

Род **Tetraplodon** Bruch, Schimp. & Gumbel — **Тетраплодон**

Растения довольно крупные, реже среднего размера, в высоких дерновинках, плотно переплетенных густым красноватым ризоидным войлоком, ярко-, желтовато- или красновато-зеленые. Стебель прямой, у большинства видов сочный, бледно окрашенный, слабый, довольно рыхло или умеренно густо, б. м. равномерно облиственный, на верхушке с несколько более скученными листьями, с многочисленными тонкими, рыхло облиственными веточками. Листья прямо отстоящие до отстоящих, эллиптические или широко эллиптические, заостренные и оттянутые в тонкую, длинную, прямую или извилистую верхушку; край цельный или с расставленными неравными крупными зубцами; жилка тонкая, исчезает в узкой верхушке листа или б. м. длинно выбегает; клетки рыхлые, крупные, шестиугольные или прямоугольные, тонкостенные. Однодомные. Коробочка б. м. выступающая до высоко поднятой над перихецием; урночка коротко цилиндрическая, гипофиза несколько толще и длиннее ее или же несколько уже самой коробочки и не выделяющаяся. Крышечка тупо коническая, отделяющаяся или не отделяющаяся, так что коробочка у одного из видов (*T. paradoxus*) клейстокарпная. Зубцы перистомы (16) образованы сросшимися (не разошедшимся в процессе развития) экзостомом и эндостомом, после раскрытия коробочки сначала соединены в 4 группы по 4, затем в 8 пар, сухие отогнутые назад и плотно прилегающие снаружи к урночке, при увлажнении закрывающие устье коробочки, прикрепленные ниже устья, снаружи папиллозные, изнутри гладкие. Споры мелкие, эллипсоидальные, в световой микроскоп выглядят гладкими, с тонкоячеистой поверхностью, клейкие. Колпачок маленький, конусовидно-шапочковидный, не сужен к основанию, гладкий, голый.

Уникальный механизм высвобождения спор с помощью ложной колонки, свойственный только этому роду, описан Е.Е. Демидовой и В.Р. Филиным (Demidova & Filin, 1994). Постепенный подъем спор к устью коробочки – явное приспособление к энтомохории, характерной для *Tetraplodon*, особенно *T. mnioides* и *T. angustatus*, как и для видов сплахнума. Вместе с тем, для клейстокарпного *T. paradoxus* В.К. Стер (Steere, 1977) предположил распространение спор северным оленем, на помете которого он чаще всего встречается: проглоченные цельные коробочки, как предполагается, сохраняют споры, проходящие через желудочно-кишечный тракт и затем вырастают на экскрементах на новом месте. Для *T. mnioides* было высказана идея о возможности смешанной зоохории: созревшие коробочки до сбрасывания крышечки имеют вишневый запах, а после, в период преподношения ярко-зеленых липких спор мухам – запах тухлого мяса (М. Lüth, сообщение на конференции).

Тип рода – *Tetraplodon mnioides* (Hedw.) Bruch, Schimp. & Gumbel. Род включает 8-10 видов, распространенных на всех континентах, растущих в Арктике и на севере бореальной зоны и в аналогичных условиях в горах. Название от *τετραπλοῦς* – четверной, *ὀδοῦς, ὀδόντος* – зуб, зубец (греч.), отражает тот факт, что в только что открывшихся коробочках зубцы собраны по четыре в четыре группы.

1. Листья в верхней половине по краю расставленно крупно пильчатые, относительно узкие и длинно заостренные, так что отношение их длины (включая оттянутую верхушку) к ширине 3-4:1; коробочка коротко выступающая из перихеция 1. *T. angustatus*
- Листья цельнокрайные, относительно более широкие, отношение их длины (включая оттянутую верхушку) к ширине 2-2.5:1; коробочка поднята над перихецием . 2
2. Коробочка клейстокарпная, бледная, на высокой ножке, сама дерновинка низкая 5. *T. paradoxus*
- Коробочка с отпадающей крышечкой, ярко окрашенная, реже бледная, на высокой или низкой ножке, дерновинки высокие или низкие
3. Дерновинки очень плотные; ножки короче 1 см; коробочки красно-фиолетовые, обычно очень темной окраски; жилка оканчивается около основания узкой оттянутой верхушки листа; клетки верхней части листа толстостенные 2. *T. urceolatus*
- Дерновинки умеренно плотные; ножки 1-3 см дл.; коробочки темно-красно-бурые или бледно-буроватые; жилка оканчивается в узкой верхушке листа; клетки верхней части листа тонкостенные 4
4. Коробочки бледные, с относительно тонкими стенками, из-за чего массивные зубцы перистоста делают форму устья открытой коробочки квадратной; гипофиза по ширине равна или уже урночки; сравнительно редкий вид в Арктике и северных районах в зоне вечной мерзлоты (однако местами част на севере Якутии) 4. *T. pallidus*
- Коробочки темно-красно-бурые, с относительно крепкими стенками, так что устье открытой коробочки округлое; гипофиза у полностью зрелых коробочек на начальной стадии рассеивания спор шире урночки, на завершающих стадиях рассеивания спор сморщенная и уже урночки; сравнительно нередкий вид как в Арктике, так и в таежных районах 3. *T. mnioides*

1. **Tetraplodon angustatus** (Hedw.) Bruch, Schimp. & Gumbel, Bryol. Eur. 3: 214. 1844. — *Splachnum angustatum* Hedw., Sp. Musc. Frond. 51. 1801. — **Тетраплодон суженный**.

Стебель 3-5(-8) см дл. Листья 3-5(-6)×0.6-1.2 мм, с очень длинной, тонкой, извилистой верхушкой; край в верхней половине с крупными расставленными тупыми или б. м. острыми зубцами; жилка выполняет узкую верхушку листа; клетки 40-70×25-30 μm. Ножка 2-4 мм, мясистая, зеленая, позже бурая. Коробочка стегокарпная, на стадии рассеивания спор красно-бурая, до созревания буроватая, гипофиза зеленая, буреет позже урнчки, 2-3(-4) мм дл., гипофиза шире и длиннее урночки. Споры 9-10 μm.

Широко распространен в южных районах Арктики и в таежной зоне Северного Полушария, встречается южнее в горах, на юг до Центральной Европы, гор Средней Азии, Бутана, провинции Юннань в Китае. В России встречается спорадически на Урале и восточнее, в европейской части – на севере и несколько находок было сделано в южной тайге, в Нижегородской, Костромской и Ленинградской областях, причем все это сборы 1990-2000-х годов. Растет на сильно разложившихся останках животных, экскрементах, иногда на валежнике или на богатой гумусом почве. Растения со спорофитами обычно развиваются на второй год, когда субстрат, на котором растения поселились, определить уже невозможно.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ

Kn **Le** Ps No Vo **Km Kmu** Ki Ud **Pe Sv**

Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv **Ko** Vl Rz **Nn** Ma Mo Chu Ta **Ba Che**

Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or

Krd Ady St KCh SO KB In Chn Da

Ura **YG Tan** SZ NI Ynw Ynh Yne VI Chw Chc **Chs** Chb

Uhm **YN HM** Krn **Tas** Ev **Yol Yyi Yko** **Mg** Kkn

Sve Krg Tyu Nvs **To** Om **Krm** Irn **Yc Yvl Yal** Khn Kks **Kam** Kom

Al **Alt** Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue **Chi**

Am **Khm** Khs Evr Prm **Sah Kur**

Tetraplodon angustatus нередко встречается в смешанных дерновинках с *T. mnioides*, так что если коробочки совсем молодые, по длине ножки отличия между ними не контрастны. В этом случае очень длинная верхушка листа *T. angustatus* позволяет его отличить; кроме того, зубчатость края – уникальный признак среди российских видов рода. Внешне с *T. angustatum* очень сходен *Splachnum pensylvanicum*, известный в России только по старым сборам из Калининградской области. Последний вид имеет более короткую коробочку со сморщенной гипофизой, начиная с очень ранних стадий

развития, крупными устьицами, трехслойными зубцами перистома и другими признаками, данными в комментарии к этому виду, и подробно рассмотренными в работе А.А. Фрисволя (Frisvoll, 1978).

2. ***Tetraplodon urceolatus*** (Hedw.) Bruch, Schimp. & Gumbel, Bryol. Eur. 3: 217. 1844. — *Splachnum urceolatum* Hedw., Sp. Musc. Frond., 52. 1801. — **Тетраплодон урно-видный.**

Стебель 1-4 см дл. Листья 2-4×0.6-1.0 мм, суженные в узкую верхушку, цельнокрайные; жилка оканчивается ниже верхушки листа; клетки в верхней части листа 25-35×15-20 μm, заметно мельче, чем в нижней части листа. Ножка 5-9 мм, желтая, мясистая. Коробочка стегакарпная, на стадии рассеивания спор красно-бурая или красно-фиолетовая, очень темная, почти черная, около 2 мм дл., гипофиза немного шире урночки, примерно равной с ней длины. Споры 10-11 μm.

Аркто-альпийский вид, встречающийся в горах на юг в Америке до юга Канады, в Центральной Европе, на Кавказе, в Казахстане, горах Центральной Азии, Монголии, Китая (до Юннаня). При этом на севере Европы он не встречается, а в Азии известен как на севере (от Арктики до Верхоянья), так и на Камчатке, и в аридных высокогорьях Алтая, и, согласно Л.В. Бардунову (1974), нередок в высокогорьях Саян. Для российской части Кавказа известен по единственному старому литературному указанию (однако также он приводился и для сопредельных районов Грузии). Растет в открытых и относительно сухих растительных сообществах, на остатках животных.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ

Kn Le Ps No Vo Km Kmu Ki Ud Pe Sv

Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko Vl Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che

Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or

Krd Ady St **KCh** SO KB In Chn Da

Ura **YG** Tan **SZ** NI **Ynw** Ynh Yne **VIChw** Chc **Chs Chb**

Uhm YN HM Krn **Tas** Ev Yol **Yyi Yko** Mg Kkn

Sve Krg Tyu Nvs To Om Krm Irn Yc Yvl Yal Khn Kks **Kam** Kom

Al **Alt** Ke **Kha Ty Krs Irs** Irb Bus Bue Chi

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

В суровых и сухих условиях *Tetraplodon mnioides* растет более плотными дерновинкам и имеет более короткие ножки, так что его отличие от *T. urceolatus* может вызвать трудности. В целом для *T. urceolatus* характерны более жесткие и вогнутые листья (поскольку клетки ближе к краю сверху более толстостенные), а также ножки у него

ярко-желтые, а не красно-пурпурные, как у *T. mnioides*.

3. ***Tetraplodon mnioides*** (Hedw.) Bruch, Schimp. & Gumbel, Bryol. Eur. 3: 215. 1844. — *Splachnum mnioides* Hedw., Sp. Musc. Frond. 51. 1801. — **Тетраплодон мниевидный**.

Стебель 3-5(-8) см дл. Листья 2-3.5(-5)×1-2 мм, с б. м. длинной, тонкой, б. м. прямой верхушкой, цельнокрайные; жилка оканчивается в узкой верхушке листа; клетки в верхней части листа 30-60×20-30 μm. Ножка 1-3 см, красная, мясистая. Коробочка стегокарпная, зрелая черно-красная, 2-3(-4) мм дл., гипофиза заметно шире и длиннее урночки. Споры 9-12 μm.

Широко распространенный в Арктике и таежной зоне Северного полушария вид, отмечавшийся в высокогорьях далеко за пределами Голарктики: в Восточной Африке, Юго-Восточной Азии, Новой Гвинее, Австралии, Центральной и Южной Америке. В России широко распространен на Урале и восточнее, в то время как на равнине в европейской части находок южнее Ленинградской области и республики Коми не известно. Растет на сильно разложившихся останках животных, экскрементах, погадках, иногда на валежнике или на богатой гумусом почве, часто вместе с *T. angustatus*.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ

Kn **Le** Ps No Vo **Km Kmu** Ki Ud **Pe Sv**

Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko Vl Rz Nn Ma Mo Chu Ta **Ba Che**

Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or

Krd Ady St KCh SO KB In Chn Da

Ura YG Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI Chw Chc Chs Chb

Uhm YN **HM** Krn **Tas Ev Yol Yyi** Yko **Mg Kkn**

Sve Krg Tyu Nvs **To** Om **Krm** Irn **Yc Yvl Yal** Khn **Kks Kam** Kom

Al **Alt Ke** Kha **Ty** Krs Irs Irb Bus Bue Chi

Am **Khm** Khs Evr **Prm Sah Kur**

Tetraplodon mnioides встречается в лесной зоне чаще других видов, и по пурпурно-красным ножкам и коробочкам его легко заметить. От *T. angustatus* без труда отличается по более длинным ножкам и не столь длинной верхушке листа. В тундре бывает проблема отличить его от *T. urceolatus*, их отличия обсуждаются в комментарии к этому виду.

4. ***Tetraplodon pallidus*** I. Hagen, Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim) 1893: 75. 1894. — *Tetraplodon mnioides* subsp. *pallidus* (I. Hagen) Kindb., Skand. Bladmossfl. 88. 1903. — **Тетраплодон бледный**.

Стебель 0.5-2 см дл. Листья 2-3.5×0.7-1.5 мм, с б. м. длинной, тонкой, б. м. прямой

верхушкой, цельнокрайные; жилка оканчивается в узкой верхушке листа; клетки в верхней части листа 30-70×20-30 μm. Ножка 1(-2) см, соломенно-желтая, сравнительно тонкая. Коробочка стегокарпная, зрелая бледно желтоватая, 1-2 мм дл., в открытом состоянии устье выглядит квадратным, гипофиза уже урночки, примерно равной с ней длины. Споры 8-9 μm.

Вид, распространенный в Арктике, но также проникающий к югу в горах: в Северной Америке до Британской Колумбии и Лабрадора, в Скандинавии до южной части Норвегии. В России встречается на Чукотке и севере Якутии, до южного Таймыра, с отдельными указаниями западнее, на севере европейской России и на Ямале, однако распространение нельзя считать удовлетворительно изученным, поскольку до недавнего времени этот вид включали в ранге разновидности в *T. mnioides* и не всегда отмечали. Растет на экскрементах, особенно северного оленя, в тундре.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ

Kn Le Ps No Vo Km Kmu Ki Ud Pe Sv

Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko Vl Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che

Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or

Krd Ady St KCh SO KB In Chn Da

Ura **YG** Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI **Chw Chc Chs Chb**

Uhm YN HM Krn **Tas** Ev Yol **Yyi** Yko Mg Kkn

Sve Krg Tyu Nvs To Om Krm Irn Yc Yvl Yal Khn Kks Kam Kom

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Chi

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Сложности вызывает различие *Tetraplodon pallidus* и *T. paradoxus*, которые часто растут вместе: цвет ножки и коробочки у них похож, дерновинки, как правило, очень низкие, более светлая крышечка у *T. paradoxus* хотя и не отделяется, имеет другой цвет и производит впечатление просто недоразвитой. Следует иметь в виду, что крышечка *T. pallidus* крупная, имеющая диаметр урночки, тогда как крышечки *T. paradoxus* мельче и имеют вид некоей "нашлепки". Кроме того, ножка *T. pallidus* примерно вдвое короче ножки *T. paradoxus*, что прекрасно показано на фотографии смешанной дерновинки, опубликованной В.К. Стиром (Steere, 1977); листья у *T. pallidus* шире, чем у *T. paradoxus*, коробочка немного светлее и не столь резко суженная книзу, так что гипофиза примерно равна по ширине урночке. В большинстве коллекций имеются открытые коробочки, позволяющие видеть оригинальное "квадратное" устье.

5. **Tetraplodon paradoxus** (R. Br.) I. Hagen, *Nyt Mag. Naturvidensk.* 38: 332. 1901. — *Splachnum paradoxum* R. Br., *Chlor. Melvill.*, 44. 1823. — **Тетраплодон особенный.**

Стебель 0.5-1 см дл. Листья 2-3×0.7-1.5 мм, с б. м. длинной, довольно мощной, прямой верхушкой; цельнокрайные; жилка выполняет узкую верхушку; клетки в верхней части листа 25-50×15-30 μm. Ножка 1-3 см, соломенно-желтая, сравнительно тонкая. Коробочка клейстокарпная, зрелая б. ч. буроватая, с более светлой крышечкой, обычно в форме небольшой светлой нащепки или же конической верхушки, 1.5-2 мм дл., гипофиза заметно уже урночки, примерно равной с ней длины. Споры 7-10 μm.

Tetraplodon paradoxus – это арктический вид, заходящий в редколесья северной тайги в зоне вечной мерзлоты (например, в Якутии, по хребтам Верхоянской горной системы). Отмечен Л.В. Бардуновым также на Хемчикском хребте на юге Красноярского края близ границы с Тувой. Столь же северное распространение вид имеет и в Северной Америке (Аляска, север Канады, Гренландия), в Европе за пределами России он известен только на севере Скандинавского полуострова и на Шпицбергене. В России встречается на островах Северного Ледовитого океана, в континентальной части Арктики и немного проникает на юг в Якутии. Растет на экскрементах северного оленя, и иногда кажется, что растет просто на почве в тундре в районах оленеводства, но, по-видимому, всегда на так или иначе удобренных местах.

Mu Krl Ar **Ne** ZFI **NZ**

Kn Le Ps No Vo Km **Kmu** Ki Ud Pe Sv

Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko VI Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che

Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or

Krd Ady St KCh SO KB In Chn Da

Ura **YG Tan SZ** NI **Ynw Ynh Yne** VI **Chw Chc Chs Chb**

Uhm YN HM Krn **Tas** Ev **Yol Yyi** Yko Mg Kkn

Sve Krg Tyu Nvs To Om Krm Irn Yc Yvl **Yal** Khn Kks Kam Kom

Al Alt Ke Kha Ty **Krs** Irs Irb Bus Bue Chi

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Tetraplodon paradoxus по цвету ножки и коробочки можно спутать с *T. pallidus*; отличия этих двух видов обсуждаются в комментарии к последнему виду. Другим клейстокарпным видом сплахновых, встречающимся вместе с *T. paradoxus*, является *Voitia hyperborea*, но растения этого вида значительно крупнее, он имеет коробочку темно окрашенную и характерной формы – округлую, резко суженную книзу.

- DEMIDOVA, E. E. & V. R. FILIN 1994. False columella and spore release in *Tetraplodon angustatus* (Hedw.) Bruch et Schimp. in *B. S. G. and T. mnioides* (Hedw.) Bruch et Schimp. in *B. S. G.* (Musci: Splachnaceae). — *Arctoa* 3: 1-6.
- GOFFINET, B., A. J. SHAW, AND C. COX. 2004. Phylogenetic inferences in the dung moss family Splachnaceae from analysis of cpDNA sequence data and implications for the evolution of entomophily. — *Amer. J. Bot.* 91: 748--759.
- STEERE, W. C. 1977. *Tetraplodon paradoxus* and *T. pallidus* (Musci: Splachnaceae) in northern North America. *Brittonia* 29: 353--367.
- FRISVOLL, A. A. 1978. On the identity of *Tetraplodon balticus* and *Splachnum pensylvanicum*. — *Lindbergia* 4: 247-253.
- [BARDUNOV, L.V.] БАРДУНОВ Л.В. 1974. Листостебельные мхи Алтая и Саян. — [Mosses of the Altai and Sayan Mts.] *Новосибирск, Наука [Novosibirsk, Nauka]*, 168 pp.