружил единственное растение с 4-мя генеративными побегами в Селемджинском районе, в 30 км западнее поселка Февральск. Растение произрастало на высоком левом берегу р. Селемджа, в лиственном лесу из *Betula platyphylla* Sukacz., *Populus tremula* L., *Alnus hirsuta* (Spach) Fisch. ex Rupr. с примесью темнохвойных пород – *Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim. и *Picea obovata* Ledeb. (рис. 1).

В 2019 г. при мониторинговых наблюдениях за популяцией *Cypripedium calceolus* L. на территории Зейского заповедника нами было обнаружено новое место произрастания *C. shanxiense* в Амурской области. В связи с невзрачностью цветков *C. shanxiense* и малозаметностью в природе, а также более поздним периодом цветения (в сравнении с *C. calceolus*), раннее не удавалось обнаружить этот вид в заповеднике (Veklich, 2016). Выявленное местонахождение находится значительно севернее предыдущего, обозначая северо-западный предел распространения вида (рис. 1).

В июне 2020 г. во время массового цветения *C. shanxiense* проведено специальное изучение ценопопуляции, в ходе которого установлена общая площадь, занимаемая популяцией – около 300 м^2. Выявлено 11 куртин, насчитывающих от 3-х до 32 побегов; всего ценопопуляция *C. shanxiense* представлена 112 побегами, среди которых 84 находились в фазе цветения и бутонизации (рис. 2). Находка *C. shanxiense* подтверждена гербарным образцом, хранящимся в Гербарии Амурского филиала Ботанического сада-института ДВО

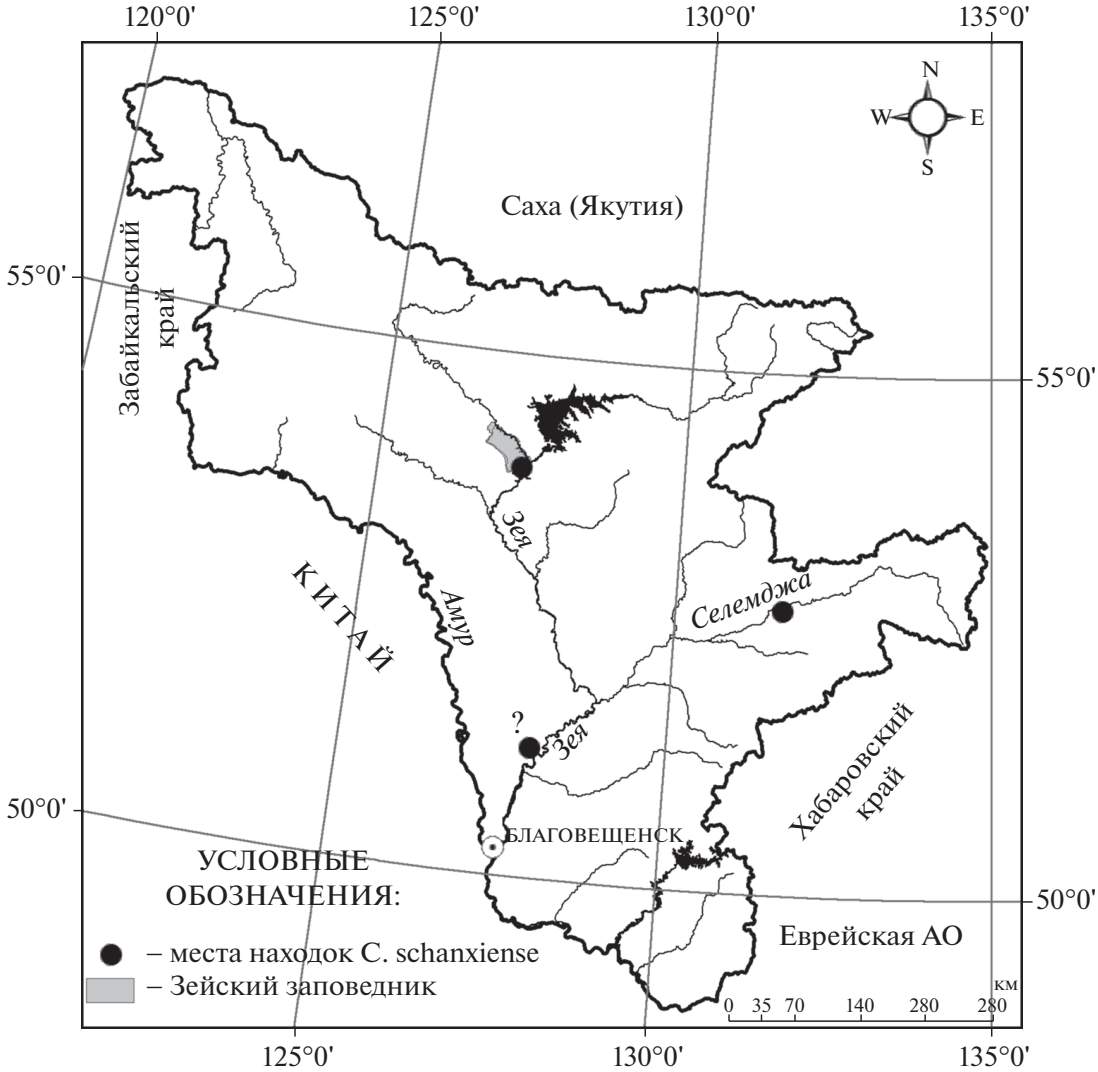


Рис. 1. Современное распространение *Cypripedium shanxiense* в Амурской области.
Fig. 1. Current distribution of *Cypripedium shanxiense* in the Amur Region. ● – Sites of findings of *Cypripedium shanxiense*, ▬ – Zeya Reserve.

РАН в г. Благовещенск (Амурская область, Зейский район, Зейский заповедник, 53°53'18.7"N 127°21'37.8"E, 342 м над ур. м., склон юго-восточной экспозиции левого берега залива Известковый, березово-лиственничный спирейно-разнотравный лес, 17 VI 2020. Т.Н. Веклич, Н.А. Кочунова – ABGI 123209 и отсканированным образцом, переданным на хранение в БИН РАН (LE01082538 https://en.herbariumle.ru/?t=occ&id=133878).

Изученные растения произрастали на каменистой почве с выходами известняка в нижней и средней части склона высокого берега Зейского водохранилища. Среднюю часть склона, наиболее крутую, занимает березово-лиственничный лес с участием *Tilia amurensis* Rupr. и *Populus tremula* L. Высота *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen. составляет 18–20 м, *Betula platyphylla* Sukaczev и *Populus tremula* – 15–17 м, *Tilia amurensis* – 12–14 м. Сомкнутость крон древостоя – 60%. Кустарниковый ярус образован преимущественно *Spiraea media* F. Schmidt с проективным покрытием до 25%. Травяной ярус представлен осоками (*Carex macroura* Meinsh., *C. falcata* Turcz., *C. vanheurckii* Muell. Arg.) и лугово-лесными разнотравными видами такими как: *Convallaria keiskei* Miq., *Galium boreale* L., *Polygonatum humile* Fisch. ex Maxim., *Adenophora sublata* Kom., *Campanula punctata* Lam., *Potentilla fragarioides* L., *Geranium maximowiczii* Regel et Maack, *Aquilegia parviflora* Ledeb. и др.

Рис. 2. *Cypripedium shanxiense* в Зейском заповеднике. 16 июня 2020 г.
Fig. 2. *Cypripedium shanxiense* in the Zeya Reserve. 16 June 2020.

В нижней части склона древостой более разреженный, хорошо выражен кустарниковый ярус (проективное покрытие до 70%). Из кустарников кроме *Spiraea media* местами в большом обилии встречается *Rosa acicularis* Lindl. Травяной покров образован вейником (*Calamagrostis barbata* V. Vassil.), осоками (*Carex macroura* Meinsh., *C. falcata* Turcz., *C. globularis* L.) и разнотравьем (*Polygonatum humile*, *Sanguisorba officinalis* L., *Saussurea recurvata* (Maxim.) Lipsch., *Convallaria keiskei*, *Bupleurum longiradiatum* Turcz., *Aster tataricus* L. и др.).

В целом экологические условия произрастания *C. shanxiense* на территории Амурской области являются характерными для вида, предпочитающего смешанные и лиственные леса в местах выходов известняков (Perner, Averyanov, 1995; Vakhrameeva et al., 2014; Krasnaya..., 2019). Исходя из литературных данных (Krasnaya..., 2017; Krasnaya..., 2019) обнаруженная нами популяция *C. shanxiense* является довольно крупной, как по занимаемой площади, так и по численности особей. Следует отметить, что отдельные куртины

насчитывали 20–32 побега, для сравнения, в Забайкальском крае общее количество побегов в куртинах во всех известных популяциях данного вида не превышает 7–10.

Несмотря на то, что популяция *C. shanxiense* довольно крупная и её местонахождение приходится на природоохранную территорию Амурской области – Зейский заповедник, учитывая произрастание растений на склоне, обращенном к Зейскому водохранилищу, популяция является уязвимой. Уязвимость популяции обусловлена подтоплением мест произрастания растений в нижней части склона при поднятии уровня воды в водохранилище. Лимитирующими факторами являются как смыв растений, так и их затенение в результате разрастания и смыкания кустарникового яруса вследствие выпада древостоя.

В связи с редкой встречаемостью и уязвимостью *C. shanxiense* на территории Амурской области, а также произрастанием на северо-западной границе своего ареала, считаем необходимым включить вид в Красную книгу Амурской области с охранным статусом 2 (уязвимый вид, численность которого сокращается в результате изменений условий существования или разрушения местообитаний).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны директору Зейского заповедника С.Ю. Игнатенко за помощь в организации полевых исследований, В.В. Якубову за сообщение о находке *C. shanxiense* и И.Г. Борисовой за составление картосхемы.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада-института ДВО РАН (№ 122040800085-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Averyanov] Аверьянов Л.В. 1999. Род башмачок – *Cypripedium* (Orchidaceae) на территории России. – Turczaninowia. 2: 5–40.

[Krasnaya...] Красная книга Забайкальского края. Растения. 2017. Новосибирск. 384 с.

[Krasnaya...] Красная книга Сахалинской области: растения, грибы. 2019. Кемерово. 351 с.

Perner H., Averyanov L. 1995. *Cypripedium shanxiense* Chen im Fernen Osten Russlands. – In: Die Orchidee. Bd. 46. S. 196–197.

[Starchenko] Старченко В.М. 2008. Флора Амурской области и вопросы ее охраны: Дальний Восток России. М. 228 с.

[Vahrameeva et al.] Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. 2014. Орхидные России (биология, экология и охрана). М. 437 с.

[Veklich] Веклич Т.Н. 2016. Сосудистые растения Зейского заповедника (Аннотированный список). – В кн.: Флора и фауна заповедников. М. Вып. 125. 96 с.

FIRST RELIABLE RECORD OF *CYPRIPEDIUM SHANXIENSE* (ORCHIDACEAE) IN AMUR REGION

T. N. Veklich[a,#] and N. A. Kochunova[a,##]

[a] *Amur Branch of the Boratical Garden-Institute FEB RAS*
2nd km of Ignatievskoe Hwy, Blagoveshchensk, Amur Region, 675000, Russia
[#]*e-mail: tbliznjuk@mail.ru*
[##]*e-mail: taraninan@yandex.ru*

The population of *Cypripedium shanxiense* S.C. Chen (Orchidaceae) was discovered in the northeast of the Amur Region in the Zeya Reserve. It is the first documented locality of the species in the region. Data on the species rarity and description of the habitat conditions are provided.

Keywords: Cypripedium shanxiense S.C. Chen, Orchidaceae, Amur Region, Far East of Russia

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to the Director of the Zeya Nature Reserve S.Yu. Ignatenko for the help in the organization of field studies, to V.V. Yakubov for the information on the *C. shanxiense* location, and to I.G. Borisova for compiling a map.

The work was carried out within the framework of the state task of the Botanical Garden-Institute of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (№ 122040800085-4).

REFERENCES

Averyanov L.V. 1999. Genus *Cypripedium* (Orchidaceae) in the Russias. – Turczaninowia. 2: 5–40 (In Russ.).

Krasnaya kniga Zabajkal'skogo kraya. Rasteniya [Red Book of the Trans-Baikal Territory. Plants]. 2017. Novosibirsk. 384 p. (In Russ.).

Krasnaya kniga Sahalinskoy oblasti: rasteniya, griby [Red Book of the Sakhalin Region: plants, mushrooms]. 2019. Kemerovo. 351 p. (In Russ.).

Perner H., Averyanov L. 1995. *Cypripedium shanxiense* Chen im Fernen Osten Russlands. – In: Die Orchidee. Bd. 46. S. 196–197.

Starchenko V.M. 2008. Flora of Amur Region and Problems of its Conservation: Far East of Russia. Moscow. 228 p. (In Russ.).

Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. 2014. Orchids of Russia (biology, ecology and protection). Moscow. 437 p. (In Russ.).

Veklich T.N. 2016. Vascular plants of the Zeya Reserve (Annotated list). – In: Flora and fauna of reserves. Moscow. Iss. 125. 96 p. (In Russ.).

EDN: JTDHSC
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 9, с. 936

Указатель новых названий растений
Index to new plant names

DOI: 10.31857/S0006813622090034

Algae

Aulacoseira makarovae **Genkal et I.S. Trifonova sp. nov.** 922