

КЛАСС BRYOPSIDA McClatchie

М.С. Игнатов

Класс характеризуется наличием артродонтного перистома, образованного двумя периклиральными стенками соседних слоев клеток (Рис. 7). Сами клетки, формирующие перистом, разрушаются по мере развития. Срастающиеся же при этом наружная стенка внутреннего слоя и внутренняя стенка снаружи расположенного слоя имеют, как правило, разную скульптуру поверхности. Последнее обстоятельство обуславливает различия в гигроскопичности материала этих поверхностей, что позволяет элементам перистома выполнять сложные движения, оптимизируя рассеивание спор.

Разнообразие структур перистома очень велико, часто он редуцирован или, редко, 'вторично нематодонтный', то есть образованный цельными клетками (например, в семействе Splachnaceae). В последнем случае, однако, производный характер такого строения был выявлен с помощью филогенетического анализа; появление такой структуры можно объяснить высокой степенью специализации механизма распространения спор (например, у энтомохорных представителей семейства Splachnaceae). У некоторых примитивных представителей артродонтных мхов (*Buxbaumia*) наружные части перистома могут также быть образованы не до конца разрушившимися клетками.

ПОРЯДОК BUXBAUMIALES Cavers

М.С.Игнатов, Е.А. Игнатова

Порядок в настоящее время рассматривается как наиболее примитивный среди артродонтных мхов, включающий единственное семейство с одним родом. Многие авторы так или иначе сближали его с Diphysciales, которое занимает соседнюю, следующую за буксбаумиевыми ступень эволюционного древа (Goffinet *et al.*, 2009; Shaw *et al.*, 2011), иногда их относили к одному семейству (Norris, 1994). В прошлом же представители этих двух групп рассматривались просто в пределах одного рода (Hedwig, 1801).

Обе группы характеризуются наличием складчатого конуса, гомологичного эндостому. Располагающаяся снаружи от него часть перистома различается у разных видов: у *Buxbaumia aphylla* она имеет нематодонтное строение, будучи образованной (1–)3(–4) слоями тангентально сросшихся, цельных, мертвых клеток, и имеет вид сплошного воротничка. Складчатый конус *Bux-*

baumia viridus, однако, окружен зубцеобразными, членистыми элементами, то есть имеет вполне артродонтное строение. Проводя параллель с родом *Encalypta*, с перистомом которого перистом *Buxbaumia* неоднократно сравнивали, можно видеть аналогичную серию модификации. В обеих группах перистом может быть полностью артродонтным или же быть отчасти нематодонтным, образованным не разрушенными клетками. Кроме того, в обеих группах основным структурным элементом оказывается эндостом. Наиболее существенным отличием буксбаумиевых следует признать отсутствие в развитии перистома стадий, свойственных артродонтным мхам (см. общую часть).

СЕМ. BUXBAUMIACEAE Schwägr. —
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 0.3×0.1 мм, с длинно реснитчатым краем, без жилки; клетки пластинки гладкие, коротко прямоугольные. Затем стебель разрастается, обрастая основание ножки, в результате 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 окончания 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* диффе-

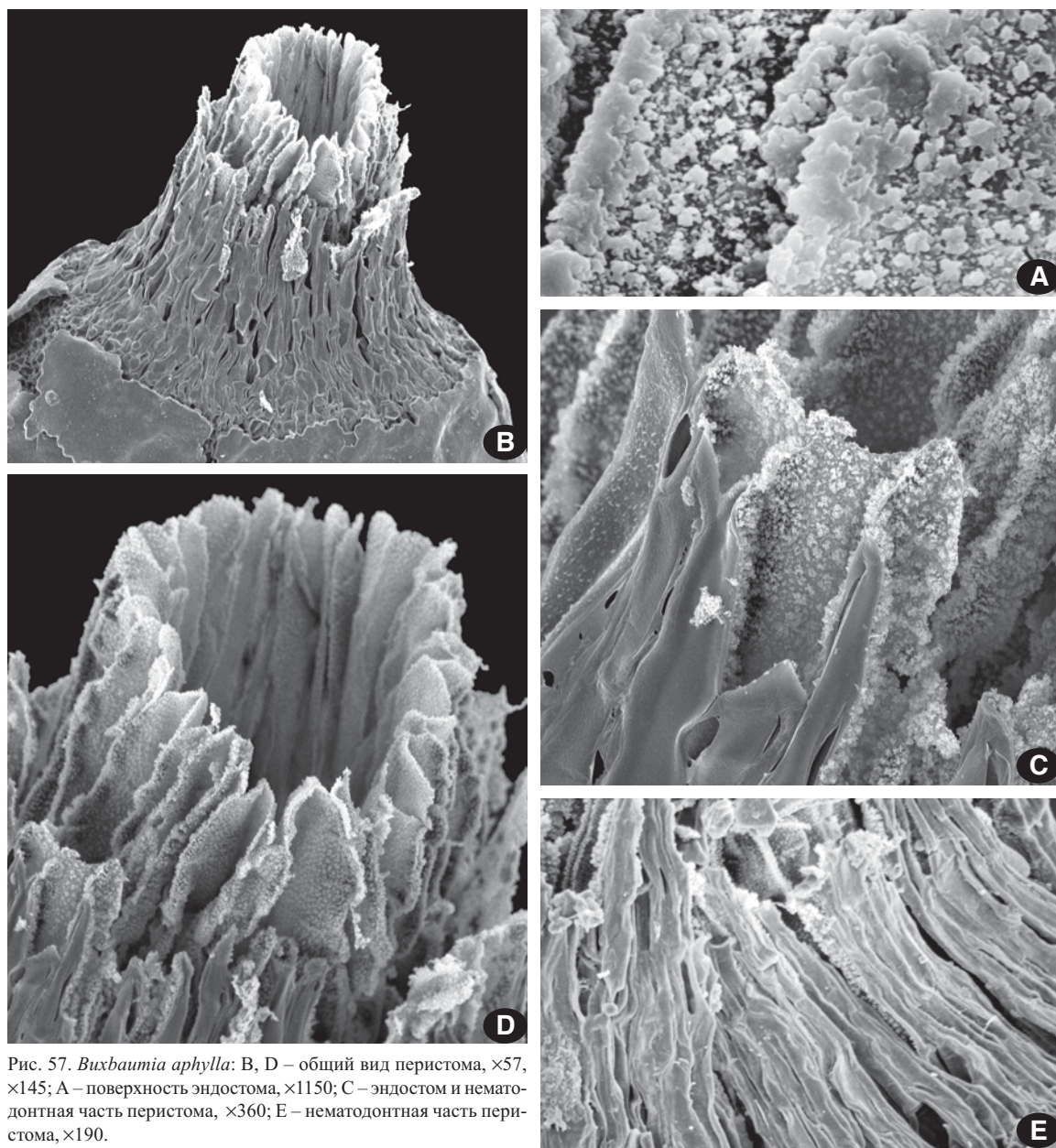


Рис. 57. *Buxbaumia aphylla*: В, D – общий вид перистома, $\times 57$, $\times 145$; А – поверхность эндостома, $\times 1150$; С – эндостом и нематодонтная часть перистома, $\times 360$; Е – нематодонтная часть перистома, $\times 190$.

ренцировано или не выражено, и тогда 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 образован 2–4 кругами элементов, причем внутренний круг гомологичен эндостому и имеет сходное строение у всех видов; располагающиеся снаружи от эндостома элементы перистома значительно различаются: у одних видов они артродонтные, у других – нематодонтные. При немато-

донтном варианте строения (*Buxbaumia aphylla*, Рис. 57) перистом образован (1–)3(–4) слоями тангентально сросшихся, цельных, мертвых клеток, образует сплошной воротничок или же разделяется примерно на 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. 57) – сильно папиллозная. При полностью артродонтном варианте строения (*Buxbaumia viridis*, Рис. 58) внешние круги перистома образованы неопределенным числом членистых

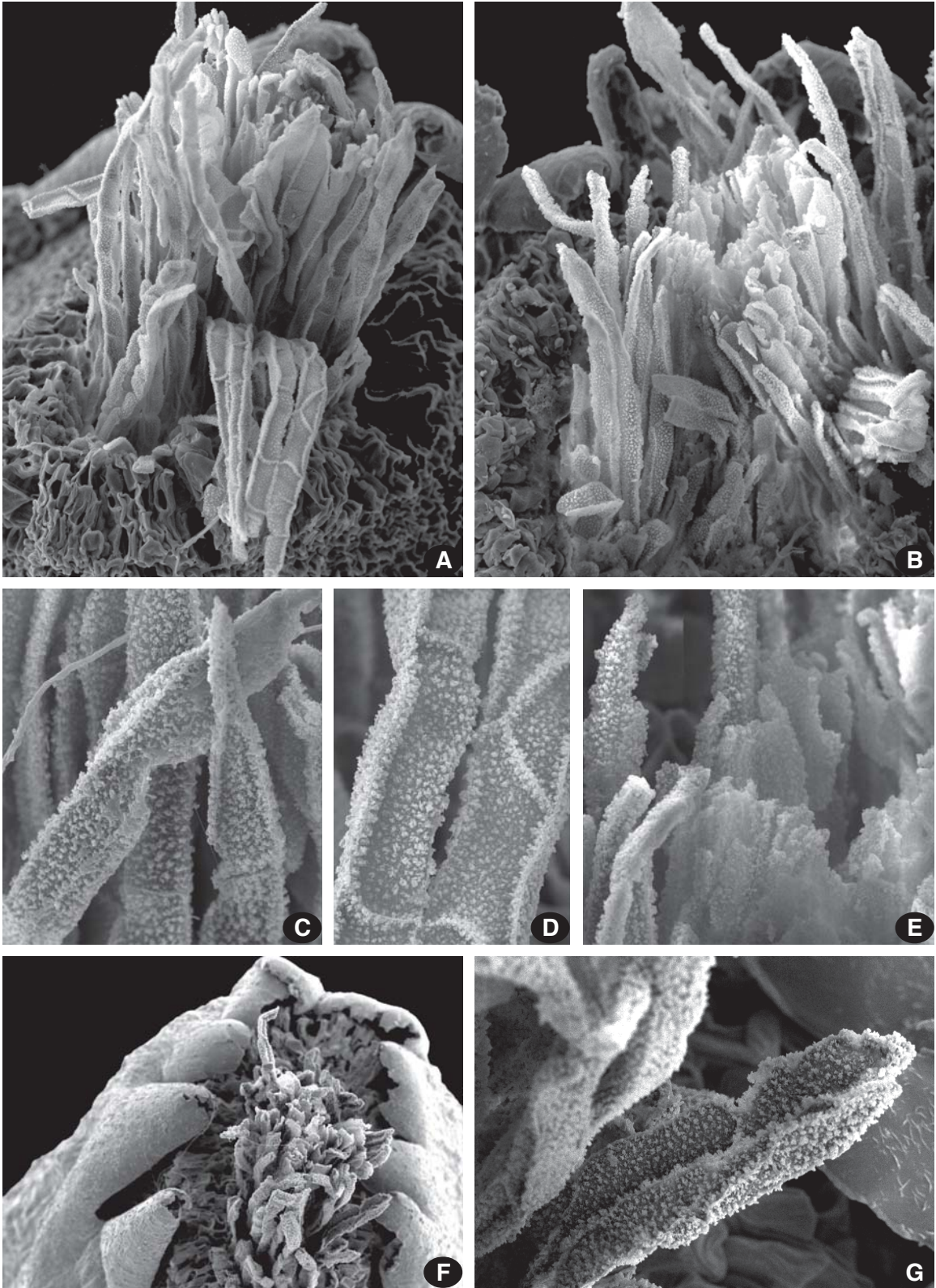


Рис. 58. *Buxbaumia viridis*: A, B, F – общий вид перистомы, $\times 115$, $\times 145$, $\times 40$; C, D, E, G – элементы артродонной, периферической части перистомы, внутри которых виден складчатый конус, $\times 520$, $\times 470$, $\times 400$, $\times 225$.

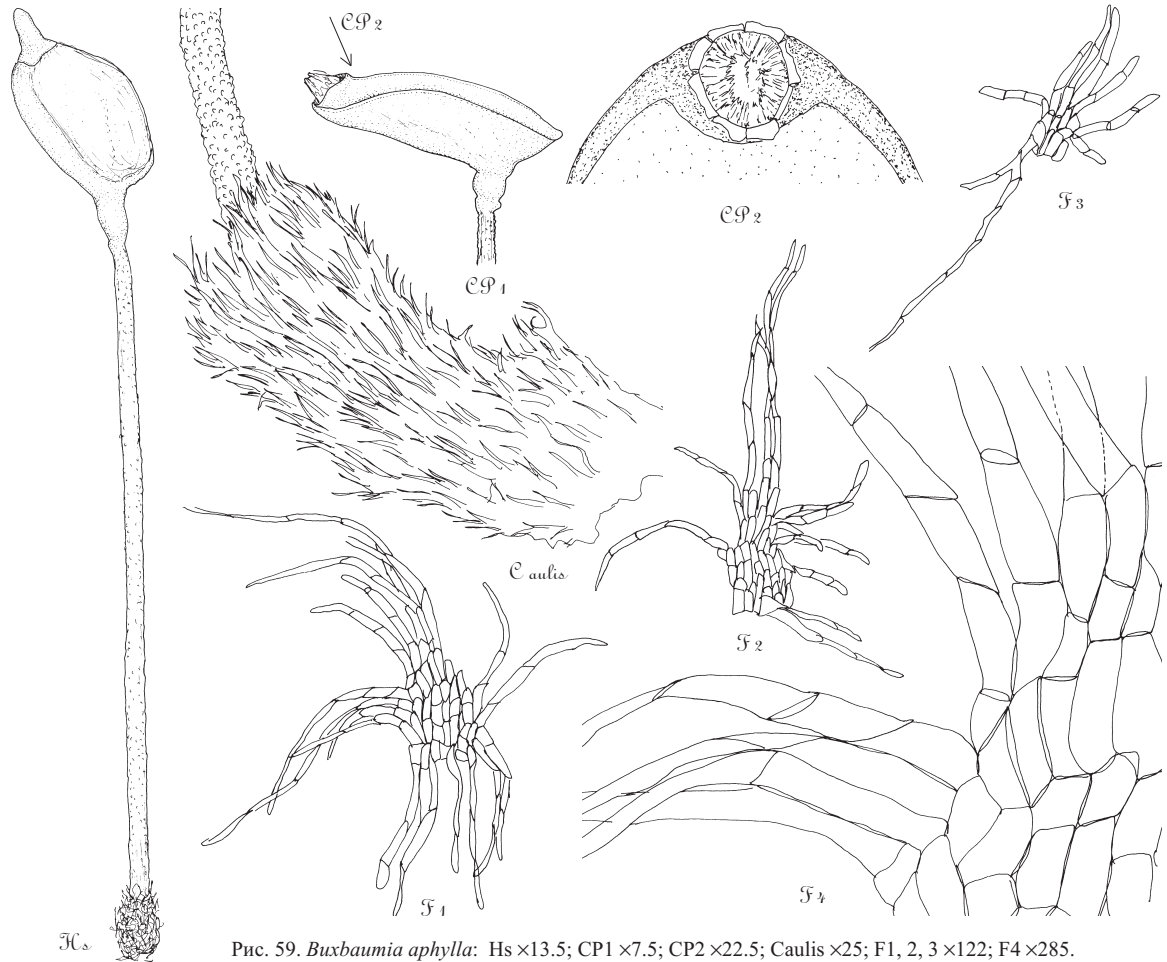


Рис. 59. *Buxbaumia aphylla*: Жс $\times 13.5$; CP1 $\times 7.5$; CP2 $\times 22.5$; Caulis $\times 25$; F1, 2, 3 $\times 122$; F4 $\times 285$.

зубцов, папиллозных с обеих сторон. Эндостом выражен у всех видов и представлен высокой мембраной с килеватыми, не вполне правильными складками в числе в среднем 32, но часто число их отличается, варьируя от 20 до 40; поверхность эндостома с обеих сторон папиллозная, снаружи более сильно. Споры мелкие. Колпачок шапочковидный, не складчатый, покрывает только крышечку, рано отпадающий.

Формирование гаметангиев *Buxbaumia aphylla* описал и иллюстрировал Nishida (1971); перистомы – 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 – край-

не редкие виды; лишь один вид растет на почве и имеет широкое распространение, в т. ч. и на территории России. 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. Buxbaum, 1693–1730), первый ботаник в Российской Академии наук, нашел, описал и изобразил *Buxbaumia 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 (Buxbaum, 1728). Название *Buxbaumia* 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.

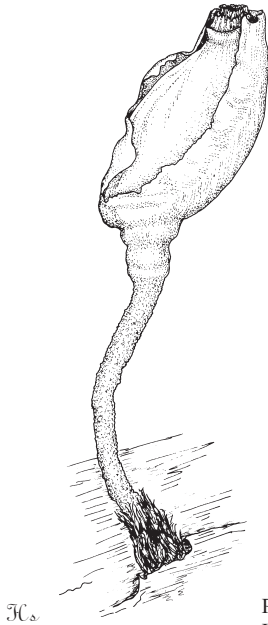


Рис. 60. *Buxbaumia viridis*:
Hs × 10.5.

1. Коробочка в сечении округлая, несколько асимметричная, но в целом с вверх направленным устьем, и, таким образом, не разделенная на верхнюю и нижнюю стороны; Дальний Восток и Южная Сибирь 3. *B. minakatae*
- Коробочка разделяется на верхнюю и нижнюю стороны, с границей, косо идущей от вбок направленного устья почти до основания; верхняя сторона коробочки б. м. уплощенная; разные регионы 2
2. Граница верхней и нижней сторон коробочки имеет ободок, а сами стороны дифференцированы у зрелой коробочки по цвету: верхняя светло-бурая, нижняя красно-коричневая; устьица одноклеточные, погруженные; ножка сильно бородавчатая; преимущественно эпигейные, реже эпиксильные растения; на большей части территории России 1. *B. aphylla*
- Верхняя и нижняя стороны коробочки зеленовато-бурые, не отличающиеся по цвету, без разграничивающего их ободка, но с располагающимся здесь обрывками экзотеция, который разрывается со спинной стороны, так что верхняя поверхность коробочки выглядит б. м. плоской, а нижняя – более выпуклой; устьица двуклеточные, поверхностные; ножка слабо бородавчатая; исключительно эпиксильные растения; Кавказ и северо-запад европейской части России 2. *B. viridis*

- ◆
1. Capsules more or less round in transverse section, or slightly asymmetric with mouth almost vertical, not subdivided into clearly different upper and lower regions; Far East and southern Siberia 3. *B. minakatae*
Sporadic in southern part of the Russian Far East with isolated records westward to the Altai and northward to Kamchatka. The species is an obligatory epixylic growing on fallen logs and stumps in mixed forests of *Pinus* and deciduous trees, as well as *Larix/Pinus* forests.
- Capsules dorsiventral with a distinct border between upper and lower regions, the upper region more or less flat; various regions 2
2. Upper and lower regions of capsules different in color and separated by a dark red rim: upper pale-brown, lower deep red-brown; stomata unicellular, immersed; setae roughly papillose; mostly epigeic, rarely epixylic plants; widespread 1. *B. aphylla*
This species grows on bare sandy and loamy soil, especially in pine forests, occasionally in other habitats; rarely on rotten wood. Widespread in European Russia, commonly associated with man-made habitats, especially along small forest roads and fire trenches, typically associated with *Cephaloziella rubella*. It is unmistakable when growing on soil, while epixylic plants can be identified by its clearly dorsiventral capsules.
- Upper and lower regions of capsules similar in color and not separated by a distinct rim: pale yellowish brown; stomata bicellular, superficial; setae slightly papillose; obligate epixylic plants; rare in the Caucasus and regions along Baltic Sea 2. *B. viridis*
Rare and vulnerable epixylic moss with only a few, mostly old, records in the western part of European Russia. More or less stable, protected populations of the species exist in the Teberda Nature Reserve in the Caucasus; the species grows in the fir forest belt at middle elevations. It appears to be generally declining.

1. ***Buxbaumia aphylla*** Hedw., Sp. Musc. Frond. 166. 1801. — **Буксбаумия безлистная**. Рис. 59.

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 четко выраженным килевид-

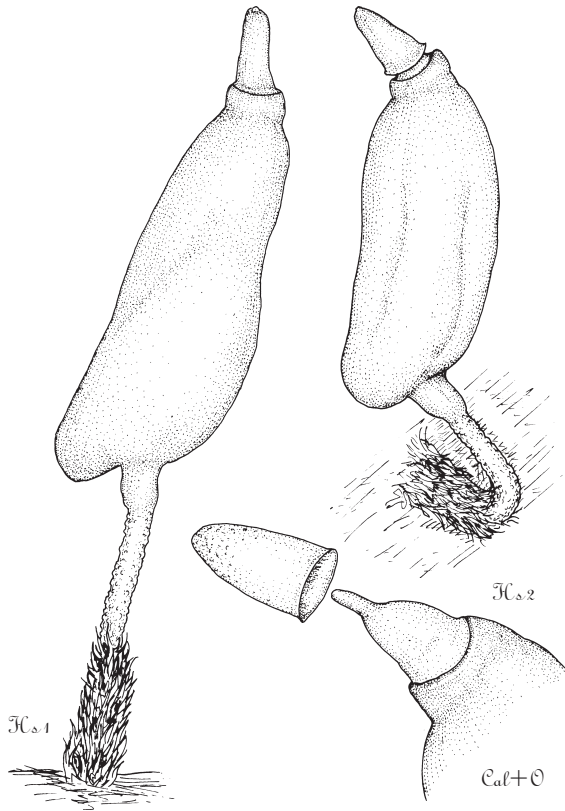


Рис. 61. *Buxbaumia minakatae*: Hs1, 2 ×14; Cal ×22.5; O ×22.5.

ным 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 μm.

Описан из Центральной Европы. 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 **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

За редкими исключениями *B. aphylla* встречается на почве, что сразу позволяет дифференцировать ее от двух других видов рода, являющихся облигатными эпиксилемами. 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**. Рис. 60.

Спорофиты растут расставленными группами или одиночно. Муфтовидная структура в основании ножки до 0.5 мм дл. *Ножка* 3–6(–10) мм дл., 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 μm.

Описан из Франции. 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 Кавказском 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. Для данного вида, равно как и для прочих эпиксилемных видов рода, отмечается резкое колебание численности в зависимости от условий года: в засушливые годы ее трудно найти там, где после нескольких дождливых лет она развивается в сравнительно большом количестве.

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

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

3. *Buxbaumia minakatae* S. Okamura, Bot. Mag. (Токуо) 25: 30. f. 1. 1911. — **Буксбаумия Минакаты**. Рис. 61.

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., 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 μm.

Описан из Японии. Вид с распространением в восточных районах, как в Евразии, так и в Северной Америке. Из Китая, Японии и Кореи известен по единичным находкам. В России был найден 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 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 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

Buxbaumia aphylla, которая также иногда встречается на гнилой древесине на Дальнем Востоке, отличается дорсивентральной коробочкой на значительно более длинной ножке (у *B. minakatae* ножка, обычно, равна коробочке или короче ее).