

The substrate ecology of epiphytic lichens in Pskov is discussed. Among 73 lichen species, 35 are collected on 18 woody species introduced from North America, 30 lichen species on 27 species from Asia, 35 on 22 species from Europe. 61 lichen species are found on 25 species of aboriginal trees and shrubs. Thus, lichens distinctly prefer the indigenous trees as a substrate.

УДК 582.331.3(574.4 + 571.1/5)

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 8

© В. А. Бакалин,¹ Г. С. Таран²

РОД *RICCIA* (*HEPATICAЕ*) В СИБИРИ И ВОСТОЧНОМ КАЗАХСТАНЕ

V. A. BAKALIN, G. S. TARAN. THE GENUS *RICCIA* (*HEPATICAЕ*) IN SIBERIA AND THE EAST KAZAKHSTAN

¹ Полярно-Альпийский ботанический сад-институт Кольского НЦ РАН
184256 Мурманская обл., Кировск-6, Ботанический сад
Факс (81531) 53007

E-mail: v_bak@aprec.ru

² Югорский научно-исследовательский институт информационных технологий
628011 Тюменская обл., Ханты-Мансийск, ул. Мира, 151
Факс (34671) 52519

E-mail: gtaran@mail.ru

Поступила 15.05.2003

Окончательный вариант получен 01.03.2004

Проведен анализ распространения видов рода *Riccia* L. на территории Сибири и Восточного Казахстана. Всего на этой территории было выявлено 10 видов, два из которых — *R. canaliculate* Hoffm. и *R. lamellosa* Raddi — приводятся для нее впервые. Рассмотрены отличия всех выявленных таксонов от морфологически близких. Даны экологическая характеристика основных местообитаний видов *Riccia* в изученном регионе и оценка их встречаемости на речных отмелях. Составлен ключ для определения видов рода *Riccia*, известных из Сибири и Среднеазиатской части СНГ.

Ключевые слова: *Riccia*, *Ricciaceae*, *Hepaticeae*, Сибирь, Восточный Казахстан, экология *Riccia*.

Riccia L. является довольно крупным родом печеночников (*Hepaticeae*) и включает около 100 видов. Род в целом характеризуется следующими чертами: гаметофит имеет слоевищное строение; слоевища дихотомически разветвленные, обычно в форме розеток или полурозеток; основная ткань состоит из однородных клеток без масляных телец; антеридии и архегонии погружены в слоевище; спорогонии без оберток, чрезвычайно редуцированы, не имеют ножки и стопы и также являются погруженными; брюшные чешуйки без масляных телец. Виды рода в подавляющем большинстве однолетние, если многолетние, то полностью, кроме верхушек, отмирающие в неблагоприятный период года (зимой или во время летней засухи). По экологии это обычно напочвенные растения, поселяющиеся на сезонно увлажняемых участках суши (в наших местах это преимущественно речные отмели), отдельные виды водных.

Изучение рода *Riccia* проводилось многими исследователями. Наиболее значительные региональные обработки были выполнены К. Miiller (1952) по Западной Европе, S. Jovet-Ast (1986) по Средиземноморью, S. Arnell (1956) по Фенноскандии, R. M. Schuster (1992) по восточной части Северной Америки. В России много лет исследованием рода *Riccia* занималась К. И. Ладыженская (1952, 1961а, б, 1970 и др.). Наиболее значимой обработкой рода для северных районов России является определитель «Печеночные мхи Севера СССР» (Шляков, 1982).

Были изучены собственные сборы видов *Riccia* из различных районов Сибири и Восточного Казахстана, а также материалы гербариев КРАВГ (Полярно-Альпийский ботанический сад-институт, Кировск), МНА (Главный ботанический сад, Москва) и МГУ (Московский государственный университет). Некоторые образцы были предоставлены нам Н. А. Константиновой и А. Ю. Королюком. Всего изучено около 60 образцов *Riccia* с изучаемой территории и более 100 из других регионов России.

Экологическая характеристика основных местообитаний видов рода *Riccia* в Сибири и Восточном Казахстане

По экологической приуроченности виды *Riccia* на исследованной территории можно разделить на три группы: водные, подовые и отмельные.

К водным относятся *Riccia fluitans* L. и *R. rhenana* Lorb. Они предпочитают водоемы или участки водоемов, защищенные от ветров и волн высокорослой растительностью: деревьями, кустарниками, зарослями гелофитов.

Подовый вид *Riccia lamellosa* Raddi собран только один раз, в Бурятии (Боргойская степь) наднище небольшого понижения, степного пода, после высыхания эфемерного водоема, покрывавшего его в начале лета.

В группу отмельных включены остальные виды: *Riccia frostii* Austin, *R. cavernosa* Hoffm., *R. canaliculata* Hoffm., *R. glauca* L., *R. bifurca* Hoffm., *R. sorocarpa* Bisch., *R. huebeneriana* Lindenb.

Основные местообитания отмельных риччий — низкие илистые, илисто-песчаные и илисто-галечные речные отмели. Подобные участки наиболее обычны в низовых частях островов и причлененных к берегу низких аллювиальных массивов, или побочней. В наиболее влажные или многоводные годы некоторые из отмельных риччий можно встретить на более высоких уровнях поймы на разрезженных и переувлажненных участках грунтовых дорог. Изредка они отмечаются на сырых грунтовых дорогах за пределами пойм.

Для успешного развития риччий на поверхности субстрата должен быть выражен илистый покров. Толщина его может варьировать от нескольких миллиметров до десятков сантиметров. Наиболее мощные отложения илов характерны для отелей средней и нижней Оби в таежной зоне; на равнинах лесостепной зоны в поймах преобладают илисто-песчаные отложения, а в предгорных районах весьма обычны отмели, сложенные преимущественно галечным аллювием. Другое необходимое условие успешного развития — высокая освещенность местообитаний. Отмельные риччий приурочены к поймам более или менее крупных рек (Обь, Енисей, Чумыш, Чарыш, Бия, Ларьеган, Селенга и др.), где формируются достаточно обширные и хорошо освещенные отмельные площадки.

Не отличаясь высокой конкурентной способностью, риччий тяготеют к низким, или межнным отмелям, которые мало пригодны для более сильных соперников — сосудистых многолетников. Межнным отмелям свойственны резкие перепады гидрологического режима в течение одного сезона: от многомесячного затопления до ежегодного осушения продолжительностью до 3—4 мес. Именно эти колебания препятствуют устойчивому поселению на отмелях как типичных водных многолетников, не переживающих длительного осушения, так и типичных прибрежно-водных растений, погибающих во время длительных затоплений глубокими водами. Многолетники на отмелях представлены ювенильными, реже иматурными экземплярами, которые обычно уничтожаются половодьем следующего года.

Отмельные риччий являются характерным компонентом недолговечной отмельной растительности, пойменного эфемерегума (Таран, 1994, 1995). Наряду с некоторыми однолетними бриотерофитами (*Physcomitrella patens* (Hedw.) Schimp., виды рода *Physcomitrium*) риччий в этих сообществах могут формировать особый ярус, который нередко оказывается занесенным илом либо песком. Цикл развития таких ценозов весьма короткий: от 5—6 недель в полупустынной подзоне (Таран, 1993) до 9—12 недель в подзоне средней тайги (Таран, 2001).

Для массового появления риччий благоприятны годы невысоких половодий, когда межнные отмели обнажаются на несколько месяцев. Правомерно предположить, что погодичный и сезонный ритмы жизненного цикла риччий близки к ритмам их обычных спутников, сосудистых эфемеров поймы. Так, для стенотопного отмельного злака-эфемера *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel благоприятные условия для массового появления и достижения стадии плодоношения в разные годы повторяются в 65 % случаев, а для плодоношения, завершающегося массовым вызреванием и рассеиванием семян — в 35 % случаев (Таран, 2001).

Таксономический состав рода *Riccia* Сибири и Восточного Казахстана

В Сибири и Восточном Казахстане, по литературным данным и с учетом наших исследований, известно 10 видов *Riccia*: *R. bifurca*, *R. canaliculata*, *R. cavernosa*, *R. fluitans*, *R. frostii*, *R. glauca*, *R. huebeneriana*, *R. rhenana*, *R. lamellosa*, *R. sorocarpa*. 2 вида (*R. canaliculata* и *R. lamellosa*) приводятся для этой территории впервые. 3 вида (*R. bifurca*, *R. rhenana*, *R. sorocarpa*) известны для Сибири и Восточного Казахстана только по литературным данным. Образцы этих видов с данной территории изучить нам не удалось. Ниже приводится список видов Сибири и Восточного Казахстана с комментариями по их морфологии, отличиям от близких видов, распространению и экологии. Изученные образцы, если это не оговаривается особо, собраны Г. С. Тараном и хранятся в гербарии Полярно-Альпийского ботанического сада-института (ПАБСИ) Кольского НЦ РАН (КРАВГ).

Riccia bifurca Hoffm. — Неморальный вид с разорванным ареалом, приводится из четырех точек в Сибири (Шляков, 1982). Одна из них указывалась для Западной Сибири в подзоне средней тайги (г. Стрежевой на Оби: Lapshina, Muldiyarov, 1998; Таран, 1994), однако это не подтвердилось в ходе настоящего исследования. Другая точка находится в Западном Саяне (Саяно-Шушенский заповедник: Васильев, 1992), а две — в тундровой зоне севернее 70° с. ш. (Енисей — Толстый Нос, Никандровский залив: Lindberg, Arnell, 1889). Столь северные указания этого вида нам кажутся сомнительными. Несмотря на многочисленные работы по Таймыру и низовьям Енисея, а также на относительную простоту обнаружения *Riccia*, этот вид повторно там не собирался.

Как показывает изучение образцов из других районов России, *R. bifurca* часто смешивается с узкослоевыми формами *R. glauca*. От последнего *R. bifurca* отличается более толстыми слоевищами, ширина которых не более чем в 3—3.5 раза превышает его толщину, в то время как ширина слоевищ у *R. glauca* превышает толщину в 3.5—5 и более раз; закругленными и иногда утолщенными краями слоевищ, против слегка заостренных; обычно более мелкими размерами спор (60—90 мкм у *R. bifurca* против 80—100 мкм у *R. glauca*), а также часто пурпуроватыми до фиолетовых брюшными чешуйками, которые у *R. glauca* всегда остаются бесцветными.

R. canaliculata Hoffm. — на исследованной территории вид не был известен. Приводился из Казахстана (Северо-Казахстанская обл., бассейн р. Ишим: Ладыженская, 1961a). Нами была обнаружена на Алтае и в Казахстане.

Изученные образцы. **Алтайский край:** Алтайский заповедник, долина Чулышмана, низовья р. Кайры, 02 IX 1985 Н. Золотухин (МНА); **Казахстан:** Восточно-Казахстанская обл., Маркакольский р-н, окр. с. Буран, пойма Черного Иртыша 04 VIII 1992.

R. canaliculata отличается от близкой *R. fluitans*: 1) условиями произрастания (наземные растения, а не обычно плавающие), 2) не выраженной при рассмотривании сверху ячеистостью поверхности, 3) брюшными чешуйками, расположенными в два ряда, по крайней мере, у хорошо развитых растений, против однорядных, за исключением верхушки, чешуек у *R. fluitans*; 4) чешуйки у *R. canaliculata*, налегающие друг на друга по всей длине слоевища, не бывают полулунными, но часто имеют своеобразные широколанцетные выросты, против полулунных до полукруглых чешуек у *R. fluitans*. Кроме того, *R. canaliculata* часто встречается со спорогонами, в то время как у *R. fluitans* репродуктивные органы неизвестны.

R. cavernosa Hoffm. — Ранее вид приводился для Центрального Алтая (Горно-Алтайск) (Vana, Ignatov, 1995), средней части Западной Сибири (Lapshina, Muldiyagov, 1998), Таймыра (Konstantinova, Potemkin, 1996) и поймы Енисея (Енисейск, Горинский волок, Ворогово, Осиново, Подкаменная Тунгуска, Фатьянова, Курейка, Горелово, Половинка, Заостровское) (Lindberg, Arnell, 1889). Нами вид обнаружен в Республике Алтай, Алтайском крае, Новосибирской и Томской областях, а также в Казахстане.

Изученные образцы. **Республика Алтай:** Онгудайский р-н, ущелье Малый Яломан, р. Катунь. 31 VII 1991, М. Игнатов, Е. Игнатова (МНА); **Алтайский край:** Бийский р-н, окр. с. Стан-Бехтемир, пойма нижней Бии, 27 VIII 1994; Курьинский р-н, окр. с. Озёрки, пойма Чарыша, 4 VIII 1994, 5 VIII 1994; Тальменский р-н, окр. с. Тальменка, 6 IX 1994; **Новосибирская обл.:** г. Новосибирск, пойма р. Иня недалеко от ее впадения в р. Обь, 21X 1991; Кольванский р-н, окр. с. Кольвань, пойма Оби, 7 VIII 1991; Сузунский р-н, окр. с. Верхний Сузун, пойма Оби. 8 IX 1994; **Томская обл.:** Александровский р-н, окр. с. Александровское, берег Оби, 19 IX 1991; там же, окр. с. Александровское, нижнее течение р. Ларь-Ёган, 10 IX 1991; окр. с. Новоникольское, пойма Оби, о-в Нижний Пырчинский, 30 VIII 1987; **Казахстан:** Восточно-Казахстанская обл., г. Семипалатинск, пойма Иртыша, 31 VII 1991; Маркакольский р-н, окр. с. Буран — 13 км на ВВСВ, пойма Черного Иртыша, 04 VIII 1992.

В пределах Обь-Иртышского бассейна *R. cavernosa* является вторым по распространенности видом после *R. frostii*. Поскольку экологический и фитоценотический диапазоны сосудистых эфемеров и отмельных риччий сильно перекрываются, удобным показателем распространенности последних является их встречаемость в обществах пойменного эфемеретума (см. таблицу).

Встречаемость *R. cavernosa* постепенно возрастает с севера на юг: с 26 % в подзоне средней тайги до 53 % в подзоне полупустынь. Лишь в пойме р. Алея в окр. г. Рубцовска, расположенной в пределах степной зоны, *R. cavernosa*, как и *R. frostii*, вовсе не отмечена в описаниях (см. таблицу). Это можно объяснять недостаточной выборкой (5 описаний) и особенностями конкретного сезона, но более вероятной причиной является повышенная минерализация воды в русле этого водотока.

R. cavernosa — малообильный вид. На севере максимальные показатели проективного покрытия (2—3 %) отмечены в низовьях р. Ларь-Ёган в разреженных со-

Встречаемость *Riccia cavernosa* и *R. frostii* в сообществах пойменного эфемеретума Западной Сибири и Восточного Казахстана

Природные зоны и подзоны	Встречаемость, доля от числа описаний, %	40	СПО, М ²	ЧВ	Число встреч с ПП: (указано в баллах ПП):					
					г	+	1	2	3	4
<i>Riccia cavernosa</i>										
Средняя тайга	26	70	14.7	18	10	3	52.6			
Равнинная лесостепь	29	55	6.3	16	15	1				
Предгорная лесостепь	40	10	5.7	4	4					
Степная зона (р. Иртыш)	25	12	4.4	3	3					
Степная зона (р. Алея)	0	5	9.2	0						
Полупустынная подзона (р. Черный Иртыш)	53	15	3.2	8	5		31.0			
<i>R. frostii</i>										
Средняя тайга	76	70	14.7	53	26	16	112.6			
Равнинная лесостепь	79	55	6.3	43	20	3	162.8	ПО		338
Предгорная лесостепь	80	10	5.7	8	5		31.0			
Степная зона (р. Иртыш)	75	12	4.4	9	8		15.0			
Степная зона (р. Алея)	0	5	9.2	0						
Полупустынная подзона (р. Черный Иртыш)	80	15	3.2	12	5		43.0	ПО	115	130

Примечание. Условные обозначения: 40 — число описаний, СПО — средняя площадь описания, ЧВ — число встреч видов в массиве описаний по соответствующим зоне и подзоне, ПП — проективное покрытие. ПП указано в баллах: «г» - <0.3, «+» - 0.3-0.7; 1 — 1-5 %; 2 — 6-12 %; 3 - 13-25 %; 4 - 26-50 % 96. Под цифрой, обозначающей число встреч вида с соответствующим ПП, указано среднее значение ПП, выраженное в процентах.

обществах *Filaginella pilularis* (Wahlenb.) Tzvel. и ивовых всходов (Таран, 2001). В подзоне полупустынь, в пойме Черного Иртыша (Таран, 1993), ее проективное покрытие (далее: ПП) не превышало 1 %.

Вид можно легко узнать даже в полевых условиях благодаря четкой ямчатости верхней поверхности слоевища из-за частичного разрушения верхнего эпидермиса. К этому таксону относится большинство старых указаний *R. crystallina* с территории России. В частности, все ссылки на последний в книге S. O. Lindberg и Н. W. Arnell (1889) в действительности представляют *R. cavernosa* (Шляков, 1982). Возможно, что единственное указание *R. crystallina* для территории бывшего СССР из Таджикистана также относится к *R. cavernosa* (Шляков, 1982). Отличия двух видов сводятся (заимствованы нами из работы Schuster, 1992) к следующим:

1) *R. cavernosa* имеет слоевища с (2)3—6 порядками ветвления, с продолговатыми веточками 1—2(2.7) мм шир., на концах соприкасающимися или перекрывающимися друг друга, против слоевищ с (2)3—4 порядками ветвления, в виде двух полурозеток, имеющих 1—2(3) ветвления, с веточками 1.5—2.5 мм шир., расширяющимися к окончаниям и обычно очень короткими и широкими у *R. crystallina*; 2) Воздушные камеры *R. cavernosa* в 2—4(5) слоях расположены друг над другом, широкие и многоугольные, а не в виде узких каналов, расположенных в один слой (редко в 2); 3) Спинная поверхность слоевища *R. cavernosa* ямчатая из-за разрушения эпидермиса, благодаря чему обнажаются воздушные камеры, а не более или менее гладкая, как у *R. crystallina*, имеющей более плотный эпидермис, благодаря чему не открываются воздушные камеры. Кроме того, слоевище *R. cavernosa* губчатое, а не плотное, как у *R. crystallina*; 4) Вентральные чешуйки у *R. cavernosa* от-

сутствуют, в то время как у *R. crystallina* имеют довольно ясно узкоконические, хотя и скоро опадающие чешуи; 5) Запасающая ткань *R. cavernosa* составляет 0.5—0.65 толщ, слоевища в средней части, края формируются крупными, часто вздутыми воздушными камерами, на брюшной стороне отграниченными от внешней среды только вентральным слоем эпидермиса, против запасающей ткани, развивающейся почти до спинного края веточки, края без крупных воздушных камер; 6) Слоевища *R. cavernosa* непрозрачные, в сечении плоские или слабовыпуклые на спинной стороне против блестящих и просвечивающих слоевищ, в сечении сильно выпуклых; 7) Споры *R. cavernosa* на дистальной поверхности с прерывистыми ячейками, в центре сегмента (участка поверхности споры, ограниченного ребрами) с нерегулярно разветвленными гребнями или пластинками, не достигающими до ребра, против спор с непрерывными гребнями, достигающими до края сегмента и образующими маленькие ячейки 7—12 мкм в диам., которые располагаются по 6—10 в шир. на сегменте.

R. fluitans L. — Водный вид приводился на исследуемой территории с Алтая (р. Чулышман) (Vana, Ignatov, 1995), из района слияния Оби и Иртыша (Lindberg, Arnell, 1889), средней части Западной Сибири (Lapshina, Muldiyagov, 1998) и Лено-Колымского флористического района (Шляков, 1982). Известен из Узбекистана (Сырдарьинская обл.) (Абрамов и др., 1973), Таджикистана (Самаркандская обл.) (Бобораджабов, Маматкулов, 1975) и Казахстана (Прибалхашье, Заилийский и Кунгей Алатау) (Бобораджабов, Маматкулов, 1975). Нами вид был обнаружен в Новосибирской, Томской, Иркутской областях, а также в Республике Тува.

Изученные образцы. **Новосибирская обл.:** Кольванский р-н, окр. с. Кольвань, пойма Оби, 7 VIII 1991; **Томская обл.:** Александровский р-н, окр. с. Новоникольское, пойма Оби, о-в Нижний Пырчинский, 2 IX 1989; **Иркутская обл.:** долина р. Хынгарча, 15 VII 1926, В. Смирнова; **Республика Тува:** Саяны, Тоджинская котловина, заповедник Азас, 14 VII 1999, В. Бакалин.

Вид может быть смешан с *R. rhenana*, отличия от которого указаны при последнем виде.

R. frostii Austin. — Один из наиболее частых видов в Сибири, но, по-видимому, до середины XX в. принимался за другие виды, в частности за *R. huebeneriana*, и только Ладыженской (1952) было показано его широкое распространение в СССР в целом, и в Сибири, и Восточном Казахстане — в частности. Ею же была опубликована и карта распространения *R. frostii* в СССР (Ладыженская, 1952). Вид известен из Тюменской (г. Тобольск: Ладыженская, 1952), Томской (бассейн р. Кеть: Lapshina, Muldiyagov, 1998), Омской (Тарский р-н: Ладыженская, 1952) областей, Красноярского края (нижнее течение Енисея — Никандровский о-в, Толстый Нос, Половинка, Горелово, Фатьяновская; Канск; долина р. Бирюса; Ачинск: Ладыженская, 1952), Алтайского края (окр. Барнаул: Ладыженская, 1952), Республики Якутия (долина р. Лены у устья р. Алдан: Ладыженская, 1952), а также из нескольких пунктов в Средней Азии (Прибалхашье, Приаралье, Тянь-Шань: Бобораджабов, Маматкулов, 1975). Нами вид был обнаружен в Алтайском крае, Новосибирской и Томской областях, Бурятии и Восточном Казахстане.

Изученные образцы. **Алтайский край:** Бийский р-н, с. Стан-Бехтемир, пойма нижней Бии, 26 VIII 1994, 27 VIII 1994; Курьинский р-н, окр. с. Озёрки, пойма Чарыша, 4 VIII 1994, 5 VIII 1994; Тальменский р-н, окр. с. Тальменка, 6 IX 1994; **Новосибирская обл.:** г. Новосибирск, пойма р. Ини недалеко от ее впадения в р. Обь, 2 IX 1991; Сузунский р-н, окр. с. Верхний Сузун, пойма Оби, 08 IX 1994; **Томская обл.:** Александровский р-н, окр. с. Александровское, низкая илистая от-

мель, 19 IX 1991; окр. с. Ларино, о-в Киселевский, 24 IX 1990, окр. с. Новоникольское, пойма Оби, о-в Нижний Пырчинский, 30 VIII 1987; **Бурятия:** Забайкалье, р. Селенга у пос. Татаурово, 14 VIII 1999, В. Бакалин; **Казахстан:** Восточно-Казахстанская обл., г. на ВВСВ, пойма Черного Иртыша, 04 VIII 1992.

Встречаемость *R. frostii* на описанных пробных площадях пойменного эфемерного ма во всех зонах Обь-Иртышского бассейна составляет 70—80 % от общего их числа, тогда как ПП существенно варьирует. В подзоне средней тайги максимальные показатели зафиксированы на более низких отмелях, где с ПП 20—40 % доминировала *Physcomitrella patens*. ПП *R. frostii* на них, как правило, составляет 3 %. Такая же величина ПП отмечена в разреженных красовласково-колеантовых (*Callitriche palustris* L., *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel) сообществах, распространенных на обширных отмелях приустьевых сора р. Ларь-Ёган, притока Оби. Несколько меньшее ПП (1—2 %) отмечено в сообществах ивовых всходов (Таран, 2001).

В более южных районах Западной Сибири и Восточного Казахстана ПП *R. frostii* в пойменном эфемеретуме может достигать 30—40 %. Как правило, это также открытые и более низкие участки с невысоким обилием сосудистых растений, достаточно удаленные от берегов. В пойме Оби южнее г. Барнаул, в окр. с. Бобровки нами описаны сообщества, где ПП *R. frostii* достигало 35—40 %; там же отмечены *R. cavernosa* (ПП не более 0.01 %) и *Physcomitrella patens* (ПП 0.01—0.3 %). Площадь риччиевых ценозов составляла 20—30 м², они располагались на обширном побочне (т. е. отмельной зоне бокового пойменного понижения) в округлых и хорошо очерченных сырых илисто-песчаных понижениях.

В подзоне средней тайги и лесостепи максимальные показатели ПП в отмельных сообществах мохообразных составляют 40 %, но в лесостепи доминирует *R. frostii*, а в средней тайге *Physcomitrella patens*.

R. frostii отличается от морфологически близкой *R. huebeneriana*: 1) строением дистальной поверхности спорые формирующей многочисленные тонкие удлиненные утолщения поверхности, очень редко в виде мелкой сеточки у *R. frostii*, против крупносетчатой поверхности с 6—8(10) ячейками на протяжении одного сегмента; 2) более мелкими размерами спор, достигающими 40—60(65) мкм в диам. у *R. frostii*, против (45)50—70(90) мкм; 3) веерообразно разветвленным слоевищем с прилегающими или отходящими под острым углом разветвлениями у *R. frostii*, против слоевища с веточками, расходящимися почти под прямым углом. Отметим, что последний признак, как показывают наши наблюдения, вряд ли имеет большое таксономическое значение и может использоваться только в совокупности с прочими. Определения этих видов по стерильному материалу представляются сомнительными.

R. glauca L. — Вид известен из Прибайкалья (Хамар-Дабан, подгольцовый пояс, оз. Черное) (Казановский, Потемкин, 1995) и нижнего течения Енисея (Толстый Нос) (Lindberg, Arnell, 1889). Нами обнаружен в Читинской обл.

Изученные образцы. **Читинская обл.:** Ононский р-н, пойма р. Онон в окр. с. Нижний Цасучей. 14 VIII 1995, А. Королук.

R. glauca может быть смешана с *R. bifurca*. Отличия двух видов приведены при последнем виде.

R. huebeneriana Lindenb. — В распространении этого циркумполярного вида наблюдается своеобразный разрыв, простирающийся от Западной Сибири до Южного Приморья. Возможно, это связано с замещением его близким видом *R. frostii*. Ранее *R. huebeneriana* приводилась из Западной Сибири (Томская обл., г. Стрежевой) (Lapshina, Muldiyagov, 1998). Это указание основано на определениях Р. Н. Шляко-

ва (Таран, 1994) и согласно им *R. huebeneriana* представляла весьма распространенной. Нами этот вид в Томской обл. обнаружен только в стерильном состоянии (Александровский р-н, окр. с. Александровское, низкая илистая отмель, 19IX 1991). Однако отличить его в стерильном состоянии от *R. frostii* вряд ли возможно, поэтому наше указание не может рассматриваться как однозначно верное. Признаки, разграничивающие оба вида, приведены под *R. frostii*.

R. lamellosa Raddi. — На исследуемой территории вид не был известен. Приводился из Таджикистана (Гиссарский хр.) (Зеров и др., 1972) и Казахстана (Акмоллинская обл.) (Ладыженская, 19616). Нами обнаружен в Бурятии.

Изученный образец. **Бурятия:** Джидинский р-н, Боргойская степь, вблизи р. Боргой. Образует покров вместе с *Xanthoparmelia kamchadales* (Ach.) Hale. 26 VII 2002, Н. Константинова.

Вид может быть легко узнан благодаря крупным бесцветным брюшным чешуйкам, выходящим за край слоевища. Этот признак настолько не обычен для видов рода *Riccia*, что послужил основанием для выделения *R. lamellosa* в отдельную секцию (sect. *Lamellosae* Mull. Fréb.). Близкой к этому виду является только *R. melitensis* C. Massal., известная из Сицилийского флористического региона и отличающаяся темно-фиолетовой окраской спинной поверхности слоевища, против бледно-зеленой или белой у *R. lamellosa* и спорами с 14—16 ячейками на дистальной поверхности, против спор обычно с 10—12 ячейками у *R. lamellosa* (Schumacker, Vana, 2000).

R. rhenana Lorb. — Вид приводился только из Кузнецкого Алатау (Константинова и др., 1992). Самостоятельность его признается не всеми исследователями. Так, Berrie (1964) отмечает, что путем искусственного удвоения хромосом у *R. fluitans* получена форма, идентичная *R. rhenana*. На основании этого он заключает, что *R. rhenana* представляет собой только диплоидную форму *R. fluitans*, которая могла возникнуть во многих местах. Однако в последнее время *R. rhenana* часто трактуется как самостоятельный вид (Шляков, 1982; Schuster, 1992). Главным доводом в пользу самостоятельности вида является тот факт, что эта «форма» распространена на ограниченных участках ареала *Riccia fluitans* и не образуется в подходящих условиях ни в Южной Америке, ни в Африке, ни в Азии. Скорее всего, подобное распространение свидетельствует о видовой самостоятельности данного таксона, являющегося, возможно, молодым и еще слабо морфологически обособленным.

Riccia rhenana отличается от *R. fluitans* более широкими слоевищами, у которых ширина веточек превышает 0.7 мм, против слоевищ с веточками, по ширине колеблющимися в пределах 0.4—0.6 (очень редко 1) мм, и более крупными ячейками (т. е. просвечивающими воздушными камерами), заметными на спинной стороне слоевища, достигающими 700—800 мкм дл. и 100—250 мкм шир., против ячеек до 400 мкм дл. и (60)70—170(200) шир. Следует отметить, что *R. rhenana*, так же как и *R. fluitans*, может формировать наземные формы. Однако они представлены, как указывает Schuster (1992), полурозетковидными многократно разветвленными слоевищами, чего не наблюдается у *R. fluitans*, остающейся линейной с расставленными разветвлениями.

R. sorocarpa Bisch. — На исследуемой территории вид известен с Алтая (Каяктуярский ручей) (Vana, Ignatov, 1995), низовьев Енисея (Толстый Нос, Никандровский залив) (Lindberg et Araell, 1889) и Таймыра (южные и типичные тундры) (Жукова, Матвеева, 2000). Вид известен из Южного Таджикистана (Памиро-Алай) (Маматкулов и др., 1978).

Кроме перечисленных точек, где был обнаружен типичный подвид, на Ямале (южные тундры, р. Еръяха) А. Д. Потемкиным (Potemkin, 1993) обнаружен также *Riccia sorocarpa* subsp. *arctica* R. M. Schust. Этот подвид отличается от типового (Schuster, 1992) отсутствием крыловидного ребра по краю сегментов споры, более мелкими ячейками, достигающими 5—8(10) мкм в диам. на дистальной поверхности споры, против 7(14) мкм у subsp. *sorocarpa* и более мелкими размерами спор (65—86(91) мкм, против (70)75—98(108) мкм).

Исключенные из рассмотрения сомнительные указания отдельных видов

Часть наших сборов из Томской обл. (Александровский р-н) и городов Новосибирск (р. Иня) и Семипалатинск ранее обработал Р. Н. Шляков. Образцы одного пакета из окр. с. Ларино Александровского р-на Томской обл. он определил как *R. bifurca*, а все остальные — как *R. huebeneriana* и *R. cavernosa*. Эти определения цитировались нами при характеристике сообществ пойменного эфемеретума (Таран, 1994, 2001), на первую из указанных работ ссылаются также Е. Д. Лапшина и Е. Я. Мульдьяров (Lapshina, Muldiyarov, 1998).

Один пакет из поймы нижней Бии изучил С. Г. Казановский и определил содержащиеся в нем образцы как *R. sorocarpa* (Таран, 1995). Мы не видели образцы, определенные Р. Н. Шляковым и С. Г. Казановским, однако изучили дублиеты, собранные в то же самое время из тех же самых местообитаний, а также многочисленные дополнительные сборы, сделанные в аналогичных местообитаниях в тех же самых и иных географических пунктах. Все изученные нами образцы относятся к *R. frostii* и *R. cavernosa*. Таким образом, не имея возможности проверить указания о находке *R. bifurca* в Томской обл. и широкое распространение *R. huebeneriana* в Западной Сибири и Восточном Казахстане, а *R. sorocarpa* в Алтайском крае, мы не приводим эти виды для данных регионов.

Приводим ключ для определения видов *Riccia*, известных из Сибири и Среднеазиатского сектора СНГ.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СИБИРСКИХ И СРЕДНЕАЗИАТСКИХ ВИДОВ РОДА *RICCIA*

1. Ассимиляционная ткань сложного строения состоит из воздушных камер неправильной формы, разделенных однослойными стенками, проходящими вертикально, косо или горизонтально, при нескольких слоях воздушных камер. У некоторых видов воздушные камеры могут открываться посредством разрывов, образующихся при разрушении эпидермиса. Слоевище губчатого строения. Реснички и папиллы не образуются, subg. *Ricciella* 2
— Ассимиляционная ткань простого строения состоит из ассимиляционных нитей из одного ряда клеток и узких воздушных каналов между ними. По краям спинной стороны слоевища могут образовываться реснички и папиллы. subg. *Riccia* 8
2. Растения водные, плавающие, редко наземные, слоевища линейные (редко розетковидные, у наземных форм), с расставленными разветвлениями, со спинной стороны с хорошо заметной ячеистостью слоевища, обусловленной просвечивающими воздушными камерами. Ширина слоевища превышает его толщину в 2.5 и более раза. Известны только в стерильном состоянии 3
Растения наземные, с невыраженной ячеистостью слоевища, часто образуются спорогонии, открывающиеся с помощью разрывов эпидермиса на спинной или брюшной стороне, слоевища розетковидные с шириной, превышающей толщину в 1.5—2.5 и более раза, редко линейные, но тогда они узкие, с шириной, только в 1.5—2.5 раза превышающей толщину 4
3. Веточки узкие, шир. до 0.6, редко до 1 мм, ячейки на поверхности слоевища до 400 мкм дл., наземные формы сохраняют линейную форму роста *R. fluitans*
Веточки более широкие, 0.5—0.8 мм и более, ячейки на поверхности слоевища до 800 мкм дл., наземные формы полурозетковидные *R. rhenana*

4. Эпидермис на спинной стороне быстро разрушающийся, обнажающий воздушные камеры, слоевище рыхлогубчатое. *R. cavernosa*
- Эпидермис на спинной стороне не разрушается, за исключением очень старых участков побега. Слоевище не губчатое или плотногубчатое. 5
5. Слоевище не губчатое, узкое, с расставленными разветвлениями, линейное, не образует розеток, ширина веточек лишь в 1.5—2.5 раза превышает толщину. *R. canaliculata*
- Слоевище плотногубчатое, растения в форме розеток или полурозеток, ширина веточек в 2.5 и более раз превышает толщину. 6
6. Слоевища блестящие и прозрачные голубовато-зеленые или светло-зеленоватые, редко с примесью красноватой окраски, на спинной стороне сильно выпуклые; образуют полурозетки с короткими расширяющимися к концам веточками, смыкающимися друг с другом. *R. crystallina*
- Слоевища не блестящие и не прозрачные, спинная их сторона красновато, пурпурно или оранжево пигментирована; рыхлорозетковидные, с не- или слегка смыкающимися концами веточек, не- или слегка расширяющиеся к концам. 7
7. Споры 50—70 мкм в диам. с сетчатой дистальной поверхностью, обусловленной явно выраженными гребнями, выступающими на поверхности споры и достигающими края сегмента споры, где смыкаются с ребром, на протяжении сегмента с 6—8(10) ячейками, слоевища обычно с разветвлениями, расходящимися почти под прямым углом. *R. huebeneriana*
- Споры 40—60(65) мкм в диам., дистальная поверхность не сетчатая или редко мелкосетчатая, с тонкими до исчезающих бороздками на дистальной поверхности, обычно не достигающими края сегмента споры, не смыкающимися с ребром и не формирующими ячейки, редко поверхность мелкоячеистая, с ячейками 2—4(5) мкм в диам., слоевища обычно с разветвлениями, расходящимися под острым углом. *R. frostii*
8. Брюшные чешуйки крупные, выступающие за края слоевища, загибающиеся (вместе с краем слоевища) на спинную сторону. *R. lamellosa*
- Брюшные чешуйки более мелкие или отсутствуют, никогда не выступают за края слоевища. 9
9. По краям, а иногда и до середины слоевища развиты папиллы (под которыми в данном случае понимаются тупые выросты кутикулы цилиндрической формы) до 2 мм дл. и 250 мкм шир. *R. papillosa*
- Папиллы отсутствуют. 10
10. По краям слоевища развиты острые ресничковидные выросты до 1 мм дл., споры 110—215 мкм в диам. 11
- Реснички по краям слоевища отсутствуют или единичные, менее 400 мкм дл., споры обычно менее 120 мкм. 12
11. Веточки светло-желтовато-зеленые или буровато-желтые, иногда с бледным фиолетовым оттенком, споры 130—215 мкм в диам., с 8—20 ячейками на дистальной поверхности, образованными гребневидными утолщениями поверхности. *R. gougetiana*
- Веточки голубовато-зеленые, с фиолетовыми-пятнышками в основании и по краям, споры ПО—180 мкм в диам., с 5—7 ячейками на дистальной поверхности. *R. ciliifera*
12. Спинная поверхность веточек, когда сухая, белая, покрыта налетом карбоната кальция, со вздутиями из-за расширенных, полшаровидных выступающих верхушечных клеток ассимиляционных пластинок; споры без выраженных крыловидных выступов по краям сегментов. *R. crustata*
- Спинная поверхность гладкая, без вздутий, когда сухая, зеленовато и голубовато окрашенная, часто с многочисленными оттенками красного, бурого, пурпурного и черного, без налета карбоната кальция; споры с выраженными или не выраженными крыловидными выступами по краям сегмента. 13
13. Ширина слоевища на поперечном срезе в 3(3.5)—5 раз превышает его толщину. *R. glauca*
- Ширина слоевища не более чем в 3(3.5) раза превышает его толщину. 14
14. Споры в среднем 90—120 мкм в диам., верхушки веточек сужаются, на поперечном срезе спинная сторона слоевища претерпевает изгиб: от тупоугольного до прямо- и остроугольного. 15
- Споры, в среднем 60—90 мкм в диам., верхушки веточек (за исключением последних 2—3 мм), расширяются, спинная сторона на поперечном срезе более или менее уплощенная или желобчатая. 16
15. Споры без выраженного крыла по краю сегмента, с (8)9—12 ячейками на дистальной поверхности, брюшные чешуйки черно-пурпурные, с обесцвеченными краями. *R. dictyospora*
- Споры с выраженным, хотя и невысоким, крыловидным выступом по краю сегмента, гребневидные утолщения дистальной поверхности прерывистые, не формируют четко выраженных ячеек; брюшные чешуйки бесцветные до буроватых, редко пурпуроватые. Л. *campbelliana*
16. Край слоевища на поперечном срезе острый, верхние клетки эпидермиса грушевидной, реже почти шаровидной формы, толщина слоевища почти равна ширине, реже меньше ее в 2—3 раза, слоевища на спинной стороне желобчатые. Л. *sorocarpa*

— Край слоевища закругленный, иногда утолщенный, верхние клетки эпидермиса шаровидной формы, толщина слоевища в 2—3 раза меньше его ширины, слоевища на спинной стороне уплощенные или слегка вогнутые. *R. bifurca*

Заключение

Таким образом, состав отдельных риччии в Сибири и Восточном Казахстане представляется весьма однообразным. Повсеместна и местами обильна *R. frostii*, малообильна, но обычна *R. cavernosa*, все остальные виды встречаются довольно редко и не играют заметной роли в формировании сообществ.

Благодарности

Авторы признательны Н. А. Константиновой и А. Ю. Королюку, любезно предоставившим образцы *R. lamellosa* из Бурятии и *R. glauca* из Читинской обл. соответственно, а также А. Д. Потемкину за ценные замечания.

Работа В. А. Бакалина частично поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49304) и Фондом содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов И. К., Абрамова А. Л., Дуда Й. К флоре печеночных мхов Средней Азии // Новости систематики низших растений. 1973. Т. 10. С. 268—272.
- Бобораджабов Б., Маматкулов У. К. Материалы к флоре печеночных мхов Средней Азии // Флора, систематика и филогения растений. Киев, 1975. С. 160—171.
- Бобораджабов Б. Материалы к флоре печеночных мхов южного склона Кураминского хребта // Изв. АН Тадж. ССР. Отд. биол. наук. 1976. Т. 3. № 64. С. 100—101.
- Васильев А. Н. Конспект флоры мохообразных в заповедниках «Столбы» и Сайно-Шушенском. Красноярск, 1992. По с.
- Зеров Д. К., Маматкулов У. К., Бобораджабов Б. Материалы к флоре печеночных мхов Таджикистана // Изв. АН Тадж. ССР. Отд. биол. наук. 1974. Т. 3. № 48. С. 29—34.
- Казановский С. Г., Потемкин А. Д. К флоре печеночных мхов хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) // Новости систематики низших растений. Л., 1995. Т. 30. С. 98—110.
- Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых терриории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. С. 87—127.
- Ладыженская К. И. *Riccia frostii* Aust. во флоре печеночников СССР // Бот. матер., отд. споровых раст. БИН. 1952. Т. 8. С. 180—188.
- Ладыженская К. И. К изучению спор *Hepaticae* II Бот. матер., отд. споровых раст. БИН РАН. 1961а. Т. 14. С. 243—252.
- Ладыженская К. И. *Riccia lamellosa* Raddi и *R. papillosa* Moris — новые виды для флоры СССР // Бот. матер., отд. споровых раст. БИН РАН. 1961б. Т. 14. С. 252—262.
- Ладыженская К. И. Новый вид *Riccia* L. для флоры печеночников СССР // Новости систематики низших растений. Л., 1970. Т. 7. С. 313—318.
- Маматкулов У. К., Ваня П., Бобораджабов Б. Новые виды для флоры печеночных мхов Средней Азии // Новости систематики низших растений. Л., 1978. Т. 15. С. 234—236.
- Таран Г. С. К синтаксономии пойменного эфемеретума Черного Иртыша // Сиб. биол. журн. 1993. Вып. 5. С. 79—84.
- Таран Г. С. Пойменный эфемеретум средней Оби — новый для Сибири класс Isoeto-Nanojuncetea Вг.-Вl. et Тх. 1943 на северном пределе распространения // Сиб. экол. журн. Т. 1. № 6. С. 595—599.
- Таран Г. С. Малоизвестный класс растительности бывшего СССР — пойменный эфемеретум (Isoeto-Nanojuncetea Вг.-Вl. et Тх. 43) // Сиб. экол. журн. 1995. Т. 2. № 4. С. 373—382.
- Таран Г. С. Ассоциация *Surego-Limoselletum* (Oberd. 1957) Korneck 1960 (Isoeto-Nanojuncetea) в пойме средней Оби // Растительность России. 2001. Т. 1. № 1. С. 43—56.
- Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Лофоколевые-Риччиевые. Л., 1982. Вып. 5. 196 с.
- Arnell S. Illustrated moss flora of Fennoscandia. I. *Hepaticae*. Lund, 1956. 314 p.

- Berrie G. K.* Experimental studies on polyploidy in liverworts. I. The *Riccia fluitans* complex // Bryologist. 1964. Vol. 67. N 2. P. 146—152.
- Jove-Ast S.* Les *Riccia* de la region mediterraneene // Cryptogamie, Bryol., Lichenol. 1986. Vol. 7. Suppl. P. 287—431.
- Lapshina E. D., Muldiyarov E. Ya.* The bryophyte flora of the Middle Western Siberia // Arctoa. 1998. Vol. 7. P. 25—32.
- Lindberg S. O., Arnell H. W.* Musci Asiae Borealis. I. Lebermoose // Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handl. 1889. Bd 23. N 5. S. 1—69.
- Midler K.* Die Lebermoose Europas. Berlin, 1952. Bd 6. Aufl. 3. S. 321—480.
- Konstantinova N. A., Potemkin A. D.* Liverworts of the Russian Arctic: an annotated checklist and bibliography // Arctoa. 1996. Vol. 6. P. 125—150.
- Potemkin A. D.* The *Hepaticae* of the Yamal Peninsula, West Siberian Arctic // Arctoa. 1993. Vol. 2. P. 57—101.
- Schumacker R., Vaha J.* Identification keys to the liverworts and hornworts of Europe and Macaronesia // Documents de la Station scientifique des Hautes-Fagnes. 2000. N 31. P. 1—160.
- Schuster R. M.* The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian. Chicago, 1992. Vol. 6. 937 p.
- Vaha J., Ignatov M. S.* Bryophytes of Altai Mountains. V. Preliminary list of the Altaian Hepatics // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 1—13.

SUMMARY

The distribution of *Riccia* L. species in Siberia and the East Kazakhstan was analysed. 10 species have been recorded for the studied area, 2 of them for the first time — *R. canaliculata* Hoffm. and *R. lamellosa* Raddi. Distinctions of all the recorded taxa from morphologically similar ones are discussed. Data on the ecology, occurrence, frequency and distribution of each species are given. Identification key to *Riccia* species of Siberia and Middle Asian Republics of the CIS is presented.

УДК 581.45 : 581.84 : 582.734

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 8

© А. А. Паутов,^{1, 2} А. Н. Мельникова,¹ Е. Г. Крылова²

СТРОЕНИЕ ЛИСТА И ФИЛЛОДИЯ У *ACACIA MELANOXYLON* (FABACEAE)

A. A. PAUTOV, A. N. MELNIKOVA, E. G. KRYLOVA. THE STRUCTURE OF LEAF
AND PHYLLODE IN *ACACIA MELANOXYLON* (FABACEAE)

1 С.-Петербургский государственный университет, кафедра ботаники
198034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
E-mail: irina@IP3972.spb.edu

² С.-Петербургский государственный университет, Биологический научно-исследовательский институт
198504 С.-Петербург, Старый Петергоф, Ораниенбаумское шоссе, 2
Поступила 1.02.2004

Сопоставлено строение сложных листьев и филлодиев *Acacia melanoxylon* R. Вг. Показано, что они различаются по комплексам признаков, связанных с водным режимом. В систему листа интегрированы признаки, влияющие на поступление в него воды и ее потерю при транспирации (степень развития ксилемы в черешке, относительная проводящая поверхность, число устьиц в покровных тканях), тогда как в систему филлодия — признаки, связанные с накоплением и потерей запасенной воды (степень развития водозапасающей ткани, ее объем, приходящийся на одно устьице). Сделан вывод о том, что листья и филлодии демонстрируют у акаций элементы разных путей адаптации к аридным условиям: пикноморфного и суккулентного.

Ключевые слова: *Acacia melanoxylon* R. Вг., сложный лист, филлодий, эпидерма, мезофилл, водный режим.

У большого числа австралийских представителей рода *Acacia* Mill, наряду со сложными листьями или взамен них формируются филлодии. Полагают, что