

ПОРЯДОК ORTHODONTIALES

N.E. Bell, A.E. Newton & D. Quandt

Н.Е. Белл, М.С. Игнатов

Растения мелкие, светло-зеленые, в рыхлых, иногда обширных дерновинках на гнилой древесине или на богатой гумусом почве. *Стебель* без центрального пучка, без гиалодермиса, с очень слабо дифференцированным склеродермисом, прямостоячий, умеренно густо облиственный, простой или ветвящийся близ основания. *Листья* сухие прямо отстоящие, извилистые или закрученные, влажные отстоящие до отогнутых, узко ланцетные до линейно-ланцетных, к узкой верхушке постепенно длинно заостренные, к основанию почти не суженные, в нижней части б. м. килеватые; край цельный или слабо пильчатый в верхушке, плоский; *жилка* тонкая, оканчивается в верхушке листа или немного ниже ее, на поперечном срезе с вентральным эпидермисом, клетки которого практически не отличаются от клеток пластинки, с дорсальным эпидермисом из клеток с широким просветом, со стереидным пучком (стереиды часто смешаны с субстереидами); пластинка однослойная, *клетки* пластинки удлинено ромбические, с отношением длины к ширине (2.0–)2.5–4(–6):1, тонкостенные, к основанию шире и длиннее, б. ч. 3–5:1, умеренно тонкостенные, б. м. прямоугольные и немного более широкие; клетки края не дифференцированы или имеется 1–3-рядная двуслойная, редко трехслойная кайма из узких толстостенных клеток, доходящая от основания до 0.9 длины листа. *Вегетативное размножение* посредством иногда развивающихся в пазухах листьев веретеновидных выводковых почек из одного ряда клеток. *Обоеполый* или *несмешанно обоеполый*, иногда также с архегониями на поверхности стебля без определенной связи с листьями. Антеридии терминальные. *Перихециальные листья* слабо дифференцированные. *Ножка* светло-буроватая, закрученная вокруг своей оси и часто согнутая ниже коробочки. *Коробочка* бледно-бурая, прямая, прямостоячая или вбок повернутая, цилиндрическая, постепенно суженная к основанию. *Крышечка* низко коническая. *Клетки экзостема* удлинено прямоугольные, тонкостенные, за исключением 3–6 рядов клеток под устьем. *Колечко* не опадающее. *Перистом* двойной, от умеренно до сильно редуцированного: *зубцы экзостема* узкие, слабо папиллозные на большей части длины, кроме основания, вдвое короче эндо-

стома или отсутствуют (но материал экзостема может сохраняться приросшим к сегментам эндостема); базальная мембрана *эндостема* низкая или полностью отсутствует; сегменты узко ланцетные или нитевидные, не перфорированные. *Споры* мелкие.

Порядок включает одно семейство.

СЕМ. ORTHODONTIACEAE Goffinet — ОРТОДОНЦИЕВЫЕ

Наиболее крупный и широко распространенный род семейства, *Orthodontium*, обычно включали в Врусеае, однако молекулярно-филогенетический анализ выявил его тесное родство с двумя родами, распространенными преимущественно в Южном полушарии, а именно *Hymenodon* Hook. f. & Wilson и *Leptotheca* Schwägr, традиционно относимыми к Rhizogoniaceae

Род 1. *Orthodontium* Schwägr. — Ортодонциум

Тип рода – *Orthodontium lineare* Schwägr. Род включает около 15 видов, распространенных преимущественно в Южном полушарии, в горах. Название от ὀρθός – прямой и ὀδόντος, ὀδόντος – зуб, зубец (греч.), по прямым зубцам перистоста.

Род *Orthodontopsis* Ignatov & B.C. Tan был выделен из рода *Orthodontium* на основании наличия хорошо дифференцированной каймы, а также аномального расположения архегониев. Большинство представителей рода встречается в южном полушарии и, отчасти, в горах тропической зоны; если они и проникают на север, то в океанических районах западных секторов как Европы (до Великобритании), так и Северной Америки (до Калифорнии), тогда как *Orthodontopsis* был обнаружен в высокогорьях Алтая, в условиях, соответствующих северотаежному. Вместе с тем, молекулярно-филогенетические исследования показали, что единственный представитель рода *Orthodontopsis* очень близок к *Orthodontium gracile*, одному из наиболее эволюционно продвинутых видов рода, в связи с чем выделение его в качестве отдельного рода не оправданно.

1. Листья не окаймленные: клетки по краю листа не дифференцированы; перистом двойной, с узкими зубцами и сегментами; западные районы европейской части (в настоящее время известен только из Калининградской области) 1. *O. lineare*
- Листья окаймленные: клетки по краю листа линейные; перистом представлен тонкими,

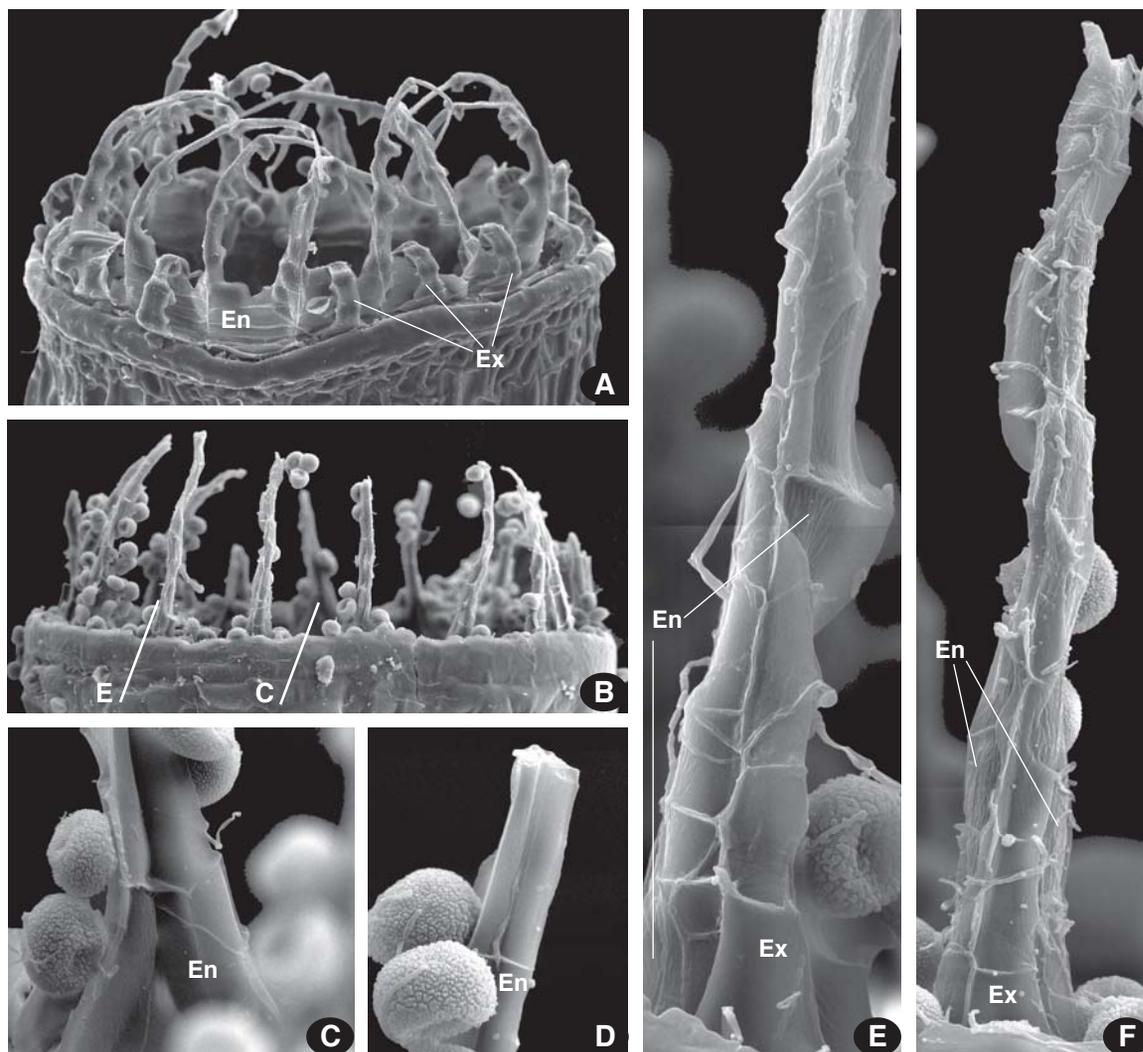


Рис. 294. *Orthodontium linearis* (A) и *O. lignicola* (B–F). A–B: перистом, общий вид, $\times 175$, $\times 150$; C–D: элемент перистоста с вентральной стороны в основании (C) и в верхней части (D, верхушка обломана), виден материал эндостоста, образующий киль, $\times 770$, $\times 920$; E–F: элементы перистоста с дорсальной стороны, виден материал экзостоста (Ex) со срединной линией, сросшийся с эндостостом (En), имеющим продольно исчерченную поверхность, $\times 1050$, $\times 830$.

легко обламывающимися сегментами, с приросшими к ним местами фрагментами экзостоста; горы юга Сибири и Дальнего Востока 2. *O. lignicola*

- ◆
- 1. Leaves unbordered; peristome double, with thin exostome teeth and endostomial segments; western part of European Russia (currently known only from Kaliningrad Province) 1. *O. linearis*

One of the very few examples of an alien invasive moss species in the Northern Hemisphere. Indigenous to the Southern Hemisphere, *O. linearis* was introduced into Europe (initially England) at the beginning of the 20th century

and has subsequently been found in many northern and central European countries. In 1990 it was first recorded in Kaliningrad Province as new to Russia. It remains a rare species there, apparently without the ability to spread further eastwards. The species grows on rotten logs, tree bases and decayed litter in pine plantations. It can be recognized by its straight, elongate capsules and delicate peristome of narrow teeth and segments.

- Leaves bordered with linear cells; exostome teeth absent and peristome elements formed from delicate and fragile endostomial segments with partially adherent exostomial material; mountains in the southern regions of Siberia and Russian Far East 2. *O. lignicola*

This species is known from China (Sichuan, Yunnan), Mongolia (Hubsugul area), India (Sikkim), Nepal and from South Siberia from the Altai to Khabarovsk territories. It occurs in the mountains in a narrow altitudinal belt a little below the tree line, where fallen trunks of *Larix* and *Pinus sibirica* decay quite slowly due to the cold environment and snow is occasional in summertime. *Orthodontium lignicola* prefers overhangs of logs and hollows in wood from root side. It is a very rare species in protected areas, while outside of them even moderate human impact reduces the abundance of substrates. Intentional searching in many apparently suitable locations was not successful.

1. **Orthodontium lineare** Schwägr., Sp. Musc. Frond., Suppl. 2 2(2): 124, pl.188. 1827. — **Ортодонциум линейный**. Рис. 294 А; 295.

Стебель 1 см дл. *Листья* 2.5–4.5×(0.25–)0.4–0.5 мм; *клетки* 50–100×14–18 μm. *Вегетативное размножение* посредством специализированных органов неизвестно. *Ножка* 3–6 мм. *Коробочка* до 2 мм дл. *Перистом* двойной. *Зубцы экзостомы* примерно вдвое короче эндостомы, в сухом состоянии внутрь согнутые; на дорсальной стороне мелко папиллозные; *эндостом* с низкой базальной мембраной и узко ланцетными узловатами сегментами, стыки клеток которых выглядят как небольшие вентральные трабекулы экзостомы в других группах мхов. *Споры* (13–)16–20 μm.

Описан из Южной Африки. Естественный ареал вида циркумантарктический, включающий также юг Австралии, Новую Зеландию и близлежащие острова, в т. ч. Новую Каледонию, встречается также на юге Чили и Аргентины и на Фолклендских островах. В 1910 г. он был обнаружен в Англии, в 1939 г. – в Германии и затем за несколько десятилетий распространился в странах центральной и северной Европы, на восток до Швеции, Польши, Словакии. В 1990 году был впервые выявлен в Калининградской области, которая пока остается в России единственным местом, где этот вид встречается. Выявление его в других западных областях европейской части России хотя и возможно, но все-таки маловероятно, судя по распространению в Швеции, где он известен уже давно, но в бореальную зону едва проникает, и намного более част в западных, неморальных регионах этой страны. В Калининградской области встречается только на Куршской косе, где растет на сильно перегнившей лесной подстилке в молодых сосновых посадках, а также на валежнике и в основании стволов сосны (Dolnik & Narpenko, 2007). Истории расселения *O. lineare* посвящена значительная литература (см. обзор Hassel & Söderström, 2006); экология его подробно описана Хеденасом и др. (Hedenäs *et al.*, 1989).

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura
Kn Le Ps No Vo 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 KB SO In Chn Da
 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 Om Nvs To Krm Irn Yc Yvl Yal Khn Kks Kam Kom
 Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk
 Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

От прочих видов в данном типе местообитаний *Orthodontium lineare* отличается, в первую очередь, мелкими продолговато-овальными бледными коробочками. От *O. lignicola* он отличается отсутствием каймы листа и значительно более развитым экзостомом; кроме того, ареалы их не пересекаются.

2. **Orthodontium lignicola** (Broth.) D.C. Zhang, Fl. Yunnan. 18: 385. 2002. — *Funaria lignicola* Broth., Symb. Sin. 4: 48. 1929. — *Orthodontopsis lignicola* (Broth.) Ignatov & B.C.Tan, Arctoa 15: 168. 2006. — *Orthodontopsis bardunovii* Ignatov & B.C.Tan, J. Hattori Bot. Lab. 71: 169, pl. 1–4. 1992. — **Ортодонциум древесинный**. Рис. 294 В–F; 296.

Стебель 2–5 мм дл. *Листья* (2.0–)2.5–3.5(–5.0) ×(0.25–)0.4–0.6 мм; *клетки* (35–)45–70(–90)×15–22(–27) μm шир. *Вегетативное размножение* посредством веретеновидных выводковых почек из одного ряда клеток, иногда развивающихся в пазухах листьев. *Ножка* 3–6 мм. *Коробочка* до 1.5 мм дл. *Перистом* сильно редуцирован и образован 16 расставленно расположенными нитевидными элементами, основу которых создают сегменты эндостомы, но на дорсальной поверхности которых местами, особенно ближе к основанию, сохраняются фрагменты экзостомы. *Споры* 15–20 μm.

Описан из Китая, из провинции Юннань и известен еще из немногих точек в Тибете и Сычуане. Также найден в Прихубсугулье в Монголии. В России встречается на Алтае, в западном Саяне, в Забайкалье и на Баджальском хребте в Хабаровском крае. Редкий стенотопный вид, растущий на Алтае в диапазоне 200–300 м ниже границы леса, как в лиственничниках, так и в кедровниках, на толстых валежинах или, реже, пнях. Разложение в этих условиях, где в течение всех летних месяцев случаются снегопады, идет очень медленно, и валежины имеют испещренные поверхности. *Orthodontium lignicola* предпочитает дупла со стороны основания ствола, а также нависающей и нижней поверхности, где нередко соседствует с *Plagiothecium laetum*, *Isopterygiopsis pulchella* и др. Даже небольшое антропогенное нарушение и сокращение количества валежника из-за заготовки дров как местными жителями, так и туристами стремительно сокращает популяции вида.

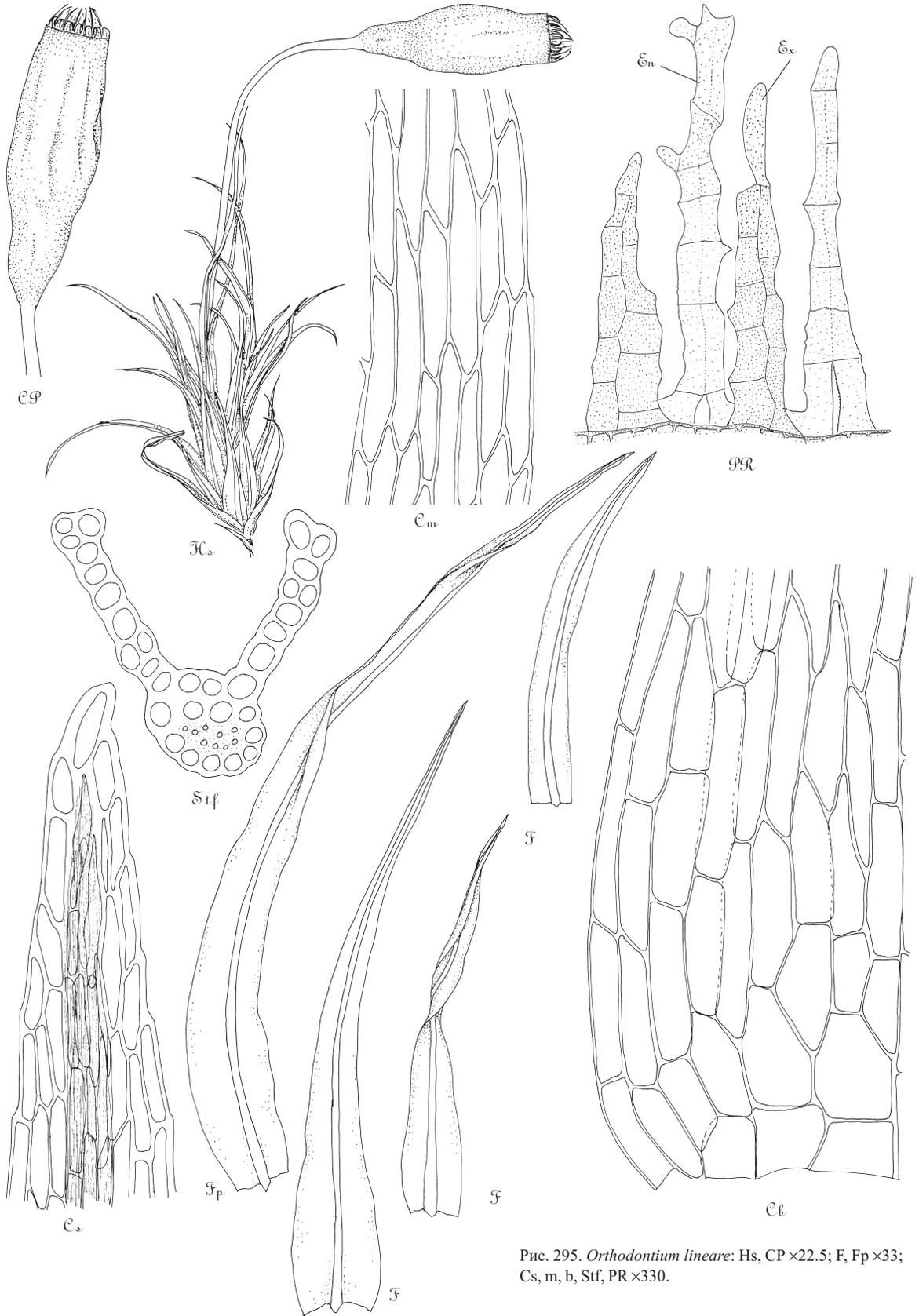


Рис. 295. *Orthodontium lineare*: Hs, CP $\times 22.5$; F, Fp $\times 33$; Cs, m, b, Stf, PR $\times 330$.

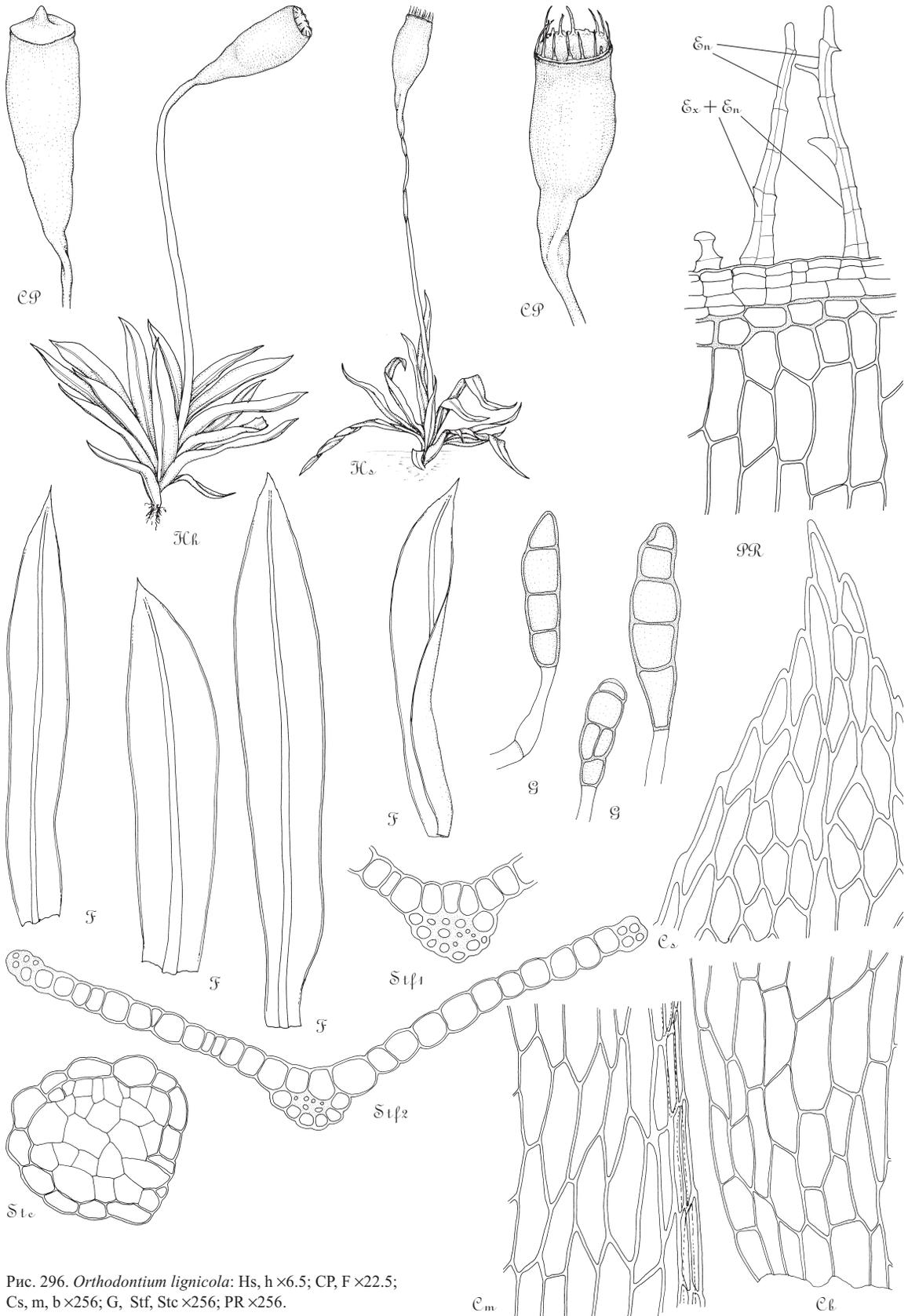


Рис. 296. *Orthodontium lignicola*: Hs, h × 6.5; CP, F × 22.5; Cs, m, b × 256; G, Stf, Stc × 256; PR × 256.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura
 Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv
 Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko V1 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 KB SO In Chn Da
 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 Om Nvs To Krm Irn Yc Yvl Yal Khn Kks Kam Kom
 Al **Alt** Ke **Kha** Ty Krs Irs Irb Bus Bue **Zbk**
 Am **Khm** Khs Evr Prm Sah Kur

Мелкий мох с прямыми светлыми коробочками и сильно закрученными листьями не похож на другие верхплодные мхи. Едва развитые "ресничковидные" сегменты эндостома при отсутствии экзостома позволяют безошибочно узнавать этот вид, который, однако, во многих местах с подходящими условиями найти не

удавалось, несмотря на специальные поиски. В случае нахождения рекомендуется проводить минимальные сборы, необходимые для точной идентификации растения, сохраняя большую часть популяции. Сравнение по морфологическим признакам сибирских растений (первоначально описанных как *Orthodontopsis bardunovii*) с южнокитайскими выявило ряд небольших отличий (Ignatov *et al.*, 2006). Молекулярно-генетический анализ образцов из разных частей ареала выявил наличие у вида ряда гаплотипов, которые, однако, встречаются и в южнокитайско-гималайском регионе, и в Сибири, что указывает на отсутствие резкой дифференциации и продолжающуюся миграцию между этими частями ареала, что не позволяет считать их самостоятельными видами.