

ОБ ODONTOSCHISMA SPHAGNI (DICKS.) DUM. (HEPATICAE,
CERHALOZIACEAE) В РОССИИ, С КЛЮЧОМ И ОБСУЖДЕНИЕМ
ОТЛИЧИЙ РОССИЙСКИХ ВИДОВ ODONTOSCHISMA

ON ODONTOSCHISMA SPHAGNI (DICKS.) DUM. (HEPATICAE,
CERHALOZIACEAE) IN RUSSIA, WITH THE KEY AND CONSIDERATION OF
DIFFERENTIATION OF THE RUSSIAN SPECIES OF ODONTOSCHISMA

АЛЕКСЕЙ Д. ПОТЁМКИН¹

ALEXEY D. POTECHKIN¹

Abstract

Odontoschisma sphagni is reported from the Kaliningrad Province, West Russia. This is the first documented report of the species from the territory of Russia. Complete morphological description, ecological and geographical characteristics, key to the species of *Odontoschisma*, known from Russia, and distinctions from morphologically similar, when sterile, *Jamesoniella autumnalis* and *J. undulifolia* are provided. Differentiation of Russian species of *Odontoschisma* is considered. The strong overlap of variability of *O. elongatum* and *O. denudatum*, absence of reliable distinctions, except different pigmentation of plants and the middle lamellae, unstable distinctions in cuticle and asexual reproduction patterns, and vicarious distribution form a basis to distinguish *O. elongatum* as a subspecies *O. denudatum* subsp. *elongatum* (Lindb.) Potemkin comb. et stat. nov.

Резюме

Odontoschisma sphagni впервые достоверно приводится для России из Калининградской области. Даются полное описание, экологическая и географическая характеристики вида, ключ для определения видов *Odontoschisma*, известных в России, и отличия от морфологически сходных в стерильном состоянии *Jamesoniella autumnalis* и *J. undulifolia*. Обсуждаются отличия Российских видов *Odontoschisma*. *O. elongatum* рассматривается как подвид *O. denudatum* subsp. *elongatum* (Lindb.) Potemkin comb. et stat. nov.

В ходе обработки небольшой коллекции из Калининградской области, присланной М. Г. Напреенко для определения, в одном из образцов, условно помеченном как “? *Mylia anomala*”, был обнаружен новый для России вид – *Odontoschisma sphagni* (Dicks.) Dum. Хотя ранее вид приводился для Полярного Урала Зиновьевой (1973: 31), это указание очевидно является ошибочным, так как слишком изолировано от основного амфиатлантического ареала вида. В изученных материалах Л. А. Зиновьевой образец *O. sphagni* не был найден.

Поскольку данные о виде в отечественной литературе отсутствуют, привожу его описание на основании изучения образца из Калининградской области и литературных данных (Macvicar, 1926; Müller, 1951-58; Schuster, 1974;

Smith, 1990), которые, при отличии от российских, приводятся в квадратных скобках.

Odontoschisma sphagni (Dicks.) Dum.,
Recueil Observ. Jungerm.: 19. 1835. –
Jungermannia sphagni Dicks., Pl. Crypt. Brit.,
fasc. 1: 6, 1785. Рис. 1-2

Растения зеленые до красно-бурых, 0.7-1.5[2] мм шир., 1-2[8] см дл., с немногочисленными брюшными интеркалярными ветвями. Стебель с 2-3-слойной корой из мелких толстостенных клеток, отчетливо дифференцированных от крупных тонкостенных клеток сердцевины (Рис. 2: 1). Листья (Рис. 1: 2-6) почти черепичато до рыхло расположенных; цельные или мелко выемчатые на верхушке; с длиной, варьирующей от равной

¹ – Россия 197376 Санкт-Петербург, проф. Попова, 2, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН – V. L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Prof. Popov str., St. Petersburg 197376, Russia

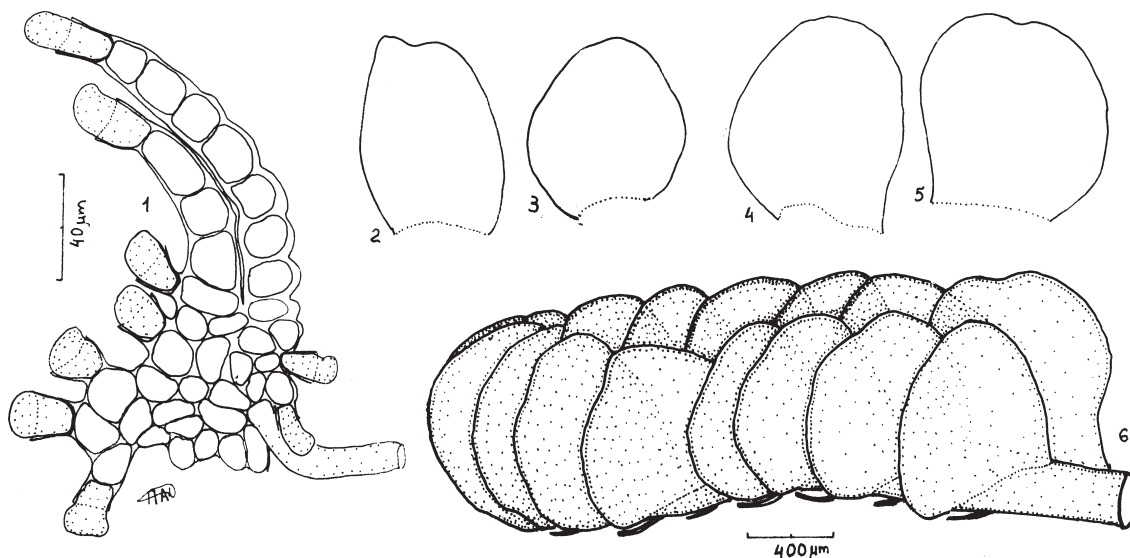


Рис. 1. *Odontoschisma sphagni* (Dicks.) Dum. (Напреенко, Яровикова, 11.10.1997): 1 – амфигастрий; 2-5 – листья; 6 – верхняя часть побега с хорошо развитыми амфигастриями.

Fig. 1. *Odontoschisma sphagni* (Dicks.) Dum. (from Napreenko, Yarovikova, 11.10.1997): 1 – underleaf; 2-5 – leaves; 6 – upper shoot sector with well-developed underleaves.

до значительно превосходящей ширину (отношение длины к ширине 1-1.4:1); не низбегающие; ± вогнутые, обычно с отчетливо загнутым внутрь краем, и выглядящие как окаймленные за счет более крупных наружных угловых утолщений краевых клеток, которые обычно не пигментированы, блестят и отражают свет, а также благодаря частой вытянутости краевых клеток перпендикулярно краю и развитию ими более толстых клеточных стенок (Рис. 2: 2, 3, 5, 6). Клетки края листа прямоугольные, 11-22 µm шир., 14-27 µm дл. и квадратные, 14-22 µm, с едва [до сильно] утолщенными стенками. Клетки середины листа с мелкими до средних слабо выпуклыми угловыми утолщениями стенок, субдиаметрические, 14-22(-25)[-32] µm (Рис. 2: 2-4). Срединная пластинка часто отчетливая. Клеточная полость округлая. Масляные тела (Рис. 2: 3) серые, грубозернистого строения, по (1)-2-4(-7) в клетках середины листа, крупные, колбасовидные, 4.5-7 x 11-17 µm и мелкие, ± шаровидные, 5-8 µm [в краевых клетках более мелкие и малочисленные]. Хлоропласты многочисленные, полностью заполняют

клеточную полость. Кутикула слабо папиллезная. Амфигастрии (Рис. 1: 1, 6) встречаются спорадически у верхушек побегов, мелкие, до 150 µm дл., обычно до 4 клеток шириной и 8 клеток длиной, при основании с многочисленными, характерно окаймленными в нижней части слизистыми папиллами.

[Выводковые почки по-видимому никогда не развиваются¹]

[Двудомное². Андроеи на брюшных интеркалярных ветвях, образованы 5-18 парами мелких одноантеридиальных густо расположенных 2-лопастных покровных листьев с шириной превышающей длину, нередко с зубцом при основании спинного края. Гинецеи на коротких брюшных интеркалярных ветвях; архегониальные покровные листья в 1.5-2 раза крупнее стерильных, овальные, на 0.3-0.5 длины разделены на узкотреугольные лопасти с острыми зубцами по краям; периантий складчатый в верхней половине, нечетко треугольный на срезе, постепенно суженный в зубчато-реснитчатое устье. Стенка коробочки 2-слойная. Споры 10-14 µm в диам., элатеры 10 µm в диам.]

¹ – Хотя выводковые почки были описаны Müller (1951-58) как 2-клеточные тонкостенные овальные, 12 x 20-23 µm, отсутствие их указаний в работах других гепатикологов и широкая изменчивость *O. denudatum* по характеру клеточной сети склоняют меня к точке зрения Gradstein (1972: 236), что это описание выводковых почек основывалось на материалах *O. denudatum* mod. *mesoderma*.

² – Кроме отдельных восточноамериканских популяций, характеризующихся автецией (Schuster, 1974).

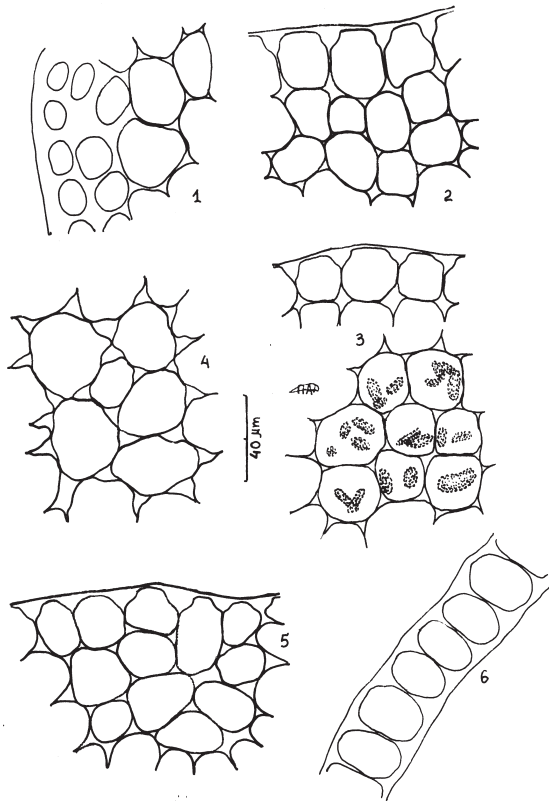


Рис. 2. *Odontoschisma sphagni* (Dicks.) Dum. (Напреенко, Яровикова, 11.10.1997): 1 – дорсо-латеральный участок среза стебля; 2 – краевые клетки верхней части листа, mod. *leptoderma-viridis*; 3 – краевые клетки верхней части листа и прилежащие к ним срединные клетки с масляными телами, mod. *leptoderma-viridis*; 4 – клетки середины листа, mod. *pachyderma-viridis*; 5 – краевые клетки верхней части листа, mod. *mesoderma-fusca*; 6 – краевые клетки в верхней части листа, при рассмотрении перпендикулярно краю листа, mod. *mesoderma-fusca*.

Fig. 2. *Odontoschisma sphagni* (Dicks.) Dum. (from Napreenko, Yarovikova, 11. 10. 1997): 1 – dorsolateral sector of stem cross section; 2 – marginal cells of upper leaf sector, mod. *leptoderma-viridis*; 3 – marginal cells of upper leaf sector and adjacent to them median cells with oil bodies, mod. *leptoderma-viridis*; 4 – median leaf cells, mod. *pachyderma-viridis*; 5 – marginal cells of upper leaf sector, mod. *mesoderma-fusca*; 6 – marginal cells of upper leaf sector, observed perpendicularly to leaf margin, mod. *mesoderma-fusca*.

Болотный вид, произрастающий обычно на сфагнуме и торфянистой почве, реже на сырой гумусированной почве, перегнивающих растительных остатках и гнилой древесине.

Вид имеет преимущественно европейское распространение, где известен от Исландии, Норвегии и Швеции на севере до Испании, Италии и Болгарии на юге. Восточная граница распространения проходит через Словакию и Польшу (Düll, 1983). К. Мюллер (Müller, 1951-58) не приводит *O. sphagni* для территории Германии, к которой до Второй мировой войны относилась Калининградская область. Вскоре после находки вида в Калининградской области, он был обнаружен мною в сборах N. Kalinauskaite из Литвы. Вид также отмечен для Мадеры и Азорских о-вов (Düll, l.c.). В Северной Америке *O. sphagni* достоверно известна только с Восточного побережья, с Ньюфаундленда и из штата Массачуссетс (Schuster, 1974).

НЕКОТОРЫЕ ИЗУЧЕННЫЕ ОБРАЗЦЫ: РОССИЯ. Калининградская область, Славский р-н, Боль-

шое Моховое болото, мочажинный комплекс в северной части болота, на кочке среди *Calluna*, на дегридурующем сфагнуме, с примесью *Kurzia pauciflora* (Dicks.) Grolle (Напреенко, Яровикова, 11.X.1997) (Гербарий Калининградского университета, LE). SWEDEN, Skane (Loefvander, 6-10-1911) (LE). DENMARK, Jutland (Holmen, 12.IV.1956) (LE). LITHUANIA, 1997 Kalinauskaite (LE). GERMANY, Neidersachsen, Kr. Westerstede (Düll, 23.I.1971) (LE). SLOVAKIA, Moravia (Duda, 9.VIII.1961) (LE). GREAT BRITAIN (Wallace 24.V.1960) (LE). CANADA, Newfoundland (Brassard 12150) (LE).

Приводимый ниже ключ для определения видов *Odontoschisma* (Dum.) Dum., известных в России, существенно отличается от ключа, предлагаемого Р. Н. Шляковым (1979), и построенного главным образом на различиях структуры угловых утолщений и главным образом срединной пластинки. Степень выраженности срединной пластинки часто очень изменчива. Так, у *O. denudatum*, согласно Шлякову (1979: рис. 37: 1), угловые утолщения достаточно однородные. Однако, согласно моим наблюдениям и рисункам Шюстера (Schuster, 1974: Fig. 468: 2, 5, 6), данный вид на непигментированных участках листьев нередко развивает утолщения с отчетливой срединной пластинкой, которые практически неотличимы от таковых на непигментированных участках листьев *O. elongatum*. В этой связи использование этого признака как основного диагностического становится сомнительным, особенно в случаях, когда встречаются слабопигментированные фор-

мы обоих видов.

Другой ключевой признак *O. denudatum*, характер кутикулы, труден для использования, поскольку *O. denudatum* нередко разбивает формы с практически гладкой кутикулой. В Северной Америке они представляют собой наиболее ацидофильную форму вида, встречающуюся в диапазоне рН 3.6-4.2 и описанную как *O. denudatum* var. *laevissima* Schust. (Schuster 1974).

Отличия по характеру вегетативного размножения весьма проблематичны и заключаются главным образом в степени редукции почкующихся листьев и частоте образования выводковых почек, что в значительной степени может предопределяться экологическими условиями. Частое развитие выводковых почек свойственно, по-видимому, практически всем популяциям *O. denudatum*. Вместе с тем, частота их развития у *O. elongatum* является признаком региональных популяций: выводковые почки часты у американских растений (Schuster, l.c.), но редки у российских.

На основании значительной изменчивости основных дифференциальных признаков видов *Odontoschisma*, наиболее рациональным представляется их отличие по комплексам не коррелирующих признаков, таких как характер пигментации, кутикулы, вегетативного размножения, клеточной сети и формы листьев. Существенное же перекрывание диапазонов морфологической и экологической изменчивости *Odontoschisma denudatum* и *O. elongatum*, отсутствие надежных отличительных признаков, кроме особенностей пигментации растений и срединной пластинки, а также нестабильных отличий по характеру кутикулы и вегетативного размножения являются доводами для рассмотрения последнего вида как подвида *O. denudatum*. В пользу подвидового ранга свидетельствует и викарирующий характер распространения этих таксонов. *O. denudatum* имеет преимущественно приокеаническое распространение, не заходит в Арктику и известна в горах в тропиках (Перу, Бразилия, Филиппины, Борнео – Gradstein & Vana, 1987). *O. elongatum* характеризуется циркумполярным гипоарктогорным распространением и наиболее обычна в Субарктике (Düll, 1983; Schuster, 1974).

Odontoschisma denudatum* subsp. *elongatum (Lindb.) Potemkin comb. et stat. nov. – *Odontoschisma denudatum* f. *elongatum* Lindb., Helsingfors Dagblad 45: [2] “*elongata*” 1874 (16 Feb.). – *O. denudatum* var. *elongatum* (Lindb.) Lindb., Not. Sölsk. Fauna Fl. Fenn. Förh. 13: 361. 1974 (Mar./May).

НЕКОТОРЫЕ ИЗУЧЕННЫЕ ОБРАЗЦЫ (LE):

Odontoschisma denudatum subsp. *denudatum*: РОССИЯ: Ленинградская область, Гатчинский р-н, п. Вырица (Абрамова, 1.VIII.1949); Вологодская область, Дарвинский заповедник (Немцева, 28.VI.1982). ESTONIA. Livland, Kreis Pernau (Mikutowicz, Bryotheca Baltica Nr. 463); Estland, Kreis Wiek, Insel Worms (Mikutowicz, Bryotheca Baltica Nr. 1). FINLAND. Savonia australis, 61°55' N 26°25' E (Lackström, 3.VII.1874); Hepaticae exsiccatae S.O. Lindbergii 272. ?AUSTRIA. Stiria superior. Mitterndorf prope Ausse; 1350 m.s.m. (Breidler, Flora exsiccata Austro-Hungarica 2340, as *O. denudatum* var. *elongatum*).

Odontoschisma denudatum subsp. *elongatum*: РОССИЯ. Karelia lagodensis, Hepaticae exsiccatae S.O. Lindbergii 315 as *O. denudatum*); п-ов Ямал, бассейн р. Матюйяхи (Ребристая, 7.VIII.1983); п-ов Ямал, 30 км к востоку от мыса Марре-Сале, р. Хахаяяха (Андреева, 10.VIII.1977); Южная Чукотка, Чаплинские Ключи (Афонина, VIII.1969, det. Duda as *O. denudatum*); Северная Корякия, озеро Майниц (Афонина, VIII.1984, det. Duda as *O. denudatum*). U.S.A. Alaska, Seward Peninsula (Potemkin, 92 059 01, 92 080 01, 92 088B 03 & 04).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ТАКСОНОВ *ODONTOSCHISMA*, ИЗВЕСТНЫХ В РОССИИ

1. Листья окаймленные (утолщения клеточных стенок краевых клеток листа развиты сильнее, чем у срединных); краевые клетки листа часто вытянуты перпендикулярно краю; угловые утолщения срединных клеток вогнутые или реже слабо выпуклые; выводковые почки неизвестны (см. сноску 1 на с. 000) . . . *O. sphagni*
1. Листья не окаймленные (краевые и срединные клетки листа обычно с одинаковыми утолщениями клеточных стенок);

- краевые клетки листа суббизодиаметрические или вытянутые вдоль края; угловые утолщения большей частью сильно выпуклые; выводковые почки известны 2
2. Вторичная пигментация клеточных стенок всегда отсутствует, растения беловато-зеленоватые или желтовато-зеленоватые¹; листья при обычно густом расположении ± полусферически выпуклые *O. macounii*
2. Вторичная пигментация клеточных стенок обычно развита, от желтоватой до черно-бурой или красной; листья, при густом расположении, умеренно, не полусферически выпуклые 3 (*O. denudatum*)
3. Срединная пластинка на пигментированных участках листьев отчетливая, темнее окрашена, чем прилежащие части утолщений стенок; кутикула гладкая; вторичная пигментация от желтоватой до бурой; выводковые почки ± редки; северный циркумполярный подвид, обычный в тундре *O. denudatum* subsp. *elongatum*
3. Срединная пластинка обычно неотчетливая, если выражена, не темнее прилежащих частей утолщений стенок; кутикула папиллозная до гладкой; вторичная пигментация от желтоватой до красно-бурой или красной; выводковые почки обычно развиты; более южный и приокеанический подвид, не заходящий в тундру, в России распространенный на юг от средней тайги *O. denudatum* subsp. *denudatum*

Несмотря на кажущуюся легкость отделения *O. sphagni* от других видов рода, возможны серьезные трудности при дифференциации вида от *O. denudatum* subsp. *denudatum*, занимающей аналогичные экологические ниши и характеризующейся широким диапазоном изменчивости по характеру клеточной сети. Согласно личным наблюдениям и данным Gradstein (1972: 238), *O. denudatum* может развивать не только mod. *pachyderma*, но и mod. *mesoderma* и mod. *leptoderma*. Последние

две модификации могут быть спутаны с *O. sphagni* главным образом из-за сравнительно мелких угловых утолщений, а также иногда из-за более крупных наружных угловых утолщений краевых клеток листа. Отличиями таких форм являются наличие выводковых почек и обычно папиллозная кутикула, заметная по краю листа. Mod. *pachyderma* иногда, в результате слияния крупных угловых утолщений, развивает утолщенные стенки краевых клеток, чем может напоминать *O. sphagni*. Краевые клетки в подобных случаях однако преимущественно вытянуты вдоль, а не поперек края листа, как у *O. sphagni*.

По размерам растений и клеток, пигментации, спорадически встречающимся мелковымчатым на верхушке листьям и амфигастриям, иногда развивающимся только у верхушек побегов, а также сходному экологическому поведению *O. sphagni* может быть спутана с *Jamesoniella autumnalis* (DC.) Steph. и, особенно *J. undulifolia* (Nees) K. Müll., от которых отличается в стерильном состоянии окаймленными листьями с вогнутым внутрь краем, более крупными и малочисленными масляными телами, четко очерченной 2–3-слойной корой из мелких толстостенных клеток, развитием характерных слизистых папилл на амфигастриях, а также брюшных интеркалярных ветвей. От экологически близкой *Mylia anomala* (Hook.) S. Gray, с которой вид был спутан в сборах из Калининградской области, *O. sphagni* отличается значительно более мелкими размерами растений и клеток, а также относительно некрупными угловыми утолщениями клеток; отсутствием выводковых почек и часто амфигастриев; окаймленными листьями и рядом других признаков. У всех перечисленных видов периантии и андроцеи развиваются на главном стебле, а не на брюшных интеркалярных ветвях, как у *O. sphagni*.

В заключение выражаю благодарность М.Г. Напреенко за предоставленные материалы.

¹ – Желтоватая окраска растений обуславливается не вторичной пигментацией клеточных стенок, а особенностями светопреломления.

ЛИТЕРАТУРА

- DÜLL, R. 1983. Distribution of the European and Macaronesian liverworts (Hepaticophytina). – *Bryol. Beitr.* **2**: 1-115.
- GRADSTEIN, S. R. 1972. Een taxonomische studie van *Odontoschisma denudatum* en *O. sphagni* in Nederland. – *Lindbergia* **1**: 234-240.
- GRADSTEIN, S. R. & J. VANA. 1987. On the occurrence of Laurasian liverworts in the tropics. – *Mem. New York Bot. Gard.* **45**: 388-425.
- MACVICAR, S. M. 1926. The student's handbook of British hepatics. 2nd ed. *Eastbourne*, 493.
- MÜLLER, K. 1951-58. Die Lebermoose Europas (Musci hepatici). Lf. 1-9. – In: *Rabehorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich u.d. Schweiz. Leipzig*, **6**(3), 1365.
- [SCHLJAKOV, R. N.] ШЛЯКОВ, Р. Н. 1979. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 2. Печеночники: гербертовые-геокаликсовые. – [Liverworts and hornworts of the North of the USSR. Iss. 2. Liverworts: Herbertaceae-Geocalycaceae] *Л., Наука [Leningrad, Nauka]*, 191.
- SCHUSTER, R. M. 1974. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. – *New York-London, Columbia Univ. Press* **3**, 880.
- SMITH, A. J. E. 1990. The liverworts of Britain and Ireland. – *Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney, Cambridge Univ. Press.*, 362.
- [ZINOVJEVA, L. A.] ЗИНОВЬЕВА, Л. А. 1973. К флоре печеночных мхов Полярного и Северного Урала. – [On the hepatic flora of the Polar and North Urals] *Уч. записки Перм. Гос. ун-та [Uchenye Zapiski Perm. Gos. Univ.]* № 263: 14-37.