

СЕМ. SCOULERIACEAE S.P. Churchill
— СКОУЛЕРИЕВЫЕ

Е.А. Игнатова, Л.Е. Курбатова

Сравнительно крупные растения берегов рек, растущие на скалах и галечниках, в б.м. постоянно увлажненных и периодически заливаемых местобитаниях; образуют рыхлые покровы или растущие в потоках плети, темно оливково-зеленые, черно-зеленые и с возрастом становящиеся совершенно черными, блестящими. *Стебель* жесткий, простертый, неправильно ветвящийся, при произрастании в быстро текущей воде часто теряющий листья в основании, или листья там частично разрушенные, в молодых частях густо всесторонне облиственный; в основании с обильными ризоидами, центральный пучок отсутствует. *Листья* в сухом состоянии рыхло прилегающие, от слегка извилистых до умеренно скрученных, влажные прямо отстоящие до отстоящих, яйцевидные до языковидных, слабо вогнутые, иногда слабо поперечно волнистые, к верхушке закругленные и до несколько колпачковидных, быстро суженные к основанию, без выраженного низбежания, край неправильно тупо пильчатый в верхней части, цельный близ основания; *жилка* сильная, оканчивается заметно ниже верхушки, на поперечном срезе с одним рядом указателей и 2–3 рядами субстерид на дорсальной и вентральной стороне; часто на жилке развиты ризоиды, причем они могут быть как на одной, так и на обеих сторонах листа, но при этом они тяготеют в своем расположении к зоне стыка пластинки листа и жилки; пластинка б.ч. однослойная, за исключением нижней части листа у края, где нередко формируется двуслойная субмаргинальная кайма, отделенная от самого края несколькими рядами удлиненных толстостенных клеток; клетки пластинки в верхней и средней части толстостенные, изодиаметрические, округлые или округло-многоугольные; ближе к основанию клетки становятся коротко до удлиненно прямоугольных; клетки углов основания листа б. м. квадратные, тогда как клетки субмаргинальной каймы удлиненные. *Двудомные*. Перигонии боковые, сидячие. Перихеции верхушечные или подверхушечные; внутренние перихециальные листья языковидные до яйцевидно-ланцетных. *Спорофиты* по одному из перихеция. *Ножка* толстая, короткая, прямая. *Коробочка* погруженная или коротко выступающая из перихециальных листьев, открывающаяся, с крышечкой, остающейся прикрепленной к ко-

лонке, в молодом состоянии округлая или сплюснута расширенная, после открывания еще более уплощенная, в 2–3 раза шире своей длины, сильно суженная к устью, темно или ржаво-коричневая до почти черной, блестящая; клетки экзотеция умеренно толстостенные, устьица отсутствуют, колонка мощная. *Колечко* отсутствует. *Крышечка* низко коническая до почти плоской, с коротким тупым клювиком или бородавочкой, остается приросшей к колонке. *Перистом* из 32 узко треугольных элементов эндостома, утолщенных и окрашенных, ломких, у некоторых видов остающихся приросшими к крышечке и кажущихся отсутствующими; низкие зубцы экзостома иногда имеются снаружки от эндостома, иногда же экзостом разрушен, но на наружной стороне элементов эндостома в их основании остаются трабекулы (выглядящие дорсальными на элементах эндостома, но фактически это остатки поперечных стенок ППС, то есть принадлежащие в равной степени и эндостому, и экзостому); вентральная сторона элементов эндостома гладкая; перистом прикреплен заметно ниже устья, в сухом состоянии отогнут снаружки, во влажном зубцы согнуты в сторону колонки. *Споры* крупные. *Колпачок* клубковидный, голый и гладкий.

Семейство включает единственный род.

Род 1. *Scouleria* Hook. — Скоулерия

Тип рода – *Scouleria aquatica* Hook., распространенный на западе Северной Америки. Род включает 5–6 или, возможно, немногим больше видов, встречающихся в северо-восточной Азии и в горах запада как Северной, так и Южной Америки. Понимание объема видов в роде довольно сильно менялось из-за весьма широкой изменчивости. Изучение молекулярных и морфологических признаков Игнатовой и др. (Ignatova *et al.*, 2015) выявило на территории России два вида, в пределах одного из которых имеются значительно уклоняющиеся по генетическим признакам растения, которые не рассматриваются пока в качестве самостоятельного таксона из-за отсутствия каких-либо морфологических признаков. Название в честь Джона Скоулера (Scouler, John, 1804–1871), американского натуралиста, врача, а также коллектора растений.

1. Листья с несколькими рядами более крупных и толстостенных клеток, образующих темную кайму по краю листа, а также нередко с субмаргинальной каймой в проксимальной части, до $1/3-1/2(-2/3)$, листа; субмаргинальная кайма двуслойная, 2–4-рядная, сложена удлинен-

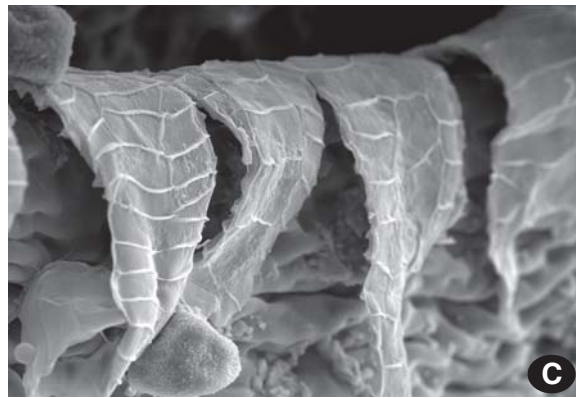
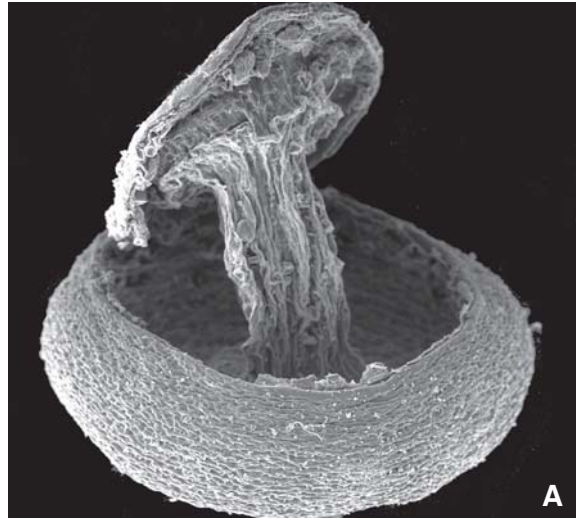
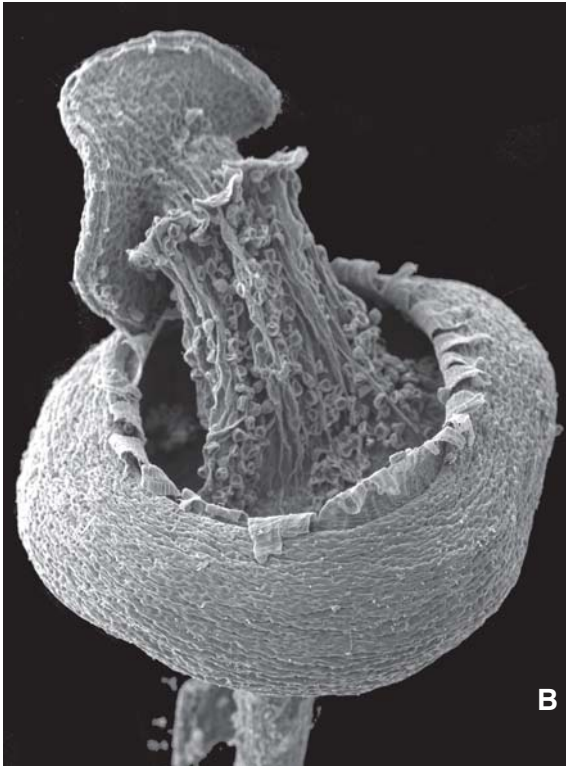


Рис. 134. *Scouleria rschewinii* (A) и *S. pulcherrima* (B, C): A, B – открытые коробочки, иллюстрирующие отличия в строении колонки и степени развития перистома, $\times 45$, $\times 45$; C – общий вид перистома, $\times 360$.

ными клетками; зубцы перистома умеренно ломкие, обычно сохраняющиеся в открытых коробочках, отогнуты в сухом состоянии; колонка \pm узко прирастает к крышечке; крышечка с небольшим округлым туповатым клювиком 1. *S. pulcherrima*

— Листья без каймы, клетки по краю листа не отличаются от клеток средней части листа, лист однослойный по всей ширине; зубцы перистома очень ломкие, обычно остаются приросшими к крышечке; колонка расширенная в месте прирастания к крышечке; крышечка с небольшой острой верхушкой 2. *S. rschewinii*

◆

1. Upper leaf margins with several rows of large, thick cells, forming a dark border, occasionally in lower 1/3–1/2(–2/3) of leaf with bistratose submarginal border of several rows of elongate cells; peristome teeth not fragile, usually present in deoperculate capsules, reflexed when dry; columella \pm narrowly attached to the operculum;

operculum with moderately long, subobtuse beak 1. *S. pulcherrima*

This species is sporadically distributed in Asian Russia, from Taimyr to Chukotka and to Vitim and Amur River basins. It grows on rocky substrates: cliffs, boulders, sometimes pebbles along temporarily flooding banks of rivers and creeks, or more rarely on lake shores. It is abundant in suitable habitats, but in general the species is not common.

— Leaf margins not bordered; peristome teeth fragile, usually not present in deoperculate capsules, adherent to the inner surface of the operculum; columella broadly attached to the operculum; operculum with very small, acute apiculus 2. *S. rschewinii*

This species was described from the lower course of the Yenisey River; most recent records of it are from the Vilyui River basin in Yakutia and from Vitim River in Irkutsk Province; also known from a few localities in NE Yakutia and Chukotka. It grows in about the same habitats as *S. pulcherrima*.

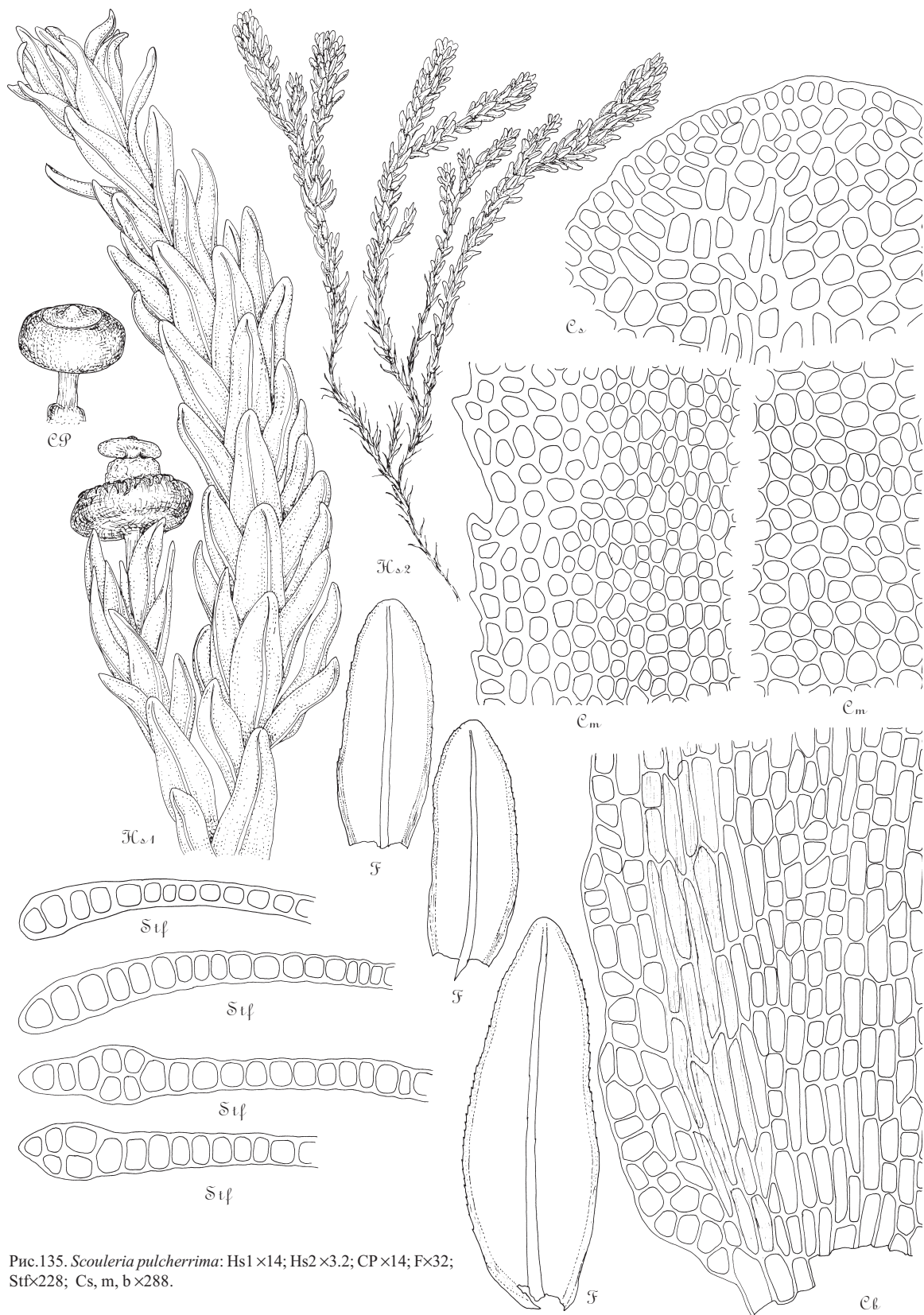


Рис.135. *Scouleria pulcherrima*: Hs1×14; Hs2×3.2; CP×14; F×32; Stf×228; Cs, m, b×288.

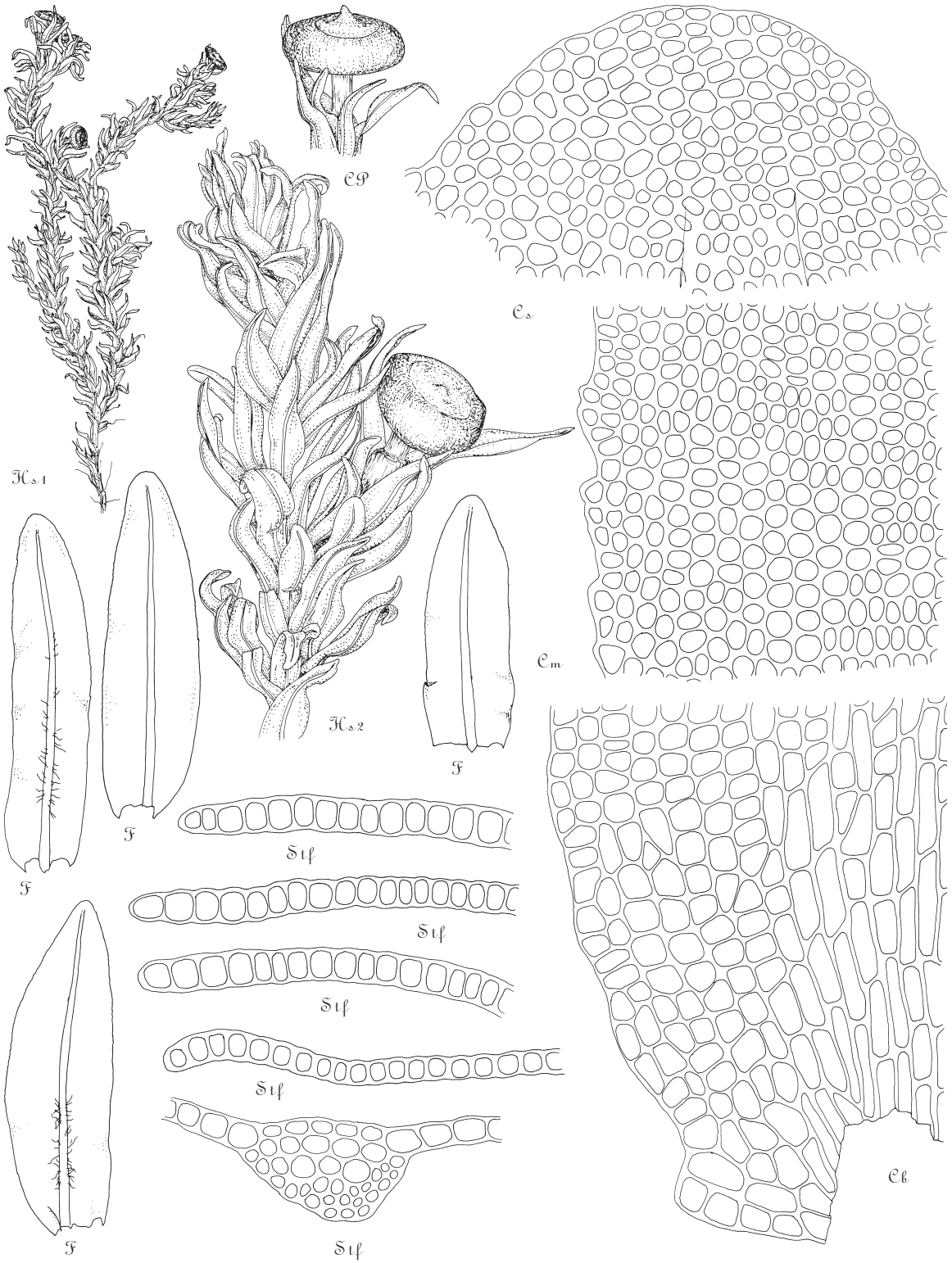


Рис. 136. *Scouleria rzhewinii*: Hs1 ×3.2; Hs2 ×14; CP ×14; F ×32; Stf ×228; Cs, m, b ×288.

1. **Scouleria pulcherrima** Broth., Trudy Bot. Muz. Imp. Akad. Nauk 16: 24. 2 f. 1, 4 f. 2. 1916. — **Скоулерия красивенькая**. Рис. 134В,С, 135.

Стебель до 10 см дл. *Листья* 2–5×0.8–1.5 мм, кайма по краю листа однослойная, однако отчетливо оформленная благодаря изодиаметрическим, но более крупным (на поперечном срезе более высоким) клеткам; также обычно развита субмаргинальная кайма, клетки которой в 2–4(–5) рядах удлиненные, нередко двуслойные, часто более светло окрашенные, сильнее блестящие или же буроватые; субмаргинальная кайма проходит от основания до 1/3–1/2(–2/3) длины листа; *жилка* сильная, 100–120 μm шир. в основании; *клетки* пластинки листа изодиаметрические, 9–24 μm, округлые или округло-прямоугольные, б. м. толстостенные, непрозрачные, в основании у жилки коротко прямоугольные до удлиненных. *Ножка* 0.8–1.0 мм дл. *Коробочка* возвышается над перихеием, 0.8–1.5 мм дл., 1.3–1.5 мм шир., округлая до стадии рассеивания спор, после сплюснутая в горизонтальном направлении, колесовидная. *Колонка* в основании узкая, расширенная на небольшом расстоянии от крышечки, и выше суженная к месту прикрепления к крышечке. *Зубцы перистомы* треугольные, сверху неправильно эродированные, умеренно ломкие, в коробочках до стадии сбрасывания крышечки 200–250 μm дл., оранжевато-бурые. *Споры* 40–55 μm.

Описан с р. Зея, притока Амура. Эндемик России, встречающийся спорадически в горных и гористых районах Восточной Сибири и Дальнего Востока (от Амура до Чукотки). В отдельных районах, как, например, на Анабарском плато, в верховьях Олекмы, на Становом Нагорье, низовьях Лены – это довольно часто встречающиеся и растущие в большом количестве растения. В других районах вид встречается спорадически. Растет на скалах, валунах и галечниках по берегам рек, периодически затапливаемых водами паводков, иногда на камнях по берегам озер. Если берега скалистые, *S. pulcherrima* иногда образует сплошную полосу по урезу воды на протяжении сотен метров.

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 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 KB SO In Chn Da
YG **Tan** SZ NI Ynw **Ynh** Yne VI Chw Chc **Chs** Chb
Uhm YN HM Km **Tas** Ev Yol **Yyi Yko Mg** Kkn
Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm lrm **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

Scouleria pulcherrima имеет кайму, что сближает ее с североамериканской *S. aquatica*, в синонимы к которой ее отнес Черчилль (Churchill, 1985). Более широкое за-

кругление листа *S. pulcherrima* не считалось важным признаком, пока молекулярные данные не показали четкой дифференциации этих видов. Отличия между ними имеются и в строении жилки, которая у *S. aquatica* более мощная и имеет дифференцированный вентральный и дорсальный эпидермис, тогда как у *S. pulcherrima* жилка сложена более гомогенными клетками. Следует отметить, что *S. aquatica* встречается на Аляске, и находки ее в России весьма вероятны.

2. **Scouleria rschewinii** Lindb. & Arnell, Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl., n.s. 23(10): 160. 1890. — **Скоулерия Ржевина**. Рис. 134А, 136.

Стебли 5–10(–15) см дл. *Листья* 2–5×0.8–1.5 мм, не окаймленные; *жилка* умеренно сильная, 50–75(–80) μm шир. в основании, нередко сверху коленчато согнутая; *клетки* пластинки листа округло-квадратные или многоугольные, 7–15 (–17) μm, с умеренно утолщенными стенками, б. м. прозрачные, в основании прямоугольные, до 20–50×8–10(–12) μm, по краю основания 2–5 рядов клеток б. м. квадратные. *Ножка* около 1 мм. *Коробочка* погруженная или выступающая, 0.8–1.0(–1.2) мм дл., 1.3–1.8 мм шир., округлая до стадии рассеивания спор, после сильно сплюснутая в горизонтальном направлении, колесовидная. *Колонка* без выраженного расширения ниже места прикрепления ее к крышечке. *Зубцы перистомы* редуцированные, б. ч. остаются приросшими к крышечке, где имеют вид желтоватых контуров до 150 μm дл., по краю же урночки остаются лишь фрагменты оснований зубцов. *Споры* 35–45 μm, мелко зернистые.

Scouleria rschewinii была описана из низовий Енисея по сборам 1876 года и в этих местах более никем не собиралась. Наиболее многочисленные точки сбора этого вида находятся по берегам р. Вилюй, левого притока Лены в среднем ее течении и на р. Витим, притоке р. Лены в ее верхнем течении. На Витиме *S. rschewinii* растет вместе со *S. pulcherrima*. Отдельные находки есть на реках Омолой и Колыма, а также на притоках Анадыря. Растет в таких же местообитаниях, что и предыдущий вид, но, например, на Витиме связан с более кислыми породами (наблюдения Ю.С. Мамонтова). Однако закономерности здесь, вероятно, не столь однозначные: на Вилюе вид растет на карбонатных породах, тогда как на Бурее (Дуссе-Алинь) *S. pulcherrima* была найдена в районе с кислыми породами. Название в честь коллежского советника Г.П. Ржевина, сопровождавшего экспедицию по Енисею и указавшего Арнелю место произрастания скоулерии.

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 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 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

Отличия *Scouleria rschewinii* от *S. pulcherrima* довольно сложные, и разные авторы трактовали в качестве важнейших разные признаки, включая отсутствие каймы по краю листа и размеры клеток. Хотя часто этих признаков достаточно, надо иметь в виду, что кайма у *S. pulcherrima* иногда плохо выражена, а размеры, подсчитанные для тысяч клеток обоих видов, показывают значительное перекрывание (Ignatova *et al.*, 2015), хотя распределения в целом отличаются: у *S. rschewinii* – 7–15(–17) μm , тогда как у *S. pulcherrima* – 9–24 μm . При этом клетки *S. pulcherrima* более округлые и с более выраженной колленхимой. Структура клеточной сети хорошо отличается у этих видов при

рассмотрении в поляризованном свете: у *S. rschewinii* хорошо различимы границы блоков, а у *S. pulcherrima* они не заметны (Ignatova *et al.*, 2015). Особенно значительные отличия имеются в строении коробочки: колонка *S. pulcherrima* имеет расширение несколько ниже места прикрепления к крышечке и, кроме того, зубцы перистомы у этого вида значительно лучше развиты, чем у *S. rschewinii*. В сущности, эти два признака оказываются тесно связанными между собой, отражающими развитие коробочки. Расширение колонки гомологично эпифрагме, развивающейся ниже зубцов, которые у *S. pulcherrima* и отделяют ее от крышечки. У *S. rschewinii* же перистом сильнее редуцирован, верхушки зубцов далеко не доходят до колонки, поэтому эпифрагма (точнее, ее гомолог) не отделяется от внутренней стороны крышечки, так что колонка оказывается безо всякого заметного расширения (рис. 134; подробнее см. Ignatova *et al.*, 2015).