

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

ACADEMIA SCIENTIARUM ROSSICA
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

Том 29

NOVITATES SYSTEMATICAE PLANTARUM NON VASCULARIUM

Tomus XXIX

Санкт-Петербург (Petropolis)
„Наука”

1993

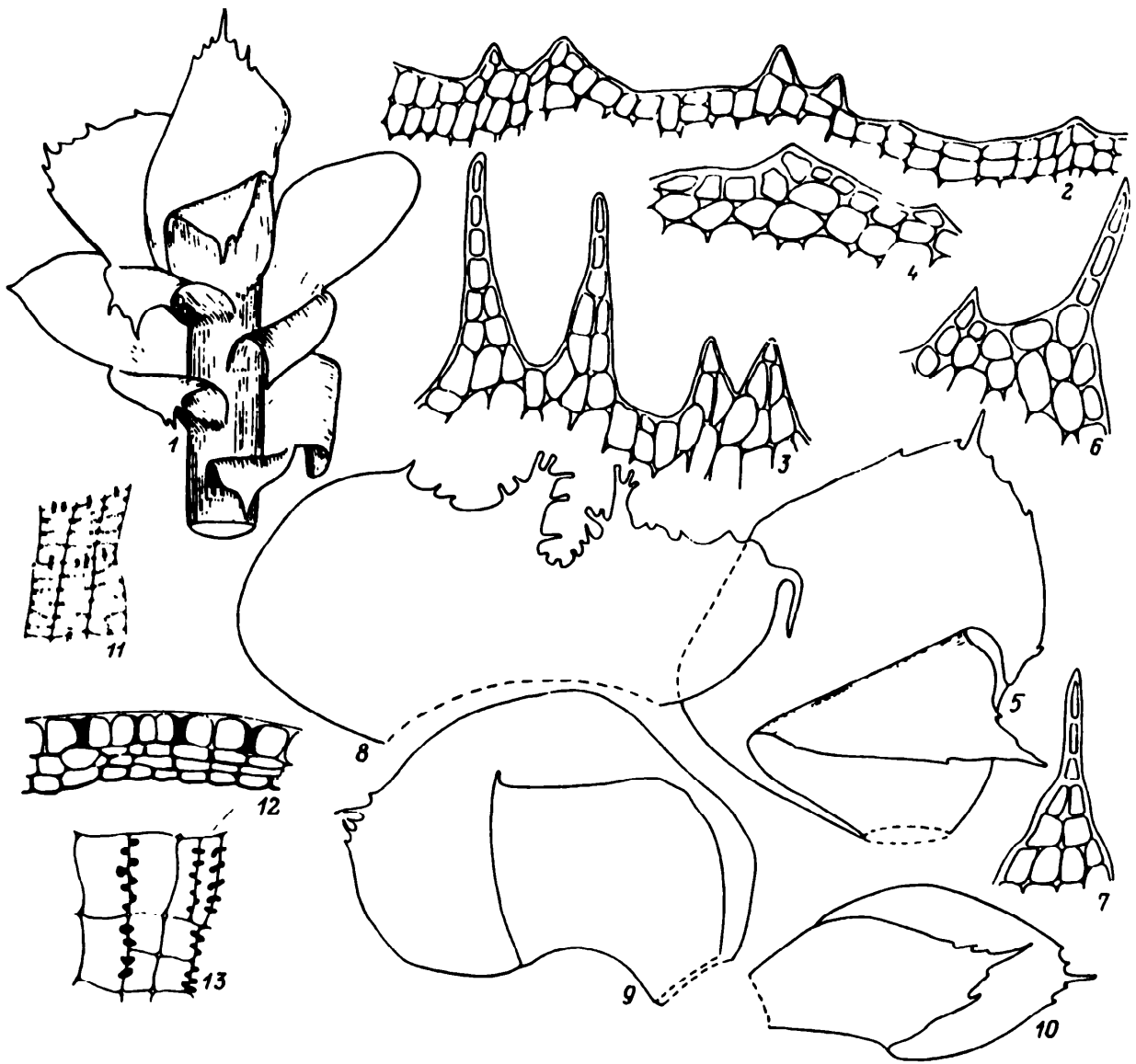
ЗАМЕТКИ О ВНУТРИВИДОВОЙ ТАКСОНОМИИ,
РАЗМНОЖЕНИИ И СИНОНИМИКЕ *SCAPANIA SCANDICA*
(H. ARN. ET BUCH) MACV.
(ПО ЯМАЛЬСКИМ МАТЕРИАЛАМ)

DE TAXONOMIA INTRASPECIFICA, MULTIPLICATIONE
AC SYNONYMIA *SCAPANIAE SCANDICAE* (H. ARN. ET BUCK)
MACV. SECUS MATERIES E PENINSULA YAMAL NOTULA

Scapania scandica (H. Arn. et Buch) Macv. представлена на Ямале 3 разновидностями: типовой, var. *argutedentata* Buch и var. *grandiretis* (Schljak.) Schljak. Типовая разновидность – наиболее широко распространенный на Ямале таксон рода *Scapania*. Другие две разновидности редки: var. *argutedentata* известна только из среднего течения р. Хевесё (68° 35' с. ш., 73° 20' в. д.), а var. *grandiretis* – только из басс. р. Силяхи, правого притока р. Харасавэй (71° 35' с. ш., 71° 29' в. д.). Первая из них ранее для СССР не приводилась и была известна из Центральной и Западной Европы, а также из Гренландии (Buch, 1928; Schuster, 1974, 1988). Указание var. *grandiretis* – первое после ее описания. Ранее разновидность была известна только из восточной части Кольского п-ова (Шляков, 1971, 1981a).

S. scandica var. *argutedentata* Buch. – Отмечена в нижней части крутого разнотравного склона и на вертикальных уступах сырого, с сочащейся водой, суглинистого откоса обвалившегося берега реки. В качестве сопутствующих печеночников встречены: *Lophozia opacifolia* Meyl., *L. savicziae* Schljak., *Blasia pusilla* L., *Nardia geoscyphus* (De Not.) Lindb., *Jungermannia sphaerocarpa* Hook., *Anthelia juratzkana* (Limpf.) Trev., *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dum., *C. pleniceps* (Aust.) Lindb., *Pleurocladula albescens* (Hook.) Gro.

В настоящей работе данный таксон рассматривается в ранге разновидности, а не формы, как предлагает Шустер (Schuster, 1974), поскольку наблюдения за ямальскими растениями свидетельствуют о довольно существенной обособленности его от типовой разновидности. Так, устье периантия у var. *argutedentata* часто со значительно более длинными, чем у var. *scandica*, зубцами (до 7 клеток длиной, с однорядным окончанием до 4 клеток длиной, в основании до 3 клеток шириной – см. рисунок, 3); верхушки лопастей листьев (особенно дорсальных) обычно более сильно заострены, чем у типовой разновидности (длина однорядных заострений дорсальных лопастей 3–5(6) клеток – рисунок, 7), причем длина однорядного заострения, очевидно, не коррелирует с интенсивностью образования выводковых почек и связанной с ней зубчатостью листьев по краю: на побегах со слабым образованием выводковых почек и без них листья часто



Scapania scandica (H. Arn. et Buch) Macv. var. *argutedentata* Buch: 1 – верхняя часть крупного побега, 2, 3 – участки устьев периантиев, 4 – верхушка вентральной лопасти листа, 5 – мужской покровный лист, 6, 7 – верхушки вентральной и дорсальной лопастей листа, 8 – видоизмененный от почкования лист с редуцированными лопастями, 9, 10 – листья, 11 – внутренний слой стенки коробочки, 12 – поперечный срез стенки коробочки, 13 – наружный слой стенки коробочки.
Ориг.

почти цельнокрайные, но с однорядным заострением лопастей до 4–6 клеток длиной; даже у растений, произрастающих на открытых местах, полностью отсутствует пурпурная пигментация и лишь очень слабо развита бурая, более того, у мужских растений брюшные основания антеридиальных покровных листьев полностью лишены пурпурного пигмента. Характерной чертой ямальских растений является отогнутость дорсальных, а иногда и вентральных лопастей листьев, что нехарактерно для var. *scandica* (см. рисунок, 5). Хотя переходные формы между обеими разновидностями встречаются (см., например, 2 и 3, 4 и 6 на рисунке), что служит Шустеру (Schuster, 1974) основанием для понижения таксономического ранга var. *argutedentata*, их природа неясна. Возможно, в данном случае имеет место лишь перекрывание диапазонов модификационной изменчивости двух генетических обособленных близкородственных таксонов.

S. scandica var. *argutedenta* встречается на Ямале со спороношением. Спорогоны у *S. scandica* s. l. развиваются редко. Известно лишь сообщение Шюстера (Schuster, 1988) о спороношении вида в южной Гренландии. Описания спорогонов, по имеющимся сведениям, в литературе отсутствуют, поэтому привожу их подробную характеристику. Коробочка коричневая, с 3–4-слойной стенкой (см. рисунок, 12), сходной по строению с таковой *S. curta* (Mart.) Dum. Клетки наружного слоя стенки коробочки 20–50 × 17–25 мкм, с узловатыми утолщениями, развитыми на продольных окрашенных стенках, чередующихся с неокрашенными, лишенными утолщений. Не окрашены и поперечные клеточные стенки (13). Клетки внутреннего слоя стенки коробочки 25–40 × 17–25 мкм, с неполными или местами полными полукольчатыми утолщениями стенок (11). Ножка коробочки 8 клеток в диаметре, 29–30 клеток по окружности. Споры коричневые, тонкопапиллозные, 9–11 мкм в диам. (единичные продолговатые до 14 мкм). Элатеры 2-спиральные, отдельные 3- или частично 3-спиральные, 6–9 мкм в диам. и (70)100–150 мкм дл.

S. scandica var. *grandiretis* (Schljak.) Schljak. – Отмечена на пятнах в пятнистых тундрах. В качестве сопутствующих печеночников встречены *S. scandica* var. *scandica*, *S. curta*, *Jungermannia obovata* Nees s. l., *J. sphaerocarpa* var. *nana* (Nees) Frye et Clark, *Lophozia savicziae*, *L. groenlandica* (Nees) Macoun sensu Schljak., *L. major* (C. Jens.) Schljak., *Anastrophyllum minutum* (Schreb.) Schust., *Nardia geoscyphus*, *Barbilophozia rubescens* (Schust. et Damsh.) Kartt. et Söderst., *Cephalozia bicuspidata*. Растения стерильные, с выводковыми почками.

Поскольку данное указание разновидности второе на земном шаре и сведения о ней ограничены фактически только первоописанием, интерес представляло сравнение ямальских растений с типовым материалом, а также var. *scandica* и var. *grandiretis* между собой. Принципиальных отличий между изотипом *S. scandica* var. *grandiretis*, хранящимся в гербарии Отдела низших растений БИНа АН СССР, и ямальскими растениями не обнаружено. Однако клетки середины свободной лопасти у ямальских растений несколько более мелкие, 22–28(31) × 17–22(25) мкм, а краевые более изменчивые по размерам, (14)17–28 × 11–17 мкм (часто встречаются вытянутые вдоль края). Клетки верхушек лопастей листьев до 28 мкм шир., а выводковые почки до 28 мкм дл. и 14 мкм шир. Изучение ямальских растений и изотипа позволило выделить некоторые дополнительные признаки, не указанные автором разновидности (Шляков, 1971, 1981a). Киль у var. *grandiretis* часто сильнее развит, чем у var. *scandica*. Он широко 2–4-слойный при основании листьев, иногда местами крыловидный, постепенно переходящий в дистальной части в 1-слойный. Брюшное низбегание листьев у растений данной разновидности значительно более отчетливое, чем у var. *scandica*, легко различимое. Кроме того, у растений var. *grandiretis* часто (но не всегда) более грубозубчатые листья и более грубопапиллозная кутикула, угловые утолщения клеточных стенок листьев также часто более крупные, узловатые.

Характер изменчивости данной разновидности аналогичен таковому *var. scandica*. Растения из изученных образцов варьируют от *mod. laxifolia-mesoderma-subcolorata-immarginata* (фенотип *S. scandica* s. str.) до *mod. densifolia-pachyderma-colorata-marginata* (фенотип *S. parvifolia* Warnst.). У растений последней модификации листья по краю (или только зубцы) обычно обесцвечены. Видоизменения почкующихся листьев, описанные ниже, аналогичны таковым *var. scandica*. Они отмечены как у ямальских растений, так и у растений с Кольского п-ова.

Сравнение *S. scandica* *var. grandiretis* и *S. scandica* *var. scandica* показало, что: 1) основные метрические пропорции (отношение длины кия листа к длине вентральной лопасти, соотношение ширины и длины каждой из лопастей и их относительные размеры, разница лопастно-стеблевых углов и изменчивость величины килево-стеблевого угла) у обоих таксонов одинаковы; 2) другие же признаки (размеры растений, клеток и выводковых почек, длина брюшного избегания листа, характер кутикулы, зубчатость края листа и т. п.) пропорционально усилены; 3) обе разновидности имеют одинаковый характер изменчивости и сходные экологические требования (на Ямале встречены вместе). В связи с этим можно предположить, что *S. scandica* *var. grandiretis* является автополиплоидом *S. scandica* *var. scandica*, чему, однако, требуется подтверждение на хромосомном уровне.

Первоначально я (Грибова, Потемкин, 1988; Потемкин, 1989), следуя трактовке, принятой большинством авторов (Buch, 1928; Arnell, 1956; Müller, 1956; Schuster, 1974, и др.), рассматривал *S. scandica* s. str., не принимая предложенное Р. Н. Шляковым (1981а) объединение вида с *S. parvifolia*. При этом большинство образцов вида было отнесено к *S. parvifolia*. Однако изучение обширного гербарного материала показало, что признаки, на основании которых производится разделение *S. scandica* s. str. и *S. parvifolia*, у растений ямальской популяции встречаются в самых разнообразных сочетаниях, т. е. наследуются несопряженно, на что обращали внимание и другие авторы (Schuster, 1974; Schuster, Damsholt, 1974; Шляков, 1981б). Кроме того, *S. scandica* *var. argutedentata* представлена на Ямале большей частью формами с хорошо развитым бордюром, а *S. scandica* *var. grandiretis* в одном образце встречена в виде набора форм, часть из которых, по принятой большинством авторов трактовке, должна быть отнесена к *S. scandica* s. str., а часть — к *S. parvifolia*. Помимо этого, у фенотипов *S. parvifolia* *var. parvifolia* и *S. parvifolia* *var. grandiretis* Schljak., а также *S. scandica* *var. argutedentata* нередко развивается диморфизм листьев, характерный для *S. scandica* *var. dimorpha* Schust. Все это говорит о конспецифичности *S. scandica* s. str. и *S. parvifolia*.

У всех разновидностей *S. scandica* s. l. были прослежены последовательные стадии редукции почкующихся листьев. В норме почко-

вание ведет к образованию зубцов по краю листа. Кроме того, почкование может задерживать развитие вентральной лопасти листа (тогда листья становятся равнолопастными – см.: Шляков, 1971, рис. 4, 2), вызывать рожковидное вытягивание верхушек лопастей нормальных листьев (при этом вытянутые участки образованы сильно удлинёнными клетками), а также листьев с укороченной вентральной лопастью (см. также: Schuster, Damsholt, 1974) и в крайнем случае вести к образованию сильно редуцированных почкующихся листьев, как у *S. scandica* var. *dimorpha* (см. рисунок, 8; Schuster, 1974, fig. 394, 8). Кроме того, возможно разделение дорсальной лопасти на 2 доли или 2 рожковидных почкующихся участка. Изложенные факты дают основания полагать, что var. *dimorpha* не имеет таксономического значения. Развитие диморфизма, а точнее полиморфизма, листьев связано, по-видимому, с разной интенсивностью образования выводковых почек в разные периоды вегетации: чем интенсивнее почкование – тем сильнее видоизменение листьев.

Шляков (1981a) низводит *S. parvifolia* до *S. scandica* f. *parvifolia* (Warnst.) Schljak., рассматривая ее как mod. *densifolia-pachyderma-colorata*, а f. *scandica* как mod. *laxifolia-leptoderma-viridis*. Я же, признавая конспецифичность *S. scandica* и *S. parvifolia*, отказываюсь от выделения данных форм из-за несопряженного наследования признаков, по которым они выделяются. В качестве иллюстрации можно привести следующие примеры: под слоевищами листоватых лишайников были отмечены растения mod. *leptoderma-viridis* с чрезвычайно тонкостенными срединными клетками листьев, практически без угловых утолщений стенок, но с вполне дискретным бордюром из более мелких клеток с утолщенными стенками; с другой стороны, на незадерненных почвах в условиях интенсивного освещения встречаются растения mod. *parvifolia-pachyderma-colorata*, бордюры у которых практически не выражен, как у аналогичных форм *S. cuspiduligera* (Nees) K. Müll. и *S. zemljae* S. Arn.

Литература

- Грибова С. А., Потемкин А. Д. К флоре печеночных мхов междуручья рек Томбой-яха и Сё-яха (Центральный Ямал) // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 5. – Потемкин А. Д. Печеночные мхи арктических тундр Ямала // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 6. – Шляков Р. Н. Две новые крупноклеточные разновидности печеночников // Новости систематики низших растений. Л., 1971. Т. 8. – Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Л.: Наука, 1981a. Вып. 4. – Шляков Р. Н. Номенклатурные заметки о некоторых таксонах печеночников // Новости систематики низших растений. Л., 1981b. Т. 18. – Arnell S. Hepaticae // Illustrated moss flora of Fennoscandia. I. Lund, 1956. – Buch H. Die Scapanien Nordeuropas und Sibiren. II. Systematischer Teil. // Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol. 1928. Т. 3, N 1. – Müller K. Die Lebermoose Europas (Musci hepatici). Lf. 7 // Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Leipzig, 1956. Bd 6. – Schuster R. M. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. New York; London, 1974. Vol. 3. – Schuster R. M. The Hepaticae of South Greenland // Beih. Nova Hedwigia. 1988. Bd 92. – Schuster R. M., Damsholt K. The Hepaticae of West Greenland from ca. 66° N to 72° N // Medd. Grønland. 1974. Bd 199, N 1.