

КЛАСС TETRAPHIDOPSIDA

Goffinet & W.R. Buck

М.С.Игнатов, Е.А. Игнатова

Как и у политриховых, зубцы перистома тетрафисовых нематодонтные, то есть образованы цельными клетками. В системе Бротеруса (Brotherus, 1925) они не считались близкими, но уже Диксон (Dixon, 1932) выделил в своей системе особую группу семейств, характеризующуюся данным типом строения перистома. Большинство систем второй половины XX века помещали их рядом, и молекулярно-филогенетический анализ впоследствии полностью подтвердил близкое родство этих групп. В последних системах мхов тетрафисовые выделяются в отдельный класс (Goffinet *et al.*, 2009), непосредственно следующий в системе мхов за классом Polytrichopsida. Основанием для этого служит своеобразное строение перистома из 4 зубцов, тогда как у политриховых зубцов перистома, если таковой развит, 32-64. Класс включает единственный порядок с одним семейством.

ПОРЯДОК TETRAPHIDALES

Goffinet & W.R. Buck

СЕМ. TETRAPHIDACEAE Schimp. —
ТЕТРАФИСОВЫЕ

На *нитевидной протонеме* развиты пластинчатые “*протонемные листочки*”, при образовании гаметофора разрушающиеся или остающиеся; гаметофоры развиваются на нитевидной протонеме. Растения образуют дерновинки или растут отдельными побегами. *Стебель* прямостоячий, простой или слабо ветвящийся, густо или рыхло округло облиственный, с центральным пучком или без него, без гиалодермиса; ризоиды только в основании. *Листья* от прижатых до далеко отстоящих, яйцевидные или ланцетные, узко или широко заостренные, к основанию постепенно суженные, край плоский, цельный; *жилка* простая, сильная, оканчивается ниже верхушки листа или слабая до отсутствующей у нижних листьев *Tetrodontium*; *клетки* пластинки в целом изодиаметрические, неправильно округло-многоугольные, гладкие. *Вегетативное размножение* линзовидными выводковыми телами, развивающимися на подставках из одного ряда клеток, головчато собранными на безлистных концах стебля или же сидящими в “корзиночках”, образованных сильно расширенными и скученными к верхушке листьями стерильных побегов. *Однодомные* или *мно-*

домные, с отдельными обоеполюми и мужскими растениями, или *двудомные*, но образующие почковидные растения с мужскими или с женскими гаметангиями на одной протонеме. *Спорофит* верхушечный. *Ножка* удлиненная, прямая или колеччато согнутая один раз в средней части, гладкая или шероховатая. *Коробочка* прямостоячая, симметричная, цилиндрическая или яйцевидная; крышечка коническая; колечко не отпадающее; устьица отсутствуют. *Перистом* простой, из 4 массивных, жестких, не гигроскопичных зубцов, образованных целыми клетками, расположенными в 1–4 слоя (рис. 52). *Колпачок* конический, продольно складчатый, голый. *Споры* мелкие, без выраженного тетрадного рубца.

В семействе 2 рода, *Tetraphis* и *Tetrodontium*, объединяющие 4–5 видов, из которых один широко распространен в бореальной зоне Северного полушария, остальные – преимущественно в приокеанических и горных районах Голарктики.

1. Растения средних размеров или умеренно мелкие; стебли удлиненные, б.ч. 0.5–3 см дл., рыхло облиственные, с центральным пучком; листья далеко отстоящие, с сильной, хорошо заметной жилкой; часто развиты линзовидные выводковые тела; на гнилой древесине, реже сырой почве в лесах, редко на скалах; широко распространенные виды 1. *Tetraphis* [с. 116]
- Растения очень мелкие; стебли 0.5–1 мм дл., с несколькими скученными листьями, без центрального пучка; листья прижатые или прямо отстоящие, нижние без жилки, верхние со слабой жилкой; выводковые тела отсутствуют; на скалах кислых пород в горах; редкие виды 2. *Tetrodontium* [с. 120]



1. Plants medium-sized to small; stems 0.5–3 cm long, extensively, loosely foliate; central strands present; leaves patent; lower and upper leaves strongly costate; lenticular gemmae commonly present on stem ends or in rosettes of uppermost stem leaves; widespread epixylic moss, occasionally occurring on soil and rocks 1. *Tetraphis* [с. 116]
- Plants small; stems very short, 0.5–1 mm long, with few, crowded leaves, central strands absent; leaves appressed to erect-appressed; lower leaves ecostate, upper leaves weakly, hardly discernible costate; lenticular gemmae absent; rare epilithic mosses 2. *Tetrodontium* [с. 120]

Род 1. *Tetraphis* Hedw. — **Тетрафис**

Протонемные листочки в развитых дерновинках отсутствуют. Растения умеренно мелкие до средних размеров, в рыхлых дерновинках, зеленые или буровато-зеленые, блестящие. *Стебель* рыхло облиственный, внизу с очень мелкими листьями. *Листья* сухие несколько извилистые, влажные

прямо отстоящие, в средней части стебля яйцевидно-ланцетные до широко яйцевидных, выше на фертильных побегах до продолговато-ланцетных, острые, плоско- и цельнокрайные; *жилка* оканчивается ниже верхушки листа (у средних стеблевых листьев) или почти достигает верхушки (у длинных верхних листьев); клетки округло-шести-

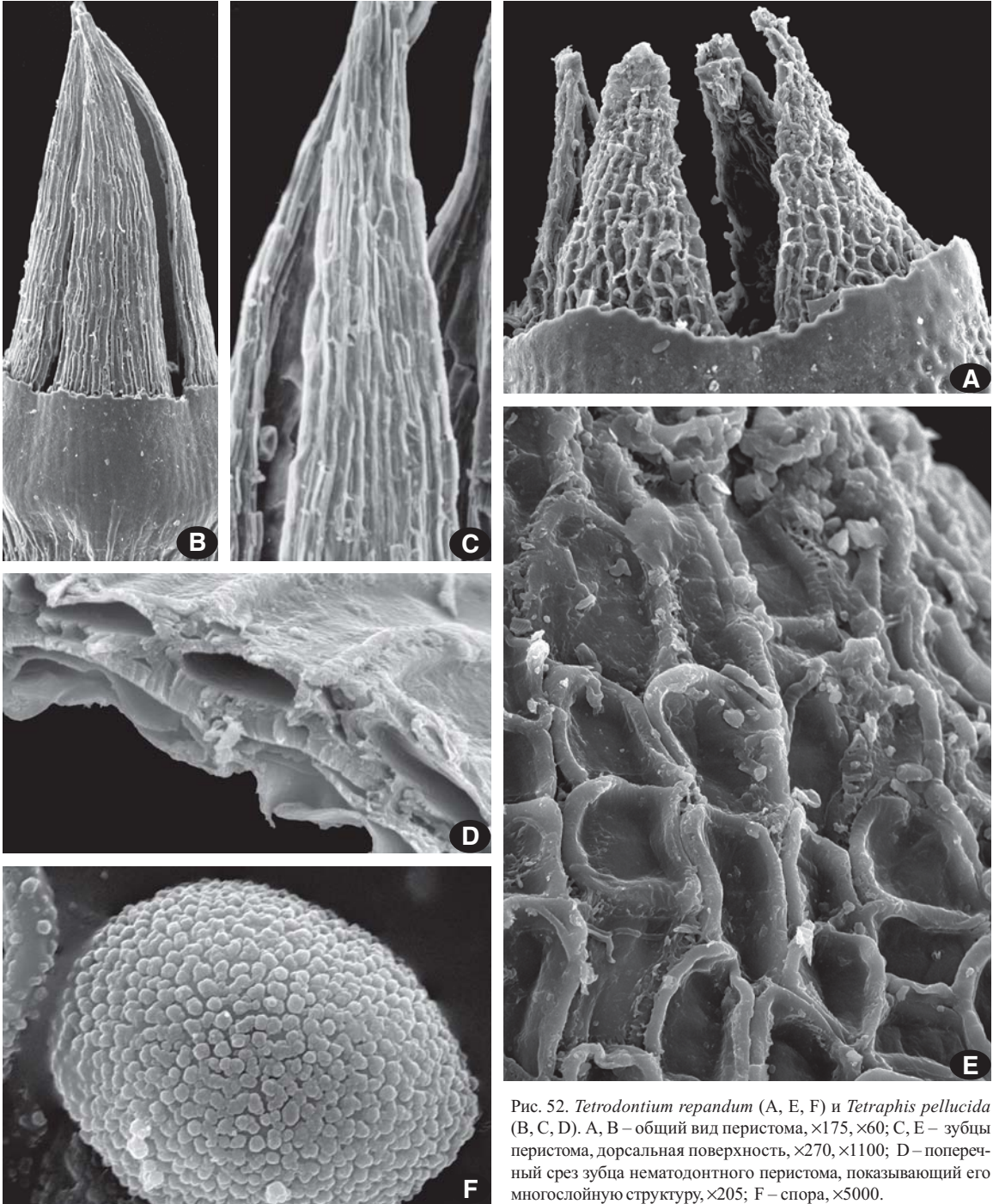


Рис. 52. *Tetradontium repandum* (A, E, F) и *Tetraphis pellucida* (B, C, D). A, B – общий вид перистома, $\times 175$, $\times 60$; C, E – зубцы перистома, дорсальная поверхность, $\times 270$, $\times 1100$; D – поперечный срез зубца нематодонтного перистома, показывающий его многослойную структуру, $\times 205$; F – спора, $\times 5000$.

угольные, б. м. толстостенные, гладкие, в основании листа прямоугольные. *Вегетативное размножение* при помощи выводковых тел линзовидной формы, сидящих на длинных ножках из одного ряда клеток. Собрания выводковых тел выглядят различно в зависимости от степени развития окружающих их листьев. Эти листья у более мощных побегов собраны крупными розетками, широко яйцевидные или поперечно расширенные, с выемкой на верхушке. На истонченных побегах листья сильно уменьшенные, расставленно расположенные, так что окружающие собрания выводковых тел листья вместе с самими телами выглядят как помпон на конце почти безлистной верхушки стебля. *Однодомные* и *многодомные*, с обоеполями и мужскими растениями. *Перихециальные листья* заметно длиннее стеблевых, прямые или отогнутые, узко ланцетные, с расширенным, но не резко дифференцированным основанием. *Ножка* красная, удлиненная, прямая или коленчато согнутая посередине, гладкая или слабо шероховатая. *Коробочка* красно-коричневая.

Тип рода – *Tetraphis pellucida* Hedw. Род включает 2(–3) вида, второй из которых редкий, встречающийся только в океанических районах Голарктики. Название от *тетра* – четыре (греч.), по числу зубцов перистома.

1. Ножка прямая или слабо согнутая, по всей длине со спирально расположенными и гладкими клетками на ее поверхности; перихециальные листья во влажном состоянии прямые; споры 8–13 μm 1. *T. pellucida*
- Ножка б. м. резко согнутая, ниже перегиба со спирально расположенными и гладкими клетками на ее поверхности, а выше с клетками, расположенными продольными рядами и папиллозными; перихециальные листья во влажном состоянии далеко отогнутые; 13–19 μm 2. *T. geniculata*

◆

1. Setae straight to weakly bent at middle; setae cells smooth or with solitary papillae; perichaetial leaves straight when wet 1. *T. pellucida*
Widespread epixylic moss throughout the boreal and hemiboreal zones of Russia, absent from the permafrost regions and Far Eastern islands and replaced by *T. geniculata*. Occasionally grows in other zones and on other substrates, such as wet soil rich in humus and on sandstone.
- Setae clearly and distinctly bent at middle; setae cells prorate above the middle bend; perichaetial leaves reflexed when wet 2. *T. geniculata*

Common in Sakhalin and Kuril Islands but otherwise rare in the mainland of Russian Far East. The species occurs in the same habitats as *T. pellucida*, and in the regions of co-occurrence can cause identification problems because its diagnostic characters sometimes vary within otherwise homogeneous tufts.

1. **Tetraphis pellucida** Hedw., Sp. Musc. Frond. 45. 7 f. 1 a-f. 1801. — *Georgia pellucida* (Hedw.) Rabenh., Deutschl. Krypt.-Fl. 2(3): 231. 1848. — *Tetraphis pellucida* var. *trachypoda* (Kindberg) J. Harpel, Sida. 22: 551. 2006. — *Georgia trachypoda* Kindberg, Rev. Bryol. 20: 93. 1893. — *Tetraphis trachypoda* (Kindberg) Paris, Index Bryol. Suppl. 318. 1900. — **Тетрафис прозрачный**. Рис. 53.

Стебель 0.5–3 см дл. *Листья* до 1.5×0.5–0.7 мм, клетки 13–20 μm . *Вегетативное размножение* в большинстве популяций. *Перихециальные листья* до 3.2×0.6 мм. *Спорофиты* нередко, но отдельные популяции состоят целиком из стерильных растений с выводковыми телами. *Ножка* 8–15 мм дл., прямая или слабо согнутая, по всей длине со спирально расположенными и гладкими клетками на ее поверхности. *Коробочка* 2–3 мм дл. *Спores* 8–13 μm .

Описан из Центральной Европы (без указания конкретного местонахождения). Распространение вида ограничено хвойными лесами в пределах Голарктики, с единственным выходом за ее пределы в Гималаях, в Бутане. К югу от таежной зоны вид встречается преимущественно в горах, проникая на юг до Южной Европы, Турции, Тибета и Сычуаня в Китае, Тайваня, в Северной Америке до южных штатов США. В России вид встречается часто в ареале видов ели и особо обычен в темнохвойных лесах, хотя местами нередок и в сырых борах и хвойно-широколиственных лесах, а также каменноберезниках. В то же время, *T. pellucida* практически отсутствует в зоне вечной мерзлоты: его нет на большей части территории Якутии, где единичные находки его известны только в березниках на более теплых склонах южной экспозиции. В степной зоне, а также в зоне широколиственных лесов он редок и встречается главным образом в пойменных болотах и в березовых колках. На Сахалине, где более широко распространен *T. geniculata*, *T. pellucida* очень редок, а на некоторых Курильских островах, например, на Итурупе и Кунашире, он и вовсе не известен, хотя есть одна находка на Шикотане. На юго-востоке Хабаровского края, однако, в отдельных районах оба вида встречаются в примерно равном обилии. Растет на гнилой древесине (на пнях чаще, чем на поваленных стволах), на гумусе и торфе под корнями упавших деревьев (обычно в заболоченных лесах) и изредка на затененных выходах песчаника.

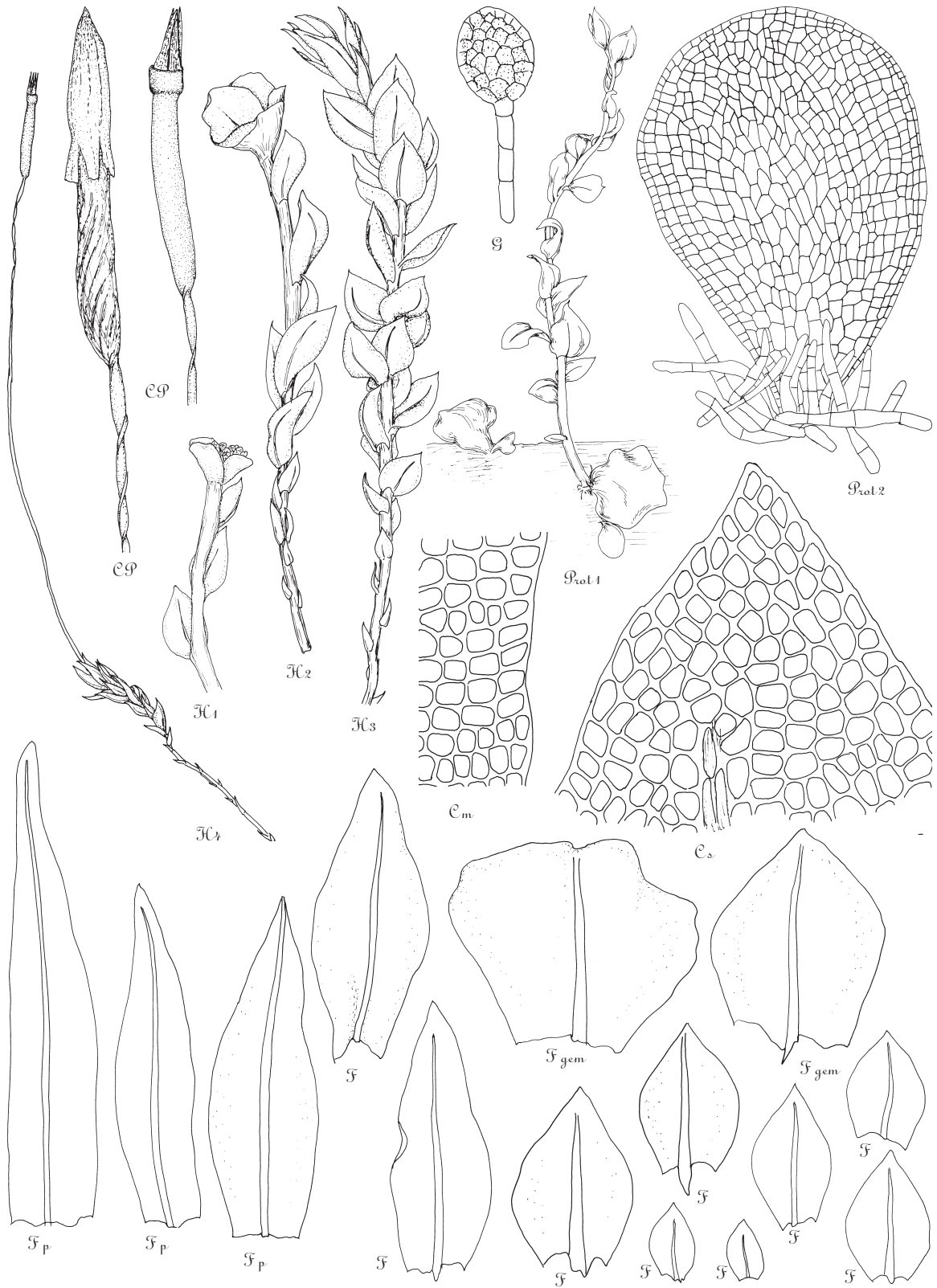


Рис. 53. *Tetraphis pellucida*: H1,2,3×13.5; H4×5; CP×13.5; F, F_p, F-gemmifera×25; Prot1×23.5; Prot2×122; G×122; C_s, m×317.

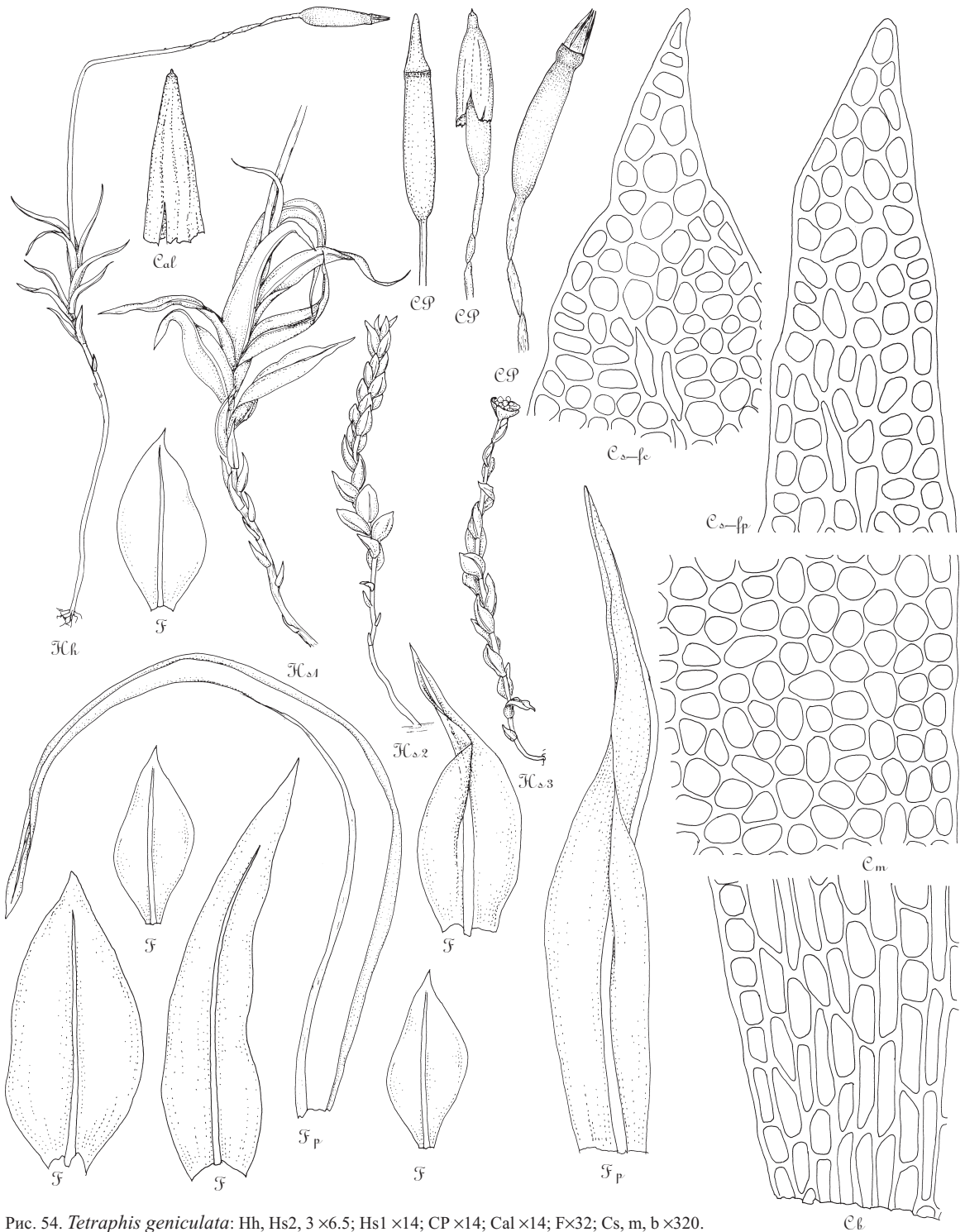


Рис. 54. *Tetraphis geniculata*: Hh, Hs2, 3 × 6.5; Hs1 × 14; CP × 14; Cal × 14; F × 32; Cs, m, b × 320.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura
Kn Le Ps No Yo Ki Ud Pe Sv
Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko VI Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
Ku Be Ori 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 Ye **Yvl Yal Khn Kks Kam Kom**
Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk
Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Вид обычно встречается либо с коробочками, либо с выводковыми корзиночками (нередко и с теми, и с другими), которые позволяют легко узнать его. В местах совместного произрастания двух видов распознать их можно только при наличии спорофитов или хотя бы перихециальных листьев (см. ключ). Однако даже при их наличии имеют место сложности, поскольку согнутость ножки иногда сильно варьирует в пределах дерновинки, и для уверенного определения требуется изучение возможно большего числа особей. Сложности усугубляются также наличием формы, описанной как *T. trachypoda*, ножка которой ближе к основанию имеет небольшую шероховатость из-за выступающих верхних углов клеток. Спиральная закрученность наружных клеток ножки в таких местах также варьирует. Статус этого таксона, его предположительно гибридное происхождение и приуроченность к дальнейшим наблюдениям. В Северной Америке, во всяком случае, такая связь отмечалась (Hargel, 2007).

2. ***Tetraphis geniculata* Girg. ex Milde, Bot. Zeitung (Berlin). 23: 155. 1865. — Тетрафис коленчатый.** Рис. 54.

Стебель 0.5–3 см дл. *Листья* до 1.7×0.5–0.7 мм, клетки 17–25(–30) μm. *Вегетативное размножение* в большинстве популяций. *Спорофиты* нередко, но отдельные популяции состоят целиком из стерильных растений с выводковыми корзиночками. *Ножка* б. м. резко согнутая, ниже перегиба со спирально расположенными и гладкими клетками на ее поверхности, а выше с клетками, расположенными продольными рядами и папиллозными. *Перихециальные листья* до 4.8×0.7 мм. *Ножка* 7–11 мм дл., красная. *Коробочка* 2–3 мм дл. *Споры* 13–16(–19) μm.

Описан из Японии. Вид относительно широко распространен в Северной Америке, в районах с океаническим климатом, как на Атлантическом, так и на Тихоокеанском побережье, а в Евразии встречается только на востоке, за пределами России в Японии, Китае, Корее. На российском Дальнем Востоке в массе растет на Южных Курилах и Сахалине, а на материке очень редок. Лишь местами, например, на юго-востоке Хабаровского края он массово встречается в темнохвойной тайге, в Приморском крае известен из немногих мест, преимущественно в интервале 600–900 м над ур. м. Растет на сильно разложившейся древесине и по характеру местообитаний и биотопов, по-видимому, совершенно не отличается от *T. pellucida*: в районах их совместного произрастания усмотреть такие отличия не удастся, хотя смешанные дерновинки практически никогда не встречаются.

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 Krm Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn
Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm Irm 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 от *T. pellucida* в комментарии к этому виду.

Род 2. ***Tetrodontium* Schwägr. — Тетродонциум**

Протонемные листочки в развитых дерновинках сохраняющиеся. Растения мелкие, встречаются отдельными особями или группами по несколько побегов на вертикальных или нависающих поверхностях камней, желтовато- или буровато-зеленые. *Стебель* очень короткий, с небольшим числом листьев, прилегающих и полностью скрывающих стебель и основание ножки. *Листья* сухие прямые, влажные не меняющие форму, нижние яйцевидные, широко и иногда тупо заостренные, без жилки, верхние ланцетные, постепенно заостренные или б. м. тупые, вогнутые, плоско- и цельнокрайные или едва пильчатые; *жилка* слабая, простая, оканчивается незадолго до верхушки, иногда не различима в нижней части листа; клетки продолговато-ромбические, б. м. толстостенные. Иногда развиты флагеллоидные веточки с сильно уменьшенными, черепитчато прилегающими ланцетными листьями. *Двудомные*, мужские и женские растения почковидные, развиваются на одной протонеме. *Перихециальные листья* яйцевидные до яйцевидно-ланцетных. *Ножка* прямая или с б. м. резким коленчатым изгибом немного ниже коробочки. *Коробочка* овальная до коротко цилиндрической, прямая. *Колтачок* складчатый. *Споры* 10–16 μm.

Тип рода не выбран. Род включает 2–3 вида; все они довольно редкие, растущие на скалах в горах. Название от *tetra* – четыре (греч.), *ὄδους*, *ὄδοντος* – зуб, зубец (греч.), по числу зубцов перистема.

1. Флагеллоидные веточки отсутствуют
..... 1. *T. ovatum*
— Флагеллоидные веточки многочисленные ..
..... 2. *T. repandum*

1. Flagelliform shoots absent 1. *T. ovatum*
This species is known in Russia in the Altai Mountains, SW Yakutia and Khabarovsk Territory. It grows on acidic rocks in shaded, wet habitats. All previous Russian records of *T. brownianum* belong to this species.
— Flagelliform shoots present 2. *T. repandum*
This species is known from only a few localities in the northern areas of European Russia,

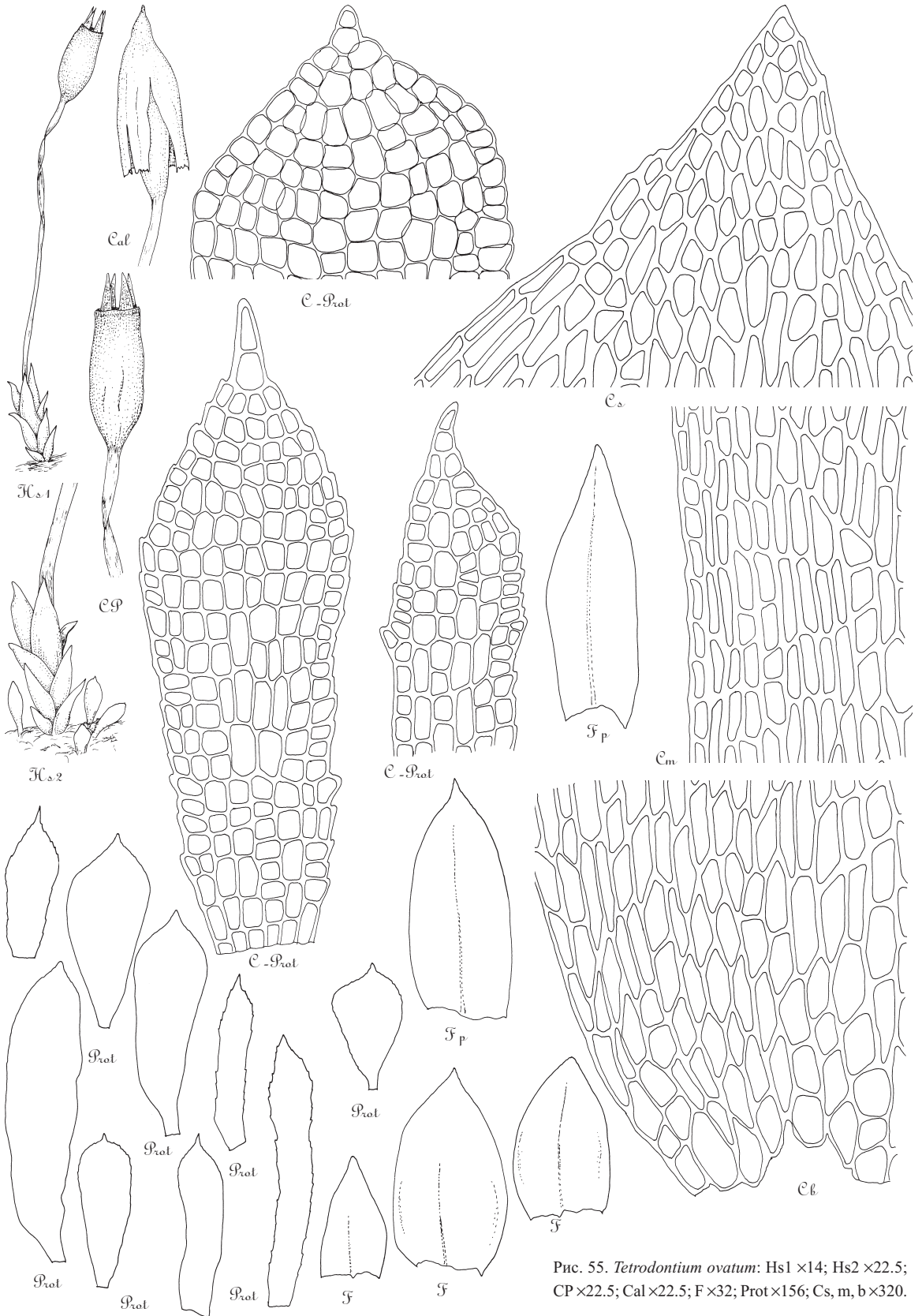


Рис. 55. *Tetrodontium ovatum*: Hs1 $\times 14$; Hs2 $\times 22.5$; CP $\times 22.5$; Cal $\times 22.5$; F $\times 32$; Prot $\times 156$; Cs, m, b $\times 320$.

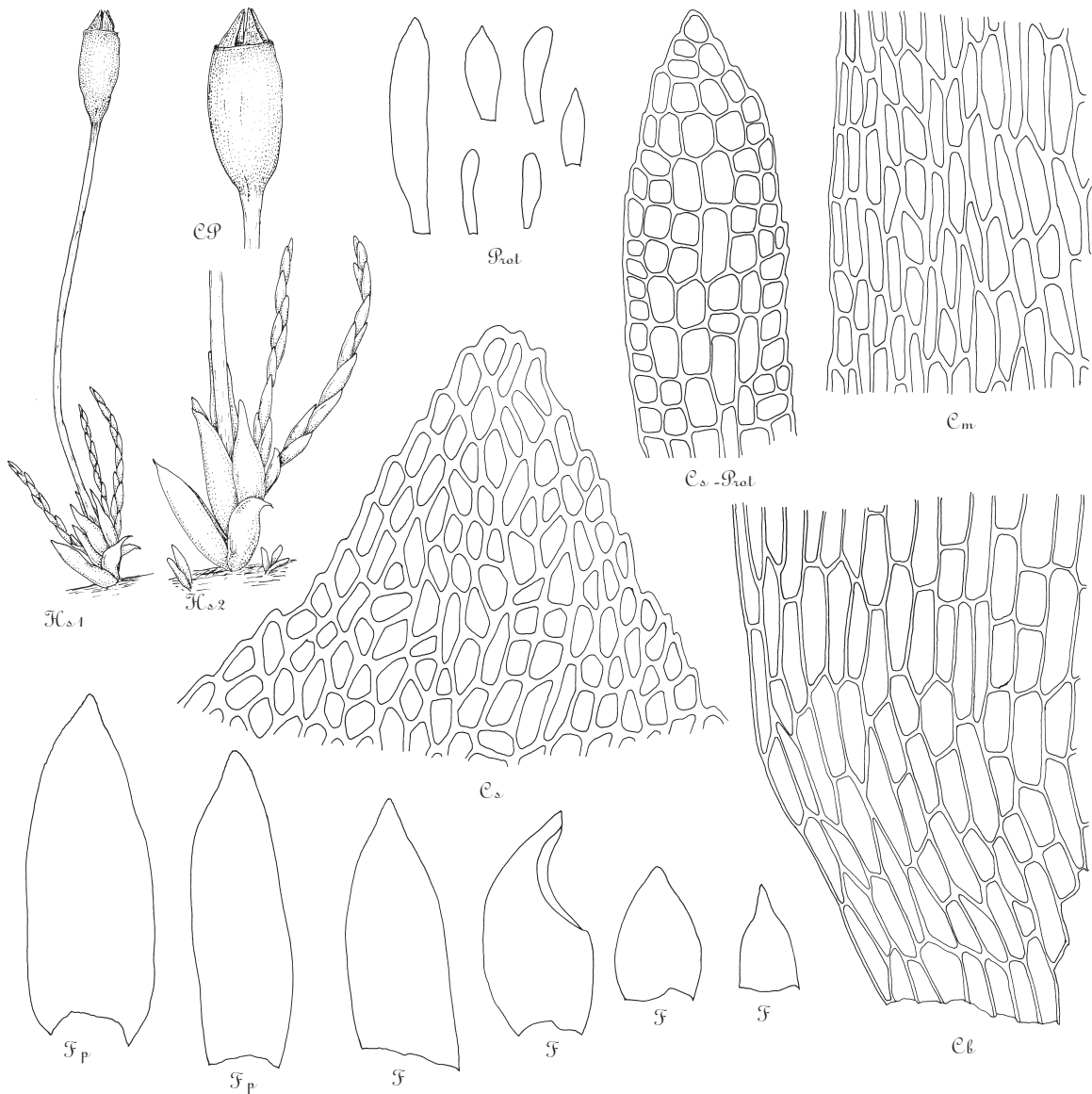


Рис. 56. *Tetrodontium repandum*: Hs1 $\times 14$; Hs2 $\times 22.5$; CP $\times 22.5$; F $\times 32$; Prot $\times 156$; C_s, m, b $\times 320$.

Siberia and along the Pacific coast. It grows on acidic rocks, especially in cracks and on overhanging ledges.

1. ***Tetrodontium ovatum*** (Funck) Schwägr., Sp. Musc. Frond. Suppl. 2(1,2): 102. 1824. — *Tetraphis ovata* Funck in Hoppe, Bot. Taschenb. Anfänger Wiss. Apothekerkunst 13: 41. 1802. — *Tetrodontium brownianum* (Dicks.) Schwägr. var. *ovatum* (Funck) Wijk & Margad., Taxon 9: 52. 1960. — **Тетродонциум яйцевидный**. Рис. 55.

Стебель 0.5–1 мм дл. Листья до 0.6–1.2 \times 0.3–0.6 мм, клетки 12–35 \times 6–12 μm . Флагеллоидные побеги отсутствуют. Протонемные листочки

0.15–0.5 мм, овальные до продолговатых, на верхушке расширенные и стянутые в хорошо заметную верхушечку, по краю городчатые от выступающих углов клеток. Спорофиты в большинстве популяций. Ножка 2–5 мм дл., красная. Коробочка 0.8–1.2 мм дл., красно-коричневая. Споры 12–16 μm .

Tetrodontium ovatum описан из Центральной Европы. Многими авторами (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970; Nagel, 2007) он рассматривался в качестве разновидности *T. brownianum*. Учитывая это обстоятельство, следует отметить, что *T. brownianum* указывался в большинстве стран Западной Европы, в Украине, Турции, Китае, Японии, Северной Америке, Новой

Зеландии, а *T. ovatum*, когда его выделяли, отмечался для Западной Европы и Северной Америки, в последней в районах как тихоокеанского, так и атлантического побережья. В России вид найден на Алтае, в Восточном Саяне, в Бурятии на восточном побережье Байкала, Якутии и Хабаровском крае. Находки на Алтае сделаны на хребте Каякатуярыкский, на 2000 м над ур. м., и в окрестностях Телецкого озера, на камнях у водопада в глубоком ущелье, на 470 м над ур. м. В Бурятии вид найден в Восточном Саяне на р. Урик, 1400 м над ур.м., а также на р. Большая Черемшаная в ее среднем течении. В Якутии на Алданском нагорье вид был собран на г. Эвота, на высоте 1314 м над ур. м., в сырых расщелинах камней и у подножья хребта Токинский Становик, на высоте 1100 м над ур.м., на камнях в аянском ельнике. В Хабаровском крае, в верховьях р. Буряя он рос на нависающих поверхностях камней в ельнике на склоне к ручью, около 1000 м над ур.м. Растет преимущественно на камнях кислых пород.

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 Ori 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 Krm 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

Tetrodontium ovatum легко отличается от второго вида рода, известного в России, *T. repandum* (см. ключ). Более сложно отличить *T. ovatum* от *T. brownianum*. Хотя все образцы, на основании которых последний вид приводился для России отнесены здесь к *T. ovatum*, находки *T. brownianum* s. str. в России, тем не менее, весьма вероятны. *Tetrodontium brownianum* отличается от *T. ovatum* более длинными, линейно-ланцетными или линейными протонемными листочками 1–2(–2.5) мм дл., по краю без городчатости, с менее выраженной верхушкой, а также длиннее заостренными стеблевыми листьями и в целом несколько более крупными размерами, в частности, ножкой до 8 мм.

2. **Tetrodontium repandum** (Funck) Schwägr., Sp. Musc. Frond. Suppl. 2(1,2): 102. 1824. — *Tetraphis repanda* Funck, Deutschl. Fl., Abt. II, Cryptog. 17: [4] ic. 1819. — **Тетродонциум выгызенный**. Рис. 56.

Стебель 0.5–1(–2) мм дл. Листья до 0.6–1.2×0.3–0.5 мм, клетки 15–50×8–15 μm. Флагеллоидные побеги 2–3 мм дл. Протонемные листочки 0.1–0.3 мм, продолговатые. Спорофиты в большинстве популяций. Ножка 3–7 мм дл., красная. Коробочка 1.2 мм дл., красно-коричневая. Споры 14–16 μm.

Описан из Германии. Вид встречается в горах Центральной и Северной Европы, на Тихоокеанском побережье Северной Америки от штата Вашингтон до Аляски, в Японии. В России известны единичные находки в северных районах (на Кольском полуострове, в Большеземельской тундре и на Анабарском плато) и в горах юга Сибири (в Хакасии и на восточном побережье Байкала). Более часто этот вид встречается на Дальнем Востоке: в Приамурье, на Сахалине, Командорах, Камчатке, Курилах. В последних двух районах в отдельных местонахождениях он растет в значительном обилии на вулканических породах, на которых прочие мхи весьма редки (например, на Кунашире, на глыбах лавового потока, где кроме *T. repandum* был отмечен только *Polytrichastrum sphaerothecium*). Растет на скалах, обычно на вертикальных или нависающих поверхностях.

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 Ori 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 Krm **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**

Наличие флагеллоидных побегов отличает данный вид от других видов рода.