

## ПОРЯДОК BUXBAUMIALES

Протонема многолетняя. Гаметофор сильно редуцирован. Спорофит верхушечный; коробочка на длинной ножке. Перистом включает два концентрических круга. Наружный круг нематодонтный, образован (1-)3(-4) слоями тангентально сросшихся, цельных, мертвых клеток, имеет вид сплошного воротничка или же разделяется на примерно 16 (10-20) зубцов неправильной формы; клеток по периметру около 64; наружная поверхность клеток воротничка /зубцов гладкая, внутренняя (как она видна в местах их разлома, рис. 75) – сильно папиллозная. Внутренний круг представлен высокой мембраной с килеватыми, не вполне правильными складками в числе примерно 32 (20-40), с обеих сторон папиллозными, снаружи более сильно; этот складчатый конус образован тангентально сросшимися стенками разрушившихся клеток, имея, таким образом, артродонтную природу.

Гомология частей перистома *Buxbaumia* разобрана Эдвардсом (Edwards, 1984), который выяснил, что складчатый конус в целом гомологичен эндостому: он образован ВПС и ППС, а также еще и материалом НПС, который прирастает отчасти снаружи к складчатому конусу, отчасти изнутри к нематодонтной части перистома; последняя не имеет гомологии в типичном артродонтном перистоме.

Эволюционные отношения буксбаумиевых и дифисциевых оцениваются по-разному. В значительной степени это связано с практически полной редукцией гаметофора и, в то же время, весьма сложно устроенным перистомом *Buxbaumia*. Если принимать интерпретацию Эдвардса, перистом *Buxbaumia* имеет частично нематодонтную, частично артродонтную природу. Перистом *Diphyscium* артродонтный (Shaw & al., 1987). В связи с этим Buck & Goffinet (2000) отнесли эти роды к разным классам, в то время как Norris (1994) рассматривает *Diphyscium* и *Buxbaumia* в пределах одного семейства; такая точка зрения поддерживается значительным сходством в строении протонемы (Duckett, 1994). Анализ нуклеотидных последовательностей ДНК либо ставит *Buxbaumia* и *Diphyscium* на соседние ступени эволюционной лестницы между мхами с нематодонтными перистомами и мхами с двойным перистомом с супротивными зубцами (Beckert & al., 2001), или же наиболее близко родственной группой к *Buxbaumia* оказывается *Tetraphis* (Newton & al., 2000; Goffinet & al., 2001). Первый вариант хорошо согласуется с современной интерпретацией перистома этих групп: на уровне буксбаумиевых нематодонтный перистом остается снаружи, тогда как внутренние слои имеют вполне артродонтное строение; далее же, на уровне дифисциевых, нематодонтная

составляющая перистома полностью утрачивается.

#### СЕМ. BUXBAUMIACEAE SCHWAEGR. — БУКСБАУМИЕВЫЕ

Гаметофит представлен в основном многолетней протонемой, которая сохраняется в течение всей жизни; гаметофоры существуют недолго, разрушаясь вскоре после начала образования спорофита. Двудомные. Мужская и женская протонема сходные. Антеридий одиночный, развивается в пазухе сильно вогнутого листа размером в несколько клеток, расположенного на верхушке нити хлоронемы. Архегоний также одиночный, развивается на стебле, который на момент закладки архегония состоит из единственной клетки. По мере развития архегония на стебле формируются листья б. м. овальной формы, до  $0.3 \times 0.1$  мм, с длинно реснитчатым краем, без жилки; клетки пластинки гладкие, коротко прямоугольные. Затем стебель разрастается, обрастая основание ножки, так что у растений с развитым спорофитом основание ножки оказывается окруженным муфтовидной структурой (гомологичной стеблю и влагалищу), густо покрытой ризоидным войлоком, среди которого располагаются многочисленные мелкие бурые листья, в целом сходные с листьями молодых растений, но с более длинной бахромой, причем конечные клетки бахромок могут быть сильно оттянутыми и иметь косые перегородки между клетками. Ножка прямая, сильная, шероховатая. Коробочка косо яйцевидная до отчетливо дорсивентральной, уплощенной сверху, по границе верхней и нижней части выражен сильный ободок, выше которого стенка коробочки заметно более светлая и тонкая; устье маленькое, гипофиза б. м. четко отграниченная; устья погруженные, из двух или, чаще, одной клетки с центральной порой. Крышечка маленькая, коническая. Колечко дифференцировано или не выражено, а отпадение крышечки происходит за счет обильно развитой рыхлой ткани, расположенной между крышечкой и перистомом; стенка коробочки снаружи от этой зоны рыхлой ткани отворачивается у открытых коробочек восемью б. м. равными лопастями. Перистом сложно устроенный, из двух частей (см. описание порядка). Споры мелкие. Колпачок шапочковидный, не складчатый, покрывает только крышечку, рано отпадающий.

Формирование гаметангиев *Buxbaumia aphylla* описал и иллюстрировал Nishida (1978); перистома – Edwards (1984).

Семейство включает единственный род.

#### Род 1. *Buxbaumia* Hedw. — Буксбаумия

Тип рода – *Buxbaumia aphylla* Hedw. Род включает около 10 видов, большинство из которых растут на гниющей древесине и связаны в своем распространении с

океаническими окраинами умеренной зоны и верхними поясами гор тропиков и субтропиков; большинство их – крайне редкие виды; лишь один вид растет на почве и имеет широкое распространение, в т. ч. и на территории “Флоры...”. Название этого рода появилось одним из первых, в то время, когда в основном использовались полиномиалы, а не биномиалы. Немецкий, а затем российский ботаник, Йохан Христиан Буксбаум (J. C. Vuxbaum, 1693-1730), первый ботаник в Российской Академии наук, нашел, описал и изобразил *Vuxbaumia aphylla* (под названием *Muscus capillaceus aphyllus, capitulo crasso, bivalvi*). При этом Буксбаум, по примеру Маршанта [который в 1713 г. посвятил известный печеночник своему отцу], завещал называть этот мох в честь своего отца (Vuxbaum, 1728). Название *Vuxbaumia* для данного мха впервые употребил Галлир в 1742 г., и затем его использовали Линней, Гедвиг и все последующие ботаники. Таким образом, распространенное мнение, что название дано в честь самого Буксбаума, не вполне точно.

В России 3 вида.

1. Коробочка разделяется на верхнюю и нижнюю стороны, с границей косо идущей от вбок направленного устья до почти основания; верхняя сторона коробочки б.м. уплощенная; на большей части территории России ..... 2
  - Коробочка в сечении округлая, несколько асимметричная, но в целом с верх направленным устьем, и, таким образом, не разделенная на верхнюю и нижнюю стороны; Дальний Восток и Южная Сибирь ..... 3. *B. minakatae*
  2. Граница верхней и нижней сторон коробочки имеет ободок, а сами стороны дифференцированы у зрелой коробочки по цвету: верхняя светло-бурая, нижняя красно-коричневая; устья одноклеточные, погруженные; ножка сильно бородавчатая; преимущественно наземное, реже эпиксильное растение; на большей части территории России ..... 1. *B. aphylla*
  - Граница верхней и нижней сторон коробочки без ободка, но обычно с лохмотьями, образованными остатками экзотеция, разрывающегося на спинной стороне; стороны коробочки по цвету не дифференцированы, окраска ее бледно зеленовато-бурая; устья двухклеточные, поверхностные; ножка слабо бородавчатая; исключительно эпиксильное растение; Кавказ и северо-запад европейской части России ..... 2. *B. viridis*
1. ***Vuxbaumia aphylla*** Hedw., Sp. Musc. Frond. 166. 1801. — **Буксбаумия безлистная.**

Спорофиты растут расставленными группами или одиночно. Муфтовидная структура в основании ножки около 1 мм дл. Ножка 7-10(-15) мм дл., красно-бурая,

сильно бородавчатая. Коробочка 3-5 мм дл., сначала косо яйцевидная, позже выражено дорсивентральная, верхняя и нижняя поверхности разделены резким килевидным ободком, верхняя поверхность почти плоская, светло-коричневая, нижняя – более выпуклая, блестящая, красно-бурая (более яркая к ободку). Устьица одноклеточные, погруженные. Колечко как таковое отсутствует. Крышечка до 1 мм дл., часто долго сохраняющаяся. Колпачок покрывает только крышечку, рано отпадающий. Споры 6-9 мкм.

Вид широко распространен в Голарктике, преимущественно в бореальной зоне, в горах на юг до Балканского полуострова, Кавказа, юга Японии; кроме того, известен в Австралии и Новой Зеландии. В России встречается преимущественно в зоне хвойных лесов, заходя в Субарктику. Большая часть находок сделана в сосновых лесах на крупных песчаных массивах, где растет, нередко весьма обильно по стенкам противопожарных канав. Встречается также по кюветам, разреженно облесенным склонам и на разного рода обнажениях, в горах – на почве у скальных выходов. На востоке России (Байкал, Дальний Восток) нередко встречается и на валежинах (в частности лиственницы).

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

За редкими исключениями *B. aphylla* встречается на почве, что сразу позволяет дифференцировать ее от двух других видов рода, являющихся облигатными эпиксилами. Иногда, правда, *B. aphylla* может вырасти и на гнилой древесине (обычно сухой); в этом случае ее можно отличить по более крупным размерам, двуцветной в зрелом состоянии коробочке, а в молодом состоянии – по одноклеточным устьицам.

2. ***Buxbaumia viridis*** (DC.) Moug. & Nestl., Stirpes Cryptog. Vogeso-Rhenan. 8: 724. 1823. – *B. aphylla* var. *viridis* DC., Fl. Franc., (ed. 3) 6: 227. 1815. – *B. indusiata* Brid., Bryol.

Univ. 1: 331. 1826. — **Буксбаумия зеленая.**

Спорофиты растут расставленными группами или одиночно. Муфтовидная структура в основании ножки до 0.5 мм дл. Ножка 3-6(-10) мм дл., бледно желто-красная, слабо бородавчатая. Коробочка 3-4 мм дл., косо яйцевидная, несколько дорсивентральная, верхняя и нижняя стороны как бы разграничены обрывками экзотеция, обычно разрывающегося со спинной стороны, верхняя поверхность б.м. плоская, нижняя – более выпуклая, буровато-зеленая, довольно бледная. Устьица двуклеточные, поверхностные. Колечко двурядное, отпадающее частями. Крышечка до 1 мм дл., легко сбрасывается. Споры 9-14  $\mu\text{m}$ .

Вид с распространением в западных районах, как Евразии, так и Северной Америки, в Европе приурочен преимущественно к горам Центральной Европы. В России известен только на Кавказе (в Кавказской и Тебердинском заповедниках), где растет в среднем горном поясе, преимущественно в пихтовых лесах, на старых, сильно разложившихся валежинах. Из Ленинградской области имеется единственный сбор 1867 года с о. Гогланд в Финском заливе. В целом в Европе вид считается редким, сокращающим свою численность.

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 Km 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 Evt Prm Sah Kur

Вид имеет характерный облик, благодаря чему его трудно спутать с другими родами, а *B. aphylla* на Кавказе ни разу не была отмечена на гнилой древесине.

3. **Vuxbaumia minakatae** S. Okamura, Bot. Mag. (Tokyo) 25: 30. f. 1. 1911. — **Буксбаумия Минакаты.**

Спорофиты растут небольшими группами или одиночно. Муфтовидная структура в основании ножки до 1 мм дл. Ножка 2-3 мм дл., желтовато-красная, сильно

бородавчатая. Коробочка 4-5 мм дл., вначале узко яйцевидная, затем косо яйцевидная, в поперечном сечении округлая, с сильнее вздутой спиной стороной, зеленовато-бурая до оливково-бурой. Устьица 2-4-клеточные, поверхностные. Колечко слабо дифференцированное. Крышечка до 1 мм дл., долго остающаяся. Споры (10-)14-18 мкм.

Вид с распространением в восточных районах, как Евразии, так и Северной Америки. Из Китая, Японии и Кореи известен по единичным находкам. В России известен на Алтае (Телецкое озеро), в Восточном Саяне, Забайкалье и Приморском Крае, причем везде вид встречается на небольших участках и, как правило, единичными растениями. Растет на старых, сильно разложившихся валежинах в лиственничных, кедрово-пихтовых, елово-пихтовых или кедрово-широколиственных лесах. Название вида в честь японского естествоиспытателя и общественного деятеля Кумагусу Минакаты (Minakata, Kumagusu, 1867-1941), по сборам которого был описан вид.

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

*Vuxbaumia aphylla*, которая также иногда встречается на гнилой древесине на Дальнем Востоке, отличается дорзивентральной коробочкой на значительно более длинной ножке (у *V. minakatae* ножка, обычно, равна или короче коробочки).