

К ФЛОРЕ ПЕЧЕНОЧНИКОВ ЯКУТИИ:
ИНТЕРЕСНЫЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ДЛЯ РОССИИ ВИДЫ
TO THE LIVERWORT FLORA OF YAKUTIA, EAST SIBERIA:
SPECIES INTERESTING AND LITTLE-KNOWN FOR RUSSIA

ЕЛЕНА В. СОФРОНОВА¹, АЛЕКСЕЙ Д. ПОТЕМКИН²

ELENA V. SOFRONOVA¹, ALEXEY D. POTEMKIN²

Резюме

В статье приводятся девять малоизвестных для России видов (*Anastrophyllum cavifolium*, *Barbilophozia hyperborea*, *Calycularia laxa*, *Cephaloziella elachista*, *Cryptocolea imbricata*, *Jamesoniella undulifolia*, *Scapania microdonta*, *S. sphaerifera*, *Tritomaria heterophylla*). Дается характеристика их экологического поведения, репродуктивного состояния и географического распространения. Три вида (*Cephaloziella elachista*, *Scapania microdonta*, *S. sphaerifera*) приводятся впервые для Якутии. Местонахождения *Anastrophyllum cavifolium*, *Cryptocolea imbricata* самые южные для России, *Tritomaria heterophylla* – самое южное в мире, *Scapania microdonta* – самое северное в мире, а *Barbilophozia hyperborea* – первое в России вне Арктической зоны. Обсуждаются и иллюстрируются диагностические признаки большинства рассматриваемых видов.

Abstract

Nine little-known for Russia species (*Anastrophyllum cavifolium*, *Barbilophozia hyperborea*, *Calycularia laxa*, *Cephaloziella elachista*, *Cryptocolea imbricata*, *Jamesoniella undulifolia*, *Scapania microdonta*, *S. sphaerifera*, *Tritomaria heterophylla*) are characterized with respect to their ecological behavior, reproduction, and geographical distribution. Three of them (*Cephaloziella elachista*, *Scapania microdonta*, *S. sphaerifera*) are recorded for the first time for Yakutia. Listed localities of *Anastrophyllum cavifolium*, *Cryptocolea imbricata* are southernmost for Russia, of *Tritomaria heterophylla* is southernmost in the World, of *Scapaniamicrodonta* is northernmost in the World and of *Barbilophozia hyperborea* the first finding in Russia outside the Arctic zone. Diagnostic characters of the most considered species are discussed and illustrated.

Флора печеночников экологически и географически разнообразной и огромной по площади территории Якутии еще недостаточно изучена, по литературным данным известно всего около 140 видов (Степанова и др., 1999). С начала специальных гепатикологических исследований в 1996 г. были получены новые данные о видовом составе, распространении и экологии печеночников, которые существенно дополняют известные ранее сведения. В статье приводятся 9 наиболее интересных и малоизвестных для России видов, 3 из которых впервые приводятся для Якутии.

Приводимый ниже список печеночников основан на гербарном материале, собранном Е.В. Софроновой (Акимовой) в 1990, 1994, 1996, 1998,

1999 гг. В этом случае при цитации образцов приводится только дата сбора. Кроме того, были обработаны гербарные образцы, собранные В.Б. Куваевым в 1954 г. с Западного Верхоянья, В.И. Перфильевой (Ивановой) в 1955, 1965 гг. с хребта Орулган и Западного Верхоянья, Н.А. Степановой в 1978 с хребта Кулар, С.Н. Кириллиной в 1990, 1991 гг. с хребта Орулган и Западного Верхоянья. Одно точное местоуказание *Anastrophyllum cavifolium* (Buch et S. Arnell) Lammes, определенное Р.Н. Шляковым, ранее не приводилось. Все цитируемые образцы хранятся в Гербарии Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (SASY).

Описания и принятые ниже цифровые обозначения мест сбора.

¹ – 677000 Якутск, пр. Ленина, 41, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН – Institute of Biology of Permafrost-Zone, Lenina str. 41, Yakutsk, 677000 Russia.

² – 197376 Санкт-Петербург, проф. Попова, 2, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН - V.L. Komarov Botanical Institute of Russian Acad. Sci., 2 Prof. Popova str., St. Petersburg, 197376 Russia.

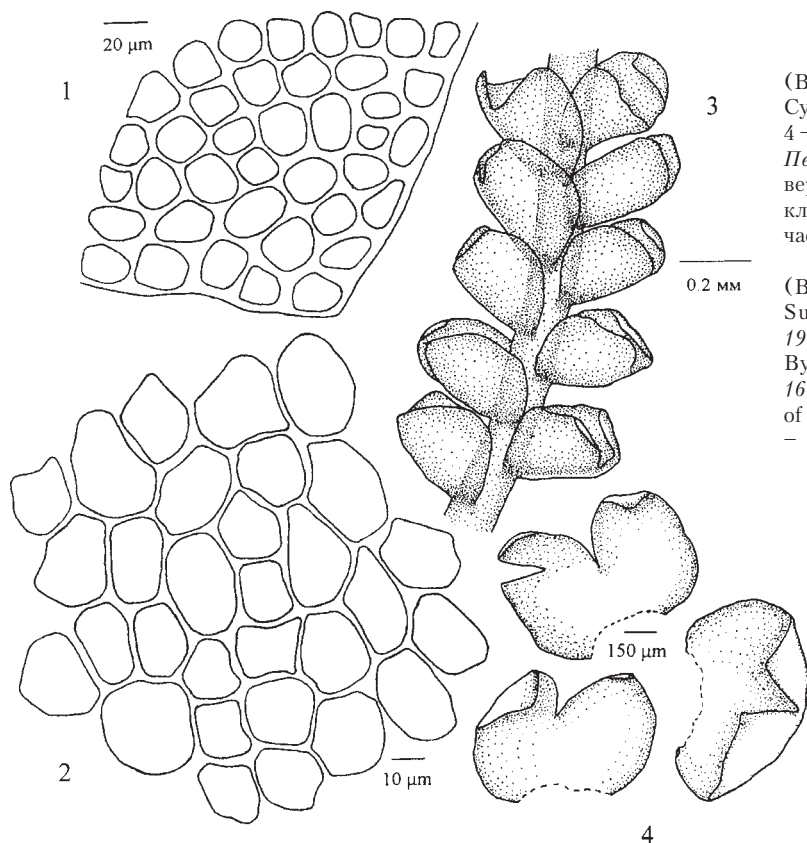


Рис. 1. *Anastrophyllum cavifolium* (Buch et S. Arnell) Lammes (1 – хр. Сунтар-Хаята, Акимова 19.07.1998; 2-4 – хр. Орулган, бассейн р. Бытантай, Перфильева, 16.09.1965): 1 – клетки верхней части лопасти листа; 2 – клетки середины листа; 3 – средняя часть побега; 4 – листья.

Fig. 1. *Anastrophyllum cavifolium* (Buch et S. Arnell) Lammes (1 – Suntar-Khayata range, Akimova 19.07.1998; 2-4 – Orulgan Range, Bytantay River Basin, Perfilieva, 16.09.1965): 1 – cells of upper sector of leaf lobe; 2 – median leaf cells; 3 – shoot sector; 4 – leaves.

I. Усть-Янский улус: 1. побережье моря Лаптевых в 20 км к С от устья р. Омолой (71°20' с.ш., 132°10' в.д.); 2. окрестности пос. Кулар (70°40' с.ш., 134°15' в.д.); 3. хребт Кулар, в 50 км к З от пос. Усть-Куйга (70° с.ш., 134°30' в.д.).

II. Хребт Орулган: 1. бассейн р. Бытантай: а) в 4 км от устья р. Кемюс (66°50' с.ш., 129°10' в.д.); б) правый берег р. Сэриилчээн (67°20' с.ш., 129° в.д.); в) верховья р. Чуорка ниже устья р. Очох (67°20' с.ш., 130° в.д.); 2. р. Соболах-Маян, близ устья реч. Куоланда (67°10' с.ш., 126°30' в.д.); 3. р. Ундюлюнг, близ устья реч. Бырандыа (66°20' с.ш., 127° в.д.).

III. Западное Верхоянье: 1. верховья р. Тукулан, близ устья реч. Туора Тукулан (64° с.ш., 133°10' в.д.); 2. среднее течение р. Тукулан, близ устья реч. Темирдэх (63°50' с.ш., 132°35' в.д.); 3. верховья реч. Турах (на этикетке Туракы, 65°55' с.ш., 133°40' в.д.); 4. левый берег р. Хунхады ниже р. Нэчучана (64°30' с.ш., 135° в.д.).

IV. Восточное Верхоянье: хребт Сунтар-Хаята, верховья р. Восточная Хандыга (63°10' с.ш., 139° в.д.).

В приведенном ниже списке новые для Якутии виды отмечены звездочкой; для каждого вида указаны субстрат; типы местообитаний; экспозиция склонов; степень увлажненности (для сборов 1990х); характер роста: отдельные растения, пучки, значительное сплошное покрытие (СП) – от 10 до 100 см² и обширное СП – более 100 см²; репродуктивное состояние; сопутствующие печеночники.

Anastrophyllum cavifolium (Buch et S. Arnell) Lammes (= *Sphenolobus cavifolius* (Buch et S. Arnell) K. Muell.). Рис. 1. – II.1.6. На почве кустарничково-моховой тундры на высокой террасе. Отдельные стебли среди *Dicranum*. 16.09.1965. В.И. Перфильева, опр. Р.Н. Шляков. IV. На гумусированных камнях в воде среди выходов валунов в багульниково-лишайниковом листовничном редколесье. Отдельные стебли среди *Scapania scandica* (H. Arnell et Buch) Macv., *Cephalozia pleniceps* (Aust.) Lindb., *Anastrophyllum minutum* (Schreb.) Schust. и др. 19.07.98. Самое южное местонахождение в России (Константинова, 2000).

Anastrophyllum cavifolium произрастает обычно отдельными стеблями, на хребте Сунтар-Хаята вместе с *Anastrophyllum minutum*. Отличаются от последнего более крупными клетками листа, которые в неразделенной части листа 33.6-36.4 x 25.2-28 μm и лишь немного более мелкие в лопастьях (14)19.6-25.2 (28) x (14)19.6 (22.4) μm (Рис. 1, 1-2; Schuster, 1969, Fig. 156, 3-4; Шляков, 1980, Рис. 52, 1а-1б). Кроме того, клетки в лопастьях расположены в неправильных рядах, а не упорядочены как у *A. minutum* (Рис. 1, 1; Schuster, 1969, Fig. 156, 3; Шляков, 1980, Рис. 52, 1в). Краевые клетки также крупные и слабо отличаются по размерам от прилежащих клеток середины листа (лопасть), (14)16.8-22.4 x 16.8-22.4 μm , тогда как у *A. minutum* они значительно мельче прилежащих клеток середины листа, 12-17(18) μm по краю листа против 17-25(30) x (12)15-22(24) μm в средней части (Шляков, 1980, Рис. 52, 1б). Когда материал обрабатывался масляные тела были уже разрушены, но так как они являются одним из важных диагностических признаков, их характеристика приводится по литературным данным. Масляные тела по (4-5)6-8(9-10) в клетке, шаровидные, 4-5 μm в диам. и удлинённые, 4-4.5 x 5-6.5 μm (Schuster, 1969, Fig. 156, 11). *A. cavifolium* может быть легко спутан с фенотипами *A. minutum*, известными как var. *grandis* (Gott. ex Lindb.) Schust. (Рис. 1, 3-4; Зиновьева, 1969, Рис. 1; Schuster, 1969, Fig. 156, 1, б). Последние могут быть неотличимы по форме листа и размерам растений. Наиболее надёжными отличительными признаками *A. cavifolium* в этом случае являются более многочисленные масляные тела, почти недифференцированные и значительно более крупные клетки края, а также середины листа.

Barbilophozia hyperborea (Schust.) R.Stotl. et B.Stotl. ex Potemkin – II.1.в. На почве каменистого пересохшего русла протоки. Отдельные стебли среди листостебельных мхов. 21.09.1965. В.И. Перфильева.

Второе местонахождение в Якутии, первая точка в России вне Арктической зоны (Константинова, 2000).

Подробная характеристика этого вида приводится в статье А.Д. Потемкина (1992).

Calycularia laxa Lindb. et H. Arnell – I.1. На сырой почве валика полигонально-вали-

кового тундроболота и бугра байджарахового комплекса злаковой с кустарниками антропогенной группировки по берегу моря. Отдельные или многочисленные слоевища в смеси с печеночниками или листостебельными мхами. 24.07.94. IV. На постоянно увлажняемых почве обрыва берега ручья и гумусированных камнях в основании курумника. Отдельные слоевища в смеси с печеночниками. Один раз отмечены антеридиальные растения. 14.07.98

Несмотря на немногочисленные указания вида для Сибири (Степанова, Дуда, 1984; Potemkin, 1993; Казановский, Потемкин, 1995; Константинова, Филин, 1998), обычно стерильная *Calycularia laxa* могла приниматься за стерильные растения *Pellia* и, таким образом, упускаться из виду. Косвенно об этом могут свидетельствовать многочисленные находки вида на Ямале (Потемкин, 1990; Potemkin, 1993). От стерильных видов *Pellia Calycularia laxa* отличается развитием пурпурных брюшных чешуек. У растений с побережья моря Лаптевых также наблюдается интенсивная пурпурная пигментация, охватывающая почти все растение. У растений с хребта Сунтар-Хаята пигментация практически отсутствует, сводясь к отчетливой пурпурной каемочке по краю слоевища.

**Cephaloziella elachista* (Jack) Schiffn. – II.1.а. На почве в мохово-лишайниковом листовичном редколесье. Отдельные стебли среди *Dicranum*. 2.09.1965. В.И. Перфильева.

Этот вид может быть спутан с *Cephaloziella subdentata* Warnst., от которого отличается более крупными, 13-15 x 20-30 μm , более или менее тонкостенными клетками основания лопастьей листа, против 10-13 x 18-22 μm , толстостенных у *C. subdentata* (Schuster, 1980: 45, Fig. 490, 8). Коровые клетки у *C. elachista* также крупнее (15-20 x 36-50 μm), чем у *C. subdentata* (10-15 x 18-32 μm) (Schuster, 1980, Fig. 490, 9). Важно отметить отличия вторичной пигментации обеих видов: у *C. elachista* она пурпурная до винно-красной, тогда как у *C. subdentata* - медно-красная (Schuster 1980: 72). Листья также обычно с 2 или несколькими острыми зубцами около основания, тогда как у *C. subdentata* листья обычно цельные, только иногда с 1-2 острыми базальными зубцами (Schuster,

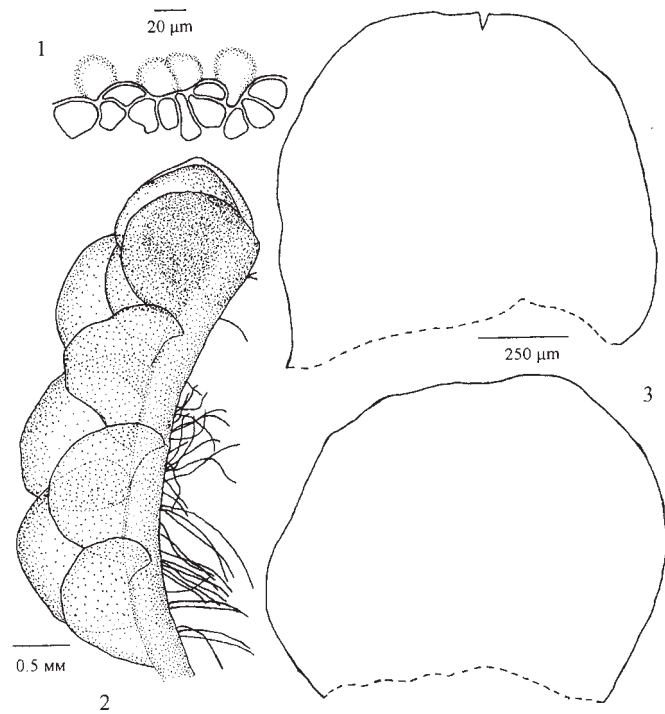


Рис. 2. *Cryptocolea imbricata* Schust. (1 – хр. Сунтар-Хаята, Софронова 22.07.1999): 1 – край архегониального покровного листа; *Jamesoniella undulifolia* (Nees) K. Muell. (2-3 – хр. Орулган, бассейн р. Бытантай, Перфильева, 7.09.1965): 2 – верхняя часть побега; 3 – листья.

Fig. 2. *Cryptocolea imbricata* Schust. (1 – Suntar-Khayata Range, Sofronova 22.07.1999): 1 – slime papillae on bract margins; *Jamesoniella undulifolia* (Nees) K. Muell. (2-3 – Orulgan Range, Bytantay River Basin, Perfilieva 7.09.1965): 2 – upper shoot sector; 3 – leaves.

1980, Fig. 490, 4, 5). При наличии растений с генеративными органами, *C. elachista* хорошо отличается от *C. subdentata* менее удлиненными и более тонкостенными клетками устья периантия с длиной превосходящей ширину в 1.5-4, а не в 3-6 раз (Schuster, 1980, Fig. 491, 7). Следует отметить, что женские покровные листья у *C. elachista* с острыми и крючковидно загнутыми или отогнутыми назад зубцами, а их лопасти обычно уже, 4-8 клеток в основании, тогда как у *C. subdentata* женские покровные листья пильчатые, лишь с изредка крючковидно загнутыми или отогнутыми назад зубцами, с более широкими лопастями 9-15 клеток в основании (Schuster, 1980, Figs. 491, 492, 494). Заслуживает внимания факт значительного перекрытия изменчивости обоих видов при произрастании их в диаметрально противоположных условиях, проявляющийся в подавлении зубчатости, уменьшении размеров клеток и увеличении толщины их стенок у растений *C. elachista* из сравнительно сухих местообитаний и усиление зубчатости, увеличение размеров клеток и утончение клеточных стенок у растений из переувлажненных местообитаний (Schuster, 1980). В этой связи при определении материалов обоих видов необходимо

принимать во внимание экологические условия, в которых они собраны.

Cryptocolea imbricata Schust. Рис. 2, 1. – IV. На постоянно увлажняемой почве с растительными остатками в русле горного ручья по сев. склону. Отдельные стебли среди печеночников. Отмечены женские побеги. 22.07.99.

Самое южное местонахождение в России (Константинова, 2000).

По основным признакам изученные растения соответствуют известным описаниям (Schuster, 1969; Жукова, 1978; Потемкин, 1990). Их отличительной чертой является темно-бурая окраска краевых участков большинства листьев кроме верхушечных, у которых краевые участки светло-коричневые, а средние – светло-зеленые. Масляные тела гомогенные, в основном по 5-7 в клетке, округлые, обычно в клетке несколько тел размером 5-5.6 µm в диам. и 1-2 до 9.8-11.2 µm в диам. (Schuster, 1969, Fig. 268, 2). Вместе с тем Шустер (Schuster, 1969) приводит несколько иную характеристику масляных тел, отмечая, что в некоторых случаях основная часть масляного тела остается несегментированной, в то время как меньшая часть распадается на небольшие масляные шарики или доли. Эти изменения в форме масляных тел происходят в живых растениях.

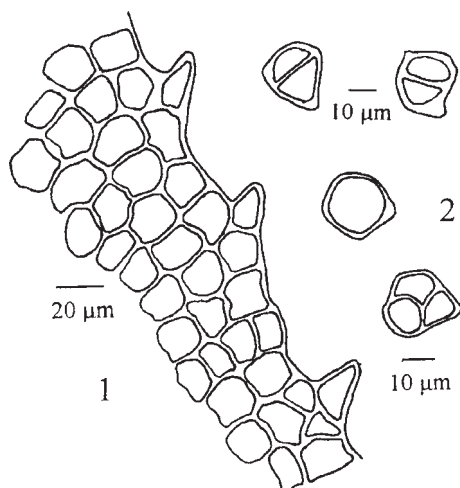


Рис. 3. *Scapania microdonta* (Mitt.) K. Muell. (хр. Сунтар-Хаята, Акимова 9.07.1998): 1 – краевые клетки и зубцы средней части вентральной лопасти листа; 2 – выводковые почки.

Fig. 3. *Scapania microdonta* (Mitt.) K. Muell. (Suntar-Khayata Range, Akimova 9.07.1998): 1 – sector of ventral leaf margin; 2 – gemmae.

Одним из наиболее удобных и надежных диагностических признаков *Cryptocolea imbricata*, наряду со своеобразными, часто долго сохраняющимися в клетках масляными телами, является структура гинееца. Перииантний у *Cryptocolea* отсутствует, а его защитную функцию выполняют плотно прилегающие друг к другу и формирующие двугубый гинеец покровные листья с более или менее многочисленными папиллами по краям (Schuster, 1969, Fig. 268, 6; Потемкин, 1990, Рис. 1, 5-6). У исследованных растений слизистые папиллы были отмечены в очень небольшом количестве по краям ювенильных и преимущественно внутренних верхушечных листьев, скрывающих кластер архегониев (Рис. 2, 1).

Jamesoniella undulifolia (Nees) K. Muell. (= *Crossogyna undulifolia* (Nees) Schljak.). Рис. 2, 2-3. – III.3. На почве в лишайниковом листовничном редколесье на склоне увала сев.-вост. экспозиции. Отдельные стебли среди *Dicranum* и *Polytrichum*. 1.07.1955. В.И. Иванова. IV. На сыром сфагне в пушицево-сфагновом болоте. Отдельные стебли среди *Calypogeia sphagnicola* (H. Arnell et J. Perss.) Warnst. et Loeske, *Cephaloziella arctogena* (Schust.) Konst., *Barbilophozia binsteadii* (Kaal.) Loeske, *Mylia anomala* (Hook.) S. Gray. 12.07.1998.

Этот вид может быть спутан со стерильными побегами *Cryptocolea imbricata*, от которых отличался более косо прикрепленными, более рыхло расположенными, слабоогнутыми листьями (Рис. 2, 2,3; Schuster, 1969, Fig. 256, 4, 10, 11; Шляков, 1981, Рис. 2, а-з). Кроме того, якутские растения *J. autumnalis*

отличаются от *Cryptocolea imbricata* бесцветными, а не буроватыми ризоидами, хотя по данным Шустера (Schuster, 1969: 890) у последнего вида встречаются ризоиды бесцветные до коричневатых. Когда материал просматривался масляные тела были уже разрушены. Так как они являются одним из важных диагностических признаков, их характеристика приводится по литературным данным. Масляные тела у *J. undulifolia* зернистого строения, по (6)8-10(14) в клетках середины листа (Schuster, 1969, Fig. 256, 1), а у *Cryptocolea imbricata* они фактически гомогенные и гладкие до слегка (и неясно) сегментированных, но часто бывают отчетливо и неравно сегментированными и в клетке их обычно меньше – по 4-7. У *J. undulifolia* они шаровидные, около 4-5.4(6.5) µm в диам., или эллипсоидальные, 4-5 x 6.5-8 µm, некоторые до 6 x 9 µm, а у *Cryptocolea imbricata* – яйцевидные до эллипсоидальных и более крупные – от 5 x 8-9 µm до 7-8 x 9-12 µm, редко 8 x 15 µm (Schuster, 1969).

**Scapania microdonta* (Mitt.) K. Muell. (= *Macrodiplphyllum microdontum* (Mitt.) H. Perss.¹). Рис. 3. – I.3. (23.07.1978. Н.А. Степанова); II.3. (12.07.1990); III.2. (6.09.1990), III.4. (1.08.1954. В.Б. Куваев); IV. (9.07.1998; 10.07.1998; 19.07.1998). На мелкоземме между камнями курумников. Отдельные стебли в смеси с печеночниками, среди *Tetralophozia setiformis* (Ehrh.) Schljak., иногда образует значительное или обширное СП. Один раз отмечен с выводковыми почками. На хр. Кулар – самое северное местонахождение в мире (Константинова, 2000).

От *Scapania plicata* (Lindb.) Potemkin отличается верхней лопастью характерно сильно расширенной близ основания и охватывающей передним краем стебель; сильнее изогнутым килем (килево-стеблевой угол в дистальной части киля у *S. microdonta* 110-170° против 70-110° у *S. plicata*); клетками лис-

⁴ – Род *Macrodiplphyllum* рассматривается как подрод *Scapania* вслед за Potemkin (1999).

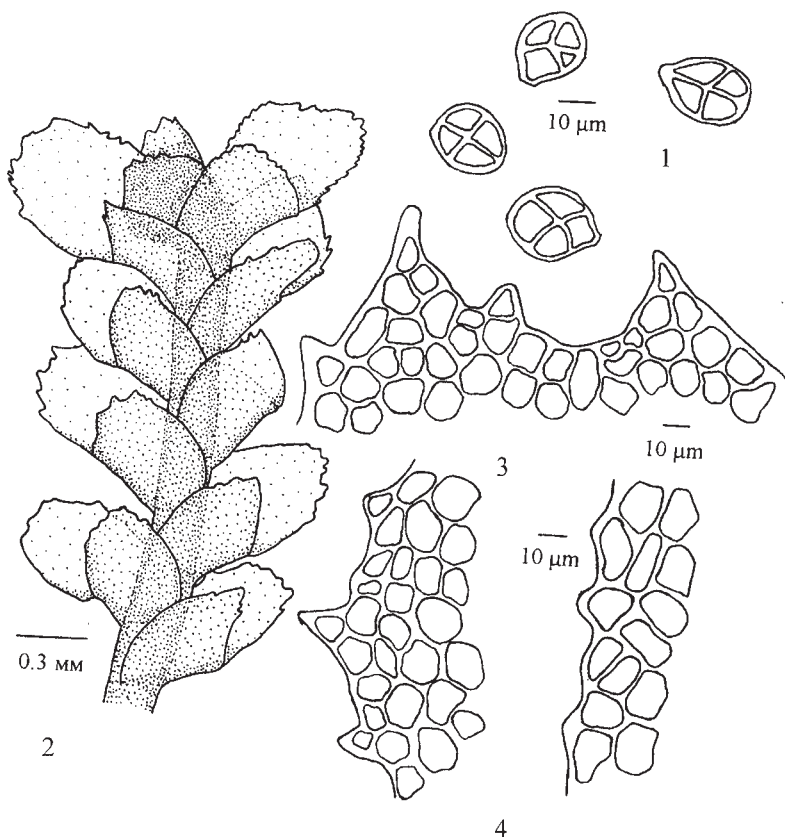


Рис. 4. *Scapania sphaerifera* Buch et Tuomik. (1, 4 – Западное Верхоянье, р. Тукулан, Кириллина 3.09.1990; 2, 3 – хр. Сунтар-Хаята, Акимова 11.07.1998): 1 – выводковые почки; 2 – верхняя часть побега; 3 – зубцы средней части вентральной лопасти листа растения, собранного у основания скалы южной экспозиции; 4 – зубцы средней части брюшной лопасти листа растения, собранного на курумнике северо-восточного склона.

Fig. 4. *Scapania sphaerifera* Buch et Tuomik. (1, 4 – West Verchoyanye, Tukulan River, Kirilina 3.09.1990; 2, 3 – Suntar-Khayata Range, Akimova 11.07.1998): 1 – gemmae; 2 – upper shoot sector; 3 – sector of ventral leaf margin of plant collected at foot of southfaced rock; 4 – sector of ventral leaf margin of plant collected on rock of northfaced slope.

4

тьев с очень густо- и грубопапиллозной кутикулой; зубцами листьев, длина которых почти вдвое превышает ширину (Рис. 3, 1; Шляков, 1981, Рис. 33, 2a-2в).

Выводковые почки были отмечены один раз. В основном они были 1-2(3)-клеточные, зеленые, более или менее угловатые до округлых, с одиночными выступающими углами, с пересекающимися внутренними стенками у 3-клеточных выводковых почек (Рис. 3, 2).

**Scapania sphaerifera* Buch et Tuomik. Рис. 4. – II.2. (23.08.1991. С.Н. Кириллина); II.3. (12.07.1990); III.1. (3.09.1990. С.Н. Кириллина); III.2. (6.09.1990); IV. (9.07.1998; 11.07.1998; 19.07.1998). На мелкоземме между камнями курумников, каменистой осыпи, у основания скалы, один раз на влажной коре колодины между камнями курумника. Отдельные стебли или пучками в смеси с другими печеночниками. Во всех случаях отмечены выводковые почки. Первое упоминание для Восточной Сибири (Константинова, 2000).

Scapania sphaerifera собрана с двумя другими *Scapania*, *S. scandica* и *S. microdonta*,

от которых сразу отличается коричневыми, более или менее шаровидными, преимущественно 4-клеточными выводковыми почками (Рис. 4, 1; Konstantinova & Potemkin, 1994, Fig. 2, f; Potemkin, 1999, Fig. 1, b, j). От *S. scandica* также отличается грубо папиллозной кутикулой; грубозубчатыми листьями и, кроме того, почти заостренно-эллиптической нижней лопастью, расположенной обычно под более острым углом углом к стеблю (45-70°); верхней лопастью, расположенной под углом к стеблю 15-30(40°) и почти прямым килем, иногда развивающим узкое крыло (Рис. 4, 2-3; Шляков, 1981, Рис. 59, 2a-2в). *Scapania sphaerifera* в стерильном состоянии отличается от *S. microdonta* не изогнутыми серповидно вентральными и особенно дорсальными лопастями листьев; едва изогнутым или прямым килем, с основанием не охватывающим широко стебель; преимущественно 2-3-клеточными (а не 1-клеточными) в основании зубцами листьев; в основном более или менее округлыми (а не угловатыми) выводковыми почками; отсутствием промежуточ-

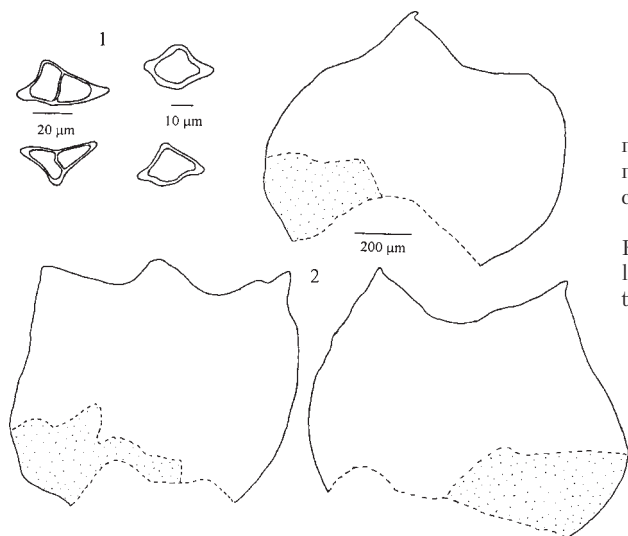


Рис. 5. *Tritomaria heterophylla* Schust. (окрестности пос. Кулар, Акимова 17.06.1996): 1 – выводковые почки; 2 – листья с отмеченной областью распространения пурпурной окраски брюшных оснований.

Fig. 5. *Tritomaria heterophylla* Schust. (vicinity of Kular village, Akimova 17.06.1996): 1 – gemmae; 2 – leaves, with marked areas of purple pigmentation of the ventral bases.

ных утолщений клеточных стенок клеток основания листа (Рис. 4, 1-3; Шляков, 1981, Рис. 59, 2a-2z; Potemkin, 1999, Fig. 1). Листья у *S. sphaerifera* в области прикрепления к стеблю часто тоже не килеватые.

В образце с хребта Сунтар-Хаята (235 км Магаданской трассы, г. Стрелка, южный склон, 950 м н.у.м., курумник, между камнями. 9.07.98 Е.В. Акимова) в клетках основания дорсальной лопасти были отмечены ранее не описанные масляные тела. Они мелкие, серые, тонкозернистого строения, по 3-5 в клетке, округлые 3-4 μm в диам., колбасовидные 5-6 x 3 μm. Мелкие масляные тела *Scapania sphaerifera* подтверждают факт обособленности вида от представителей секции *Aequilobae* (K. Muell.) Buch. (cf. Konstantinova & Potemkin, 1994).

Интересно отметить, что у растений из различных местонахождений наблюдается изменение характера зубцов от многоклеточных, в 2-3 клетки длиной и 2-4 клетки шириной в основании, до едва зубчатых. Наиболее существенное влияние на характер зубчатости листьев оказывает, вероятно, экспозиция склонов, на которых собраны растения, а не влажность почвы. Несмотря на то, что все образцы произрастали на сырых субстратах, в частично затененных нишах, у растений, собранных на склонах южной и юго-западной экспозиций зубцы значительно крупнее, чем у растений со склона северной экспозиции (Рис. 4, 3-4). Данный факт, возможно, является следствием большей эвтрофикации поверхностных горизонтов почвы южных скло-

нов, обусловленной значительно большим испарением с них.

Tritomaria heterophylla Schust. Рис. 5. – I.3. На очень сырой суглинистой почве в антропогенной полевохвощевой группировке. Образует значительное СП в виде корки, с примесью *Nardia geoscyphus* (De Not.) Lindb. С выводковыми почками. 27.06.1996. IV. На почве в воде ручейка и в русле сухого ручья на склоне вост. экспозиции. Отдельные стебли среди печеночников. Один раз отмечен с выводковыми почками. 11.07.1998; 14.07.1998. Самая южная точка в мире (Константинова, 2000) и второе указание для Якутии. Ранее вид приводился из низовьев Лены (Константинова, Филин, 1998).

Отличия Голарктических *Tritomaria* и ключ к ним приводились Потемкиным (1990). Согласно данной публикации и нашим наблюдениям *T. heterophylla* отличается от других видов выводковыми почками с сильно выступающими и утолщенными в углах клеточными стенками (Рис. 5, 1; Потемкин, 1990, Рис. 1, 5, 19). *T. heterophylla*, обычно встречающаяся с выводковыми почками, однажды была отмечена без них. Когда выводковые почки отсутствуют, вид отличается от *T. quinquedentata* более симметричными листьями с часто пурпурной, с фиолетовым отливом (а не коричневато-красной) окраской брюшных оснований листьев и брюшной стороны стебля, брюшной лопастью почти равной по ширине срединной, а также спорадическим развитием 2-лопастных листьев

даже на хорошо развитых побегах (Рис. 5, 2; Потемкин, 1990, Рис. 1, 21). От *T. scitula* *T. heterophylla* без выводковых почек отличается шириной листа заметно превышающей длину; более широкими лопастями листьев с выпуклыми краями, часто шиповидно заостренными на верхушках; характерной пигментацией брюшных оснований листьев и стебля (Рис. 5, 2; Потемкин, 1990, Рис. 1, 4, 15, 21).

ВЫВОДЫ

Проведенное исследование показало значительное морфологическое сходство видов с Верхоянского хребта с их описаниями из других регионов. Диагностические признаки рассматриваемых видов достаточно выражены, несмотря на часто крайние северные или южные пределы распространения и несколько иную экологию.

Местонахождения на хр. Сунтар-Хаята арктических видов *Anastrophyllum cavifolium*, *Cryptocolea imbricata*, *Tritomaria heterophylla* являются самыми южными или в России, или

в мире. *Barbilophozia hyperborea* и *Calycularia laxa* были также отмечены вне арктической зоны, где встречаются довольно редко. Все вышеупомянутые точки находятся на восточных и северо-восточных макросклонах Верхоянского хребта или, часто, на хр. Сунтар-Хаята.

Монтанный амфицифический вид *Scapania microdonta* встречается практически на протяжении всей Верхоянской горной системы. *Scapania sphaerifera*, монтанный вид преимущественно сибирского распространения, пока отмечен только на западных и южных макросклонах Верхоянья, представляющих, вероятно, барьер распространения вида на восток.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем глубокую благодарность Н. А. Константиновой за предоставленные неопубликованные материалы по распространению печеночников. Работа выполнена при поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований, гранты 98-04-49828, 99-04-48198 и 99-04-63088.

ЛИТЕРАТУРА

- [KAZANOVSKY, S.G. & A.D. POTEKIN] КАЗАНОВСКИЙ, С.Г., А.Д. ПОТЕМКИН. 1995. К флоре печеночных мхов хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье). – [To the flora of liverworts of the Khamar-Daban Range (Southern Baikal Region)] *Новости сист. низш. раст. [Novosti Sist. Nizsh. Rast.]* **30**: 98–110.
- [KONSTANTINOVA, N.A.] КОНСТАНТИНОВА, Н.А. 2000. Анализ распространения печеночников севера Голарктики. – [Distribution patterns of north Holarctic Hepatics] *Arctoa* **9**: 21–80.
- KONSTANTINOVA, N.A. & A.D. POTEKIN 1994. Studies on *Scapania sphaerifera* (Hepaticae). – *Ann. Bot. Fennici* **31**: 121–126.
- [KONSTANTINOVA, N.A. & V.R. FILIN] КОНСТАНТИНОВА, Н.А., В.Р. ФИЛИН. 1998. Печеночники низовьев реки Лена (Восточная Сибирь). – [Liverworts of the Lower Lena River (East Siberia)] *Arctoa* **7**: 69–78.
- [POTEKIN, A.D.] ПОТЕМКИН, А.Д. 1990. Род *Tritomaria* (Lophoziaceae, Hepaticae) на Ямале. – [Genus *Tritomaria* (Lophoziaceae, Hepaticae) on Yamal] *Бот. журн.* [Bot. Zhurn.] **75**(12): 1742–1753.
- [POTEKIN, A.D.] ПОТЕМКИН, А.Д. 1992. *Barbilophozia hyperborea* (Schust.) Potemk. comb. nov. и *Cephaloziella rubella* (Nees) Warnst. var. *arctogena* Schust. в Советской Арктике. – [Barbilophozia hyperborea (Schust.) Potemk. comb. nov. and Cephaloziella rubella (Nees) Warnst. var. *arctogena* Schust. in the Soviet Arctic] *Новости сист. низш. раст. [Novosti Sist. Nizsh. Rast.]* **28**: 148–155.
- POTEKIN, A.D. 1993. The Hepaticae of the Yamal Peninsula, West Siberian Arctic. – *Arctoa* **2**: 57–101.
- POTEKIN, A.D. 1999. Circumscription of the family Scapaniaceae with segregation of the new family, Diplophyllaceae (Hepaticae). – *Ann. Bot. Fennici* **36**(4): 271–283.
- [STEPANOVA, N.A. & J. DUDA] СТЕПАНОВА, Н.А., Й. ДУДА. 1984. К флоре печеночных мхов нижнего течения р. Колымы. – [To the hepatic flora of the Lower Kolyma River] *Новости сист. низш. раст. [Novosti Sist. Nizsh. Rast.]* **21**: 208–210.
- [STEPANOVA, N.A., E.I. IVANOVA & E.V. SOFRONOVA] СТЕПАНОВА, Н.А., Е.И. ИВАНОВА, Е.В. СОФРОНОВА. 1999. Обзор исследований бриофлоры Якутии. – [An overview of exploration of the bryoflora of Yakutia]. В кн: *Флора и растительность Якутии. М. [In: Flora i rastitelnost Yakutii. Moscow]*: 25–34.
- [SCHLJAKOV, R.N.] ШЛЯКОВ, Р.Н. 1980, 1981. Печеночные мхи Севера СССР. – [The liverworts and hornworts of the North of the USSR]. *Л.: Наука [Leningrad: Nauka]* **3**: 190; **4**: 221.
- SCHUSTER, R.M. 1969. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. – *New York-London: Columbia University Press.* **2**: 1062.
- SCHUSTER, R.M. 1980. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. – *New York-London: Columbia University Press.* **4**: 1334.
- [ZHUKOVA, A.L.] ЖУКОВА, А.Л. 1978. Два интересных вида печеночных мхов с острова Врангеля. – [Two interesting species of liverworts from Wrangel Island] *Бот. журн.* [Bot. Zhurn.] **63**(10): 1460–1466.