

ПОРЯДОК TIMMIALES Ochyra

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

Растения среднего размера до крупных, в б. м. рыхлых дерновинках, темно-, сизовато- или буровато-зеленые. *Стебель* с центральным пучком, без гиалодермиса, прямостоячий, густо облиственный, простой или слабо ветвящийся. *Листья* сухие слабо дуговидно внутрь согнутые и почти прижатые или извилистые до слабо кудрявых, влажные прямо или далеко отстоящие, из языковидного, бледно-желтого или темно-оранжевого прилегающего основания ланцетные, острые или туповатые, плоские или полого килеватые, или желобчатые; край пильчатый до основания пластинки или только в верхней ее части, загнутый, в сухом состоянии широко завороченный; *жилка* простая, сильная, оканчивается в верхушке листа или выступает коротким остроконечием, на дорсальной стороне гладкая или в верхушке пильчатая, на поперечном срезе с одним рядом указателей, двумя крупными стероидными пучками, а также вентральным и дорсальным эпидермисом; клетки пластинки в верхней части листа квадратные или многоугольные, с отдельными коротко прямоугольными, на вентральной стороне мамиллозные, реже с папиллами вверх мамилл (*T. sibirica*), на дорсальной гладкие, или, редко папиллозные (*T. sibirica*); клетки основания листа прямоугольные до линейных, с перпендикулярными или скошенными стенками, к краям более узкие, в основании иногда тонкостенные и тогда листья легко опадающие; в верхней части основания гладкие или на дорсальной стороне с несколькими (2–6) папиллами, расположенными посередине б. м. в один ряд, в остальной части основания гладкие. *Двудомные, однодомные*, с андроеями на коротких побегах непосредственно под перихецием, или *обоеполые*. *Спорофиты* по 1(–2) из одного перихеция. *Перихециальные листья* не дифференцированы или уже, длиннее и более постепенно заостренные. *Ножка* длинная. *Коробочка* наклоненная до горизонтальной, продолговато-овальная, с короткой шейкой, гладкая или немного сморщенная после рассеивания спор, буроватая, клетки экзотеция с прямыми или извилистыми стенками. *Крышечка* выпуклая, с бородавочкой. *Колечко* 3–4-рядное, опадающее. *Перистом* двойной (рис. 111А), закрывающий устье коробочки во влажном состоянии; зубцы экзостома в сухом состоянии б. м. резко согнутые в середине, внизу поперечно штриховатые или, реже, сетчатые, выше середины косо и

продольно исчерченные, вверху с длинными вентральными трабекулами; эндостом с высокой базальной мембраной, разделенной швами на 16 участков, супротивных зубцам экзостома (рис. 111В); внутренний слой базальной мембраны образован вертикальными рядами клеток, по 4 ряда на каждом из таких 16 участков; клетки внутренней поверхности эндостома перфорированы по центру, причем перфорации заметны как более светлые округлые пятна (рис. 111В); по верхнему краю базальной мембраны от нее отходят 64 доли; эти доли по краю на дорсальной стороне рядами папилл, на вентральной стороне с длинными трабекулами. *Споры* мелкие. *Колпачок* клубковидный.

Данный порядок отличается в первую очередь уникальным строением перистома. Его развитие происходит по *Funaria*-типу, характерному для мхов с диплолепидным супротивным типом строения. Развитие перистома *Timmia* описано Д.М. Будке и др. (Budke *et al.*, 2007), показавшими, что первые деления во внутреннем перистомном слое идут без смещения антиклинальных стенок и, таким образом, перистом в целом следует пути развития *Funaria*-типа, характерному для мхов с диплолепидным супротивным типом строения перистома. Филогенетические отношения между видами рода были предметом изучения Будке и Гоффине (Budke & Goffinet, 2006) и Хеденаса (Hedenäs, 2011).

В порядке одно семейство.

СЕМ. TIMMIACEAE Schimp. — ТИММИЕВЫЕ

Семейство включает единственный род.

Род 1. *Timmia* Hedw. — Тиммия

Тип рода – *Timmia megapolitana* Hedw. Род был предметом ревизии Г.Р. Брассарда (Brassard, 1979, 1980, 1984), который признал в мире 4 вида, один подвид и одну разновидность. Последние данные молекулярно-филогенетических исследований говорят, скорее о видовой самостоятельности всех 6 таксонов. Все они распространены в холодных и умеренных областях северного полушария (в горах проникая на юг до Мексики и Гималаев); растут на почве или камнях, иногда на покрытых наилком основаниях деревьев и валежинах. Название дано в честь Иохима Христиана Тимма (J. C. Timm, 1734–1805), бургомистра городка Малхин в провинции Мекленбург, опубликовавшего в 1788 г. флору этой провинции.

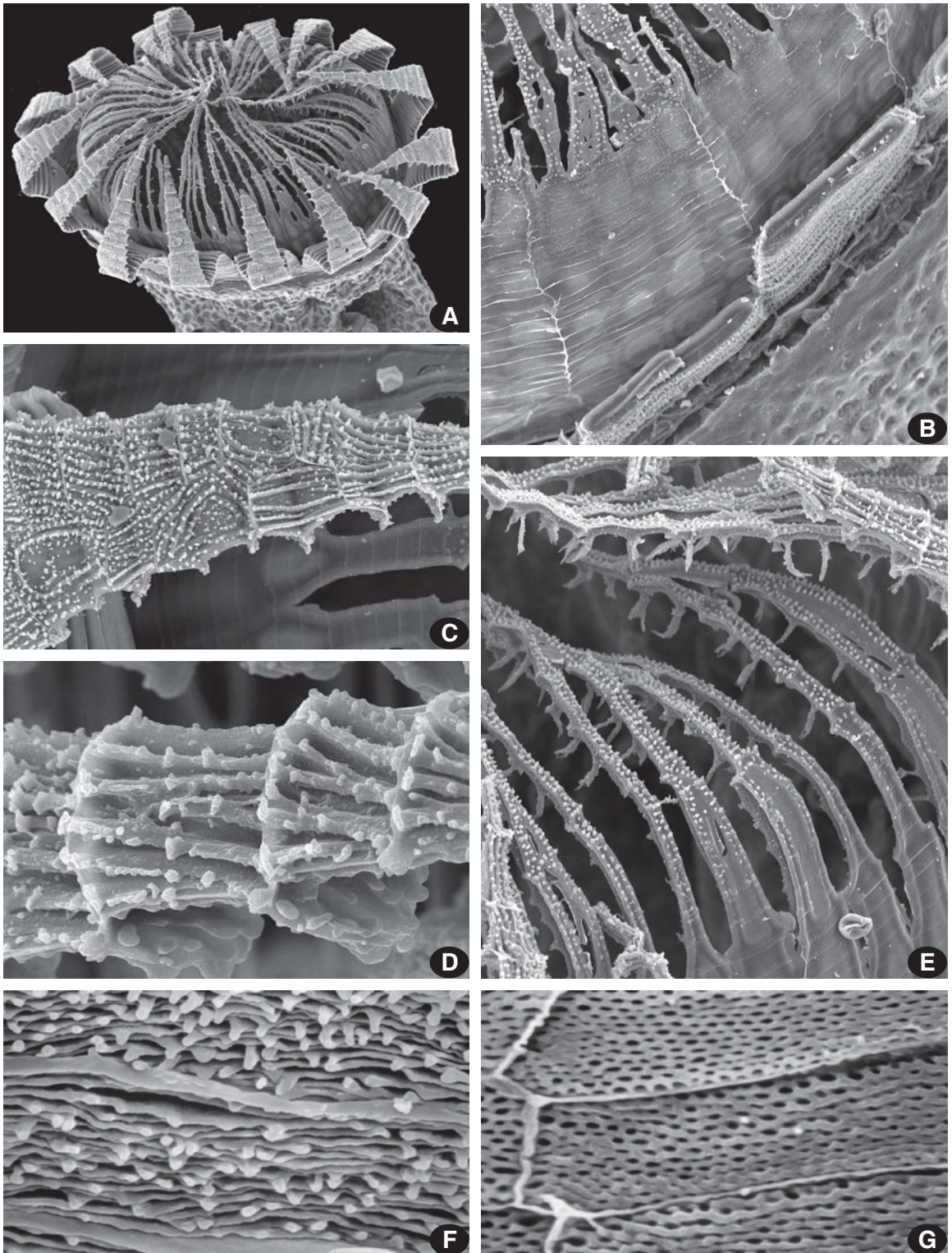


Рис. 111. *Timmia megapolitana* (A–F) и *T. austriaca* (G): А – перистом, $\times 46$; В – базальная мембрана эндостома и обломанные зубцы экзостома, позволяющие видеть расположение зубцов экзостома супротивно сегментам эндостома, $\times 183$; С – наружная поверхность зубца экзостома в средней части, $\times 295$; D – то же в верхней части, $\times 980$; E – вид снаружи сбоку на эндостом и, отчасти, экзостом (вверху), $\times 240$; F–G – орнаментация нижней части зубцов экзостома снаружи, $\times 2700$.

1. Листья легко отламывающиеся благодаря наличию в основании листа нескольких рядов сравнительно тонкостенных клеток (основание листа оранжево окрашенное, но клетки самой нижней его части в несколько рядов более светло окрашенные и более тонкостенные); стенки клеток основания листа на поперечном срезе утолщены как на дорсальной, так и на вентральной стороне; двудомные 2
 - Листья в основании не ломкие; основание листа светло-желтое или оранжевое, но всегда однородно окрашенное, без более светлых и тонкостенных базальных клеток; стенки клеток основания листа утолщены на дорсальной стороне сильнее, чем на вентральной; однодомные или двудомные 4
 2. Клетки верхней части листа с папиллами поверх мамилл на обеих сторонах листа или только на дорсальной стороне... 3. *T. sibirica*
 - Клетки верхней части на дорсальной стороне без мамилл и без папилл 3
 3. Листья 2–5 мм дл., 0.5–0.6 мм шир. в средней части листа; клетки средней части листа 6–10 μm 2. *T. comata*
 - Листья 3–9 мм дл., 0.8–1.1 мм шир. в средней части листа; клетки средней части листа 10–20 μm 1. *T. norvegica*
 - 4(1). Основание листа оранжевое; клетки основания листа 7–10 μm шир., б. м. пористые, по краю основания несколько рядов узких клеток с косыми стенками; двудомный, спорофиты очень редко; вид преимущественно северных районов 6. *T. austriaca*
 - Основание листа светло-желтое; клетки основания листа 10–15 μm шир., к краям умеренно суженные; однодомные, спорофиты часто; широко распространенные виды 5
 5. Клетки пластинки 6–10 μm , квадратные или многоугольные; край сильно пильчатый в верхней половине пластинки, ниже слабо пильчатый до цельного; клетки верхней части основания на дорсальной стороне гладкие 5. *T. bavarica*
 - Клетки пластинки 9–14 μm , многоугольные; край равномерно пильчатый по всей длине пластинки до основания; клетки верхней части основания на дорсальной стороне папиллозные 4. *T. megapolitana*
1. Leaves detaching easily due to 1–3 rows of thin-walled cells across leaf bases; sheathing leaf base with orange upper cells and conspicuously pale basal cells; basal leaf cells equally thickened on dorsal and ventral sides; dioicous 2
 - Leaves not readily detaching; sheathing leaf base uniformly colored; basal leaf cells thicker on dorsal than on ventral side; autoicous or dioicous 4
 2. Upper leaf cells papillose or papillose-mammillose on dorsal or both sides 3. *T. sibirica*
In Russia this species is rather strictly confined to the permafrost regions. It can be recognized by the presence of papillose leaf cells on dorsal, and occasionally ventral, leaf surfaces.
 - Upper leaf cells mammillose 3
 3. Leaves 2–5 mm long, at midleaf 0.5–0.6 mm wide; median leaf cells 6–10 μm wide 2. *T. comata*
This species occurs in more severe climatic areas than *T. norvegica*. It differs from *T. norvegica* by overlapping quantitative characters, but usually does not present identification problems.
 - Leaves 3–9 mm long, at midleaf 0.8–1.1 mm wide; median leaf cells 10–20 μm wide 1. *T. norvegica*
This species occurs sporadically in the high mountains of Western Caucasus and is known also from scattered localities throughout Russia, extending to the Arctic. It, along with *T. comata* and *T. sibirica*, differs from other species of the genus in having a row of thin-walled, pellucid cells at the leaf/stem junction that make the leaves easily detachable.
 - 4(1). Sheathing leaf base orange; basal cells 7–10 μm wide, more or less porose; basal leaf margins distinctly bordered by narrow cells with strongly oblique walls; dioicous, rarely producing sporophytes; mostly northern species.. 6. *T. austriaca*
Arctic-alpine species occurring sporadically in the northern taiga zone in European Russia and rather rare in other regions. In mountain areas it occurs mostly at middle elevations.
 - Sheathing leaf base light-yellowish or rarely slightly orange; basal cells 10–15 μm wide, not or indistinctly porose; leaf margins inconspicuously bordered by slightly narrowed cells, without strongly oblique walls; monoicous, sporadically producing sporophytes; widespread species 5

5. Laminal cells square to polygonal, 6–9 μm wide; leaf limb margins strongly serrate above and serrulate to almost entire near sheathing bases; upper sheath cells on dorsal side smooth

..... 5. *T. bavarica*

The differences between *T. bavarica* and *T. megapolitana* are mainly quantitative, but their distribution in Russia is different. The former is mostly a mountain species, often growing above tree-line, whereas *T. megapolitana* is mostly a lowland species, nearly absent in mountain regions and reaching only lower elevations.

- Laminal cells polygonal, 10–14(–16) μm wide; leaf limb margins rather evenly serrate; upper sheath cells on dorsal side papillose

..... 4. *T. megapolitana*

This species is rather common in the central parts of European Russia and also occurs in southern areas of Asian Russia. It grows on wet, shady limestone outcrops and on alluvium on steep creek banks, occasionally also on tree bases along river banks.

1. **Timmia norvegica** J.E. Zetterst., Öfvers. Kongl. Vetensk.-Akad. Förh. 19: 364. 1862. — **Тиммия норвежская**. Рис. 112.

Растения зеленые или оливково-зеленые. *Стебель* 3–10 см дл. *Листья* сухие полого внутрь согнутые, влажные далеко отстоящие, легко отламывающиеся от стебля, 3–9×0.8–1.1 мм, из короткого бледно-желтого или оранжевого прилегающего основания продолговато ланцетные; край пластинки почти до расширенного основания грубо пильчатый; клетки пластинки 10–20 μm, на вентральной стороне с высокими мамиллами, на дорсальной стороне гладкие; клетки основания 40–85×10–16 μm, прямоугольные, в верхней части основания на дорсальной стороне с крупными папиллами, на поперечном срезе с сильно утолщенными как дорсальными, так и вентральными стенками; клетки самой нижней части основания листа более тонкостенные, прозрачные. *Двудомный*. *Спорофиты* редко. *Ножка* до 2 см. *Коробочка* 2.5 мм дл., клетки экзотеция с сильно извилистыми стенками. *Зубцы экзостома* внизу поперечно штриховатые; узкие выросты *эндостома* с короткими тупыми, не всегда заметными придатками. *Споры* 19–22 μm.

Вид описан из Норвегии. Распространение его охватывает большинство стран Европы, Кавказ, Турцию, запад Китая, Северную Америку. В России вид относительно часто встречается в западной части Кавказа, отдельные находки в других регионах приурочены преимущественно к горным районам, где име-

ются выходы кальций-содержащих пород. При этом вид заходит и в Арктику, и в разные горные системы Азии (Алтай, Саяны, Дуссе-Алинь), и на острова Тихого океана. Растет на известняковых скалах. Коробочки *T. norvegica* были собраны в России только на Западном Кавказе.

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 **Ykh Yne VI** Chw Chc Chs **Chb**

Uhm YN HM Km **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

Timmia norvegica вместе с *T. sibirica* и *T. comata* образует в роде отдельную группу (Brassard, 1979). Филогенетические отношения между ее видами специально изучил Л. Хеденас (Hedenäs, 2011). Хотя отличия *T. comata* выглядят б. ч. количественными, по молекулярным маркерам этот вид четко отличается, в то время как отличия *T. norvegica* и *T. sibirica* гораздо более слабые, но все же достаточные для признания их в качестве самостоятельных видов. Все эти три вида характеризуются наличием своеобразной зоны бесцветных или значительно слабее окрашенных клеток в основании листа. В этой зоне клеточные стенки нередко разрываются и листья по ней легко отламываются.

2. **Timmia comata** Lindb. & Arnell, Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. n.s. 23(10): 24. 1890. — *T. norvegica* var. *excurrens* Bryhn, Rept. Second Norweg. Arctic Exped. Fram 1898–1902, 11: 212. 1907. — **Тиммия хохолковая**. Рис. 113.

Растения зеленые или буровато-зеленые. *Стебель* 2–7 см дл. *Листья* сухие дуговидно внутрь согнутые, влажные прямо отстоящие, легко отламывающиеся от стебля, а также часто ломкие в верхушке, 2–5×0.5–0.6 мм, из короткого бледно-желтого или оранжевого прилегающего основания узко ланцетные, вверху желобчатые; край в самой верхушке или до середины грубо пильчатый, ниже цельный; клетки пластинки 8–11 μm, клетки основания 35–70×10–14 μm, прямоугольные, в верхней части основания на дорсальной стороне с крупными папиллами, на поперечном срезе с сильно утолщенными как дорсальными, так и вентральными стенками; клетки самой нижней части основания листа более тонкостенные, прозрачные. *Двудомный*. *Спорофиты* неизвестны.

Описан из ряда пунктов на Енисее, лектотипом выбран образец из его низовий (Заостровское, район Дудинки). Распространение вида охватывает Северную Европу, высокогорья Центральной Европы, Кавказ, Турцию, Монголию, Северную Америку. В России

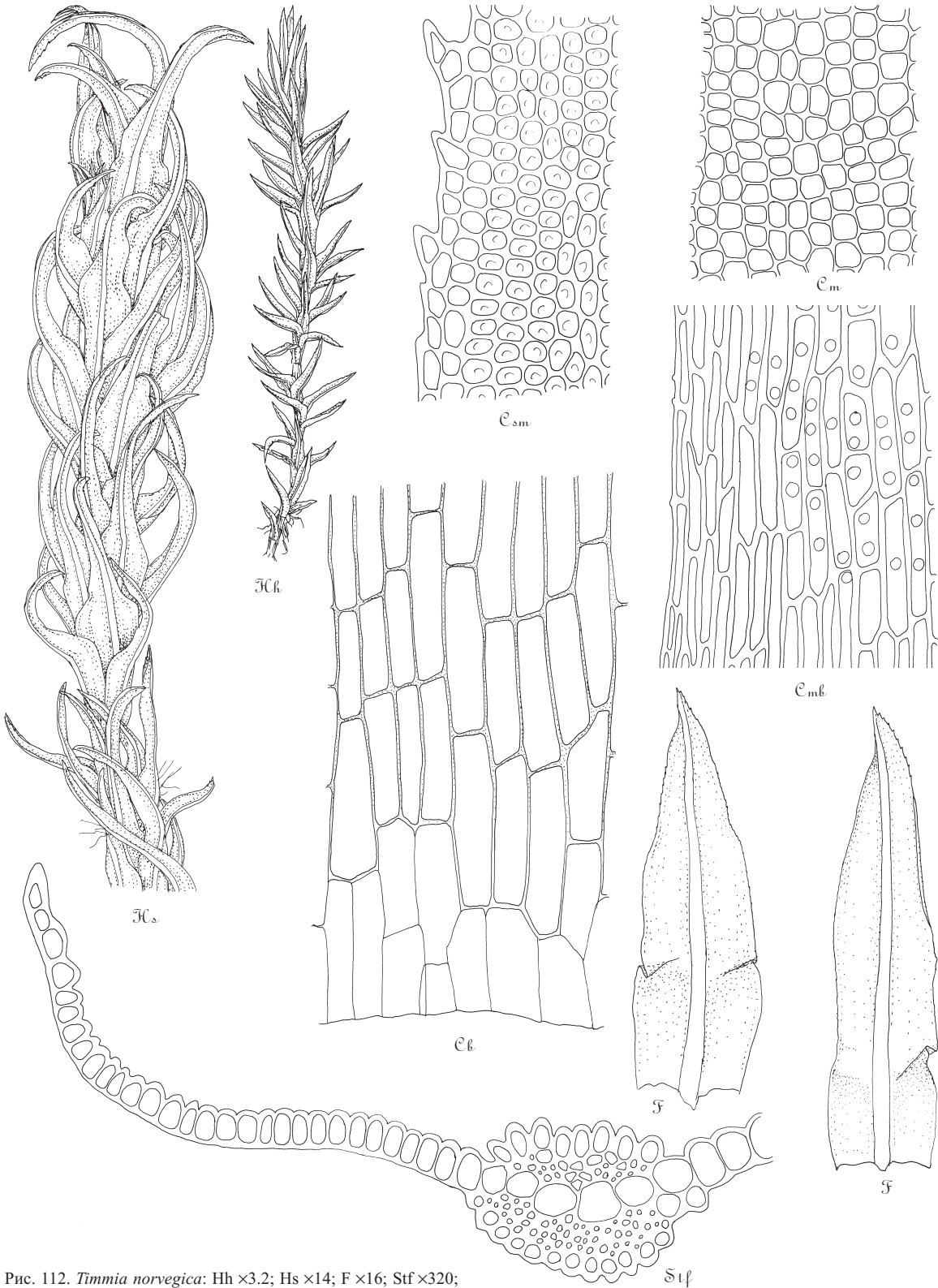


Рис. 112. *Timmia norvegica*: Hh ×3.2; Hs ×14; F ×16; Stf ×320; Csm, m, b ×320.

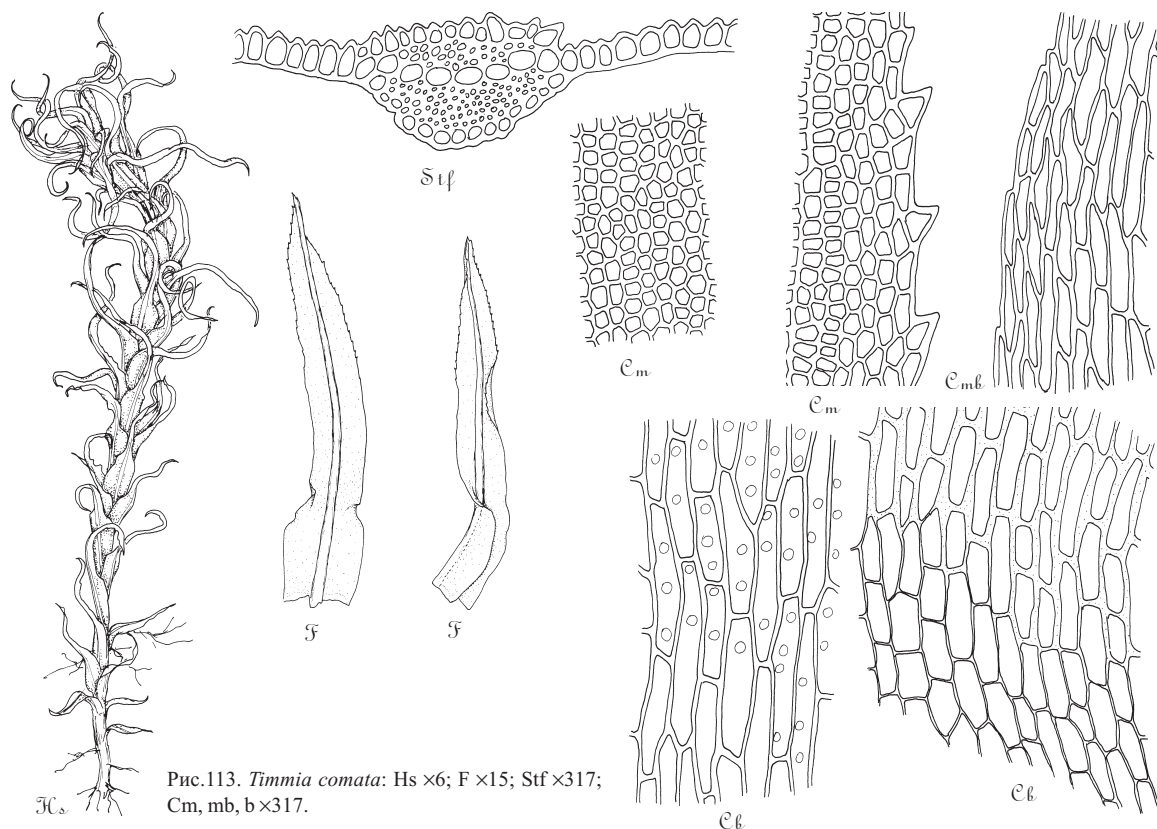


Рис.113. *Timmia comata*: Hs $\times 6$; F $\times 15$; Stf $\times 317$; Cm, mb, b $\times 317$.

большая часть находок связана с зоной вечной мерзлоты и горами Сибири, хотя имеются находки и на Урале, Кавказе и Сахалине. Вид обитает на выходах кальций-содержащих пород.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ **Km Kmu** Ura
 Kn Le Ps No Vo Ki Ud **Pe Sy**
 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 **Ykh 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

Ряд авторов (см. например, Brassard, 1979, 2007), считали данный вид за разновидность *T. norvegica*, распространенную в более суровых условиях, более мелкую и с более мелкими клетками. Хотя эти признаки отчасти перекрываются, самостоятельность этих видов убедительно следует из результатов молекулярно-филогенетического анализа.

3. *Timmia sibirica* Lindb. & Arnell, Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl., n.s. 23(10): 24. 1890. — **Тиммия сибирская**. Рис. 114.

Растения зеленые или буровато-зеленые. *Стебель* 3–8 см дл. *Листья* сухие внутрь согнутые, извилистые или скрученные, влажные отстоящие,

б. м. легко отламывающиеся от стебля, 4–9 \times 0.9–1.3 мм, из короткого бледно-желтого или оранжевого прилегающего основания узко продолговатые или широко ланцетные; край грубо пильчатый до расширенного основания; *клетки пластинки* 10–20 μm , папиллозные на дорсальной стороне, а иногда также и на вентральной, папиллы низкие до б. м. высоких, клетки основания 50–100 \times 10–20 μm , прямоугольные, в верхней части основания на дорсальной стороне гладкие, на поперечном срезе с сильно утолщенными как дорсальными, так и вентральными стенками; клетки самой нижней части основания листа более тонкостенные, прозрачные. *Двудомный*. *Спорофиты* очень редко. *Ножка* до 2 см. *Коробочка* 2.5 мм дл., клетки экзотеция с сильно извилистыми стенками. *Зубцы экзостома* внизу поперечно штриховатые; узкие выросты эндостома без придатков. *Споры* около 20 μm .

Описан из ряда пунктов на Енисее, лектотипом выбран образец из нижнего течения ('Мельница, 65°30' с.ш.'). Вид известен в Европе только на Шпицбергене, встречается в Гренландии и на севере Канады и на Аляске. Распространение вида в России практически целиком находится в пределах зоны вечной мерзлоты,

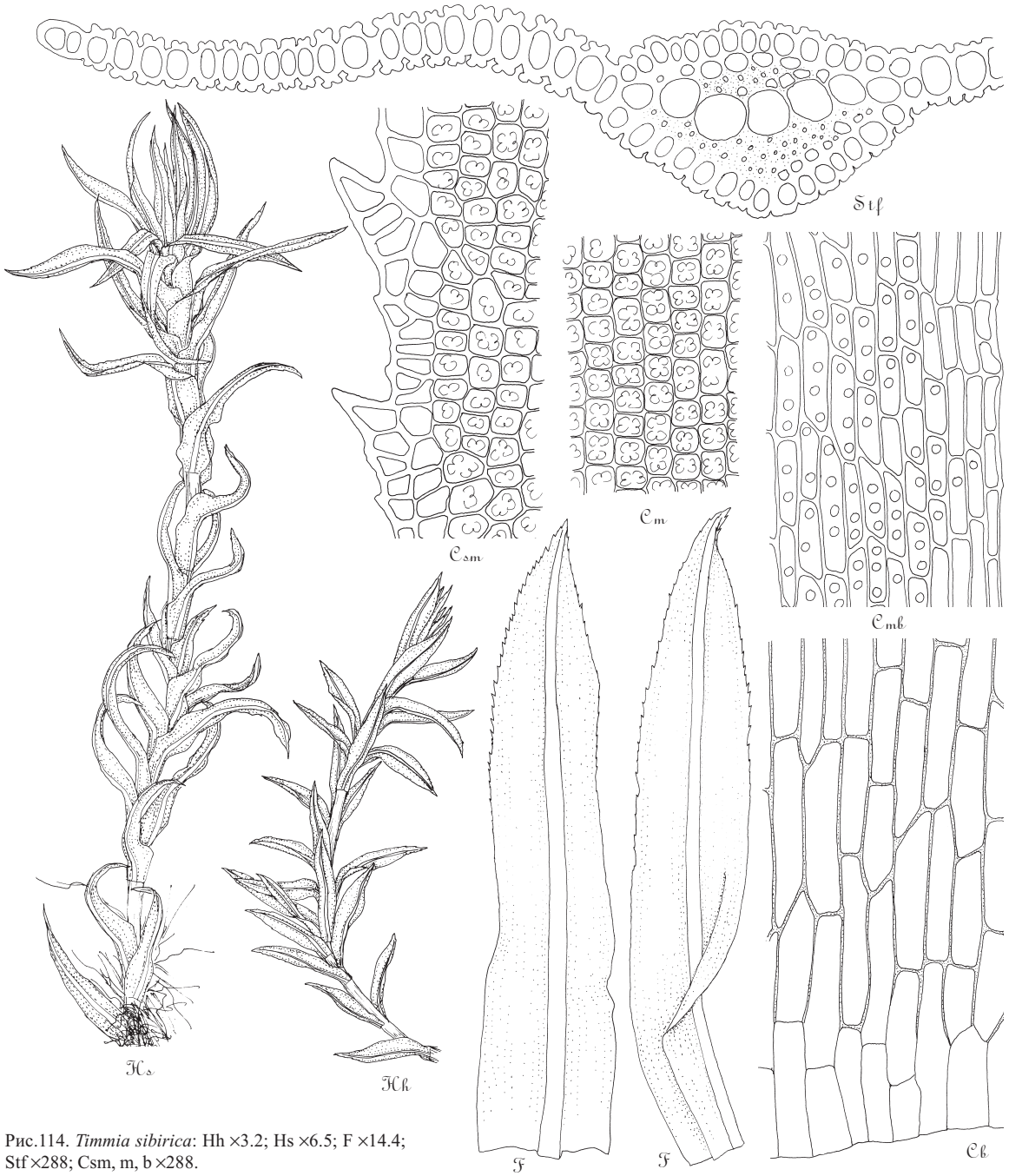


Рис.114. *Timmia sibirica*: Hh ×3.2; Hs ×6.5; F ×14.4; Stf×288; Csm, m, b×288.

с наиболее южной точкой на севере Забайкальского края. Кальцефил, растет на илистых и мелкоземистых субстратах по берегам ручьев и рек. Спорофиты были собраны в низовьях р. Лены (вне России они известны еще только на Аляске).

- 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 **Ykh** Yne **VI** Chw Che 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 весьма варибельный по степени папиллозности листовой пластинки, которая была предметом специального изучения Д.Г.Хортон (Horton, 1981). При этом она пришла к выводу о видовой самостоятельности *T. sibirica*, поскольку промежуточные морфотипы между

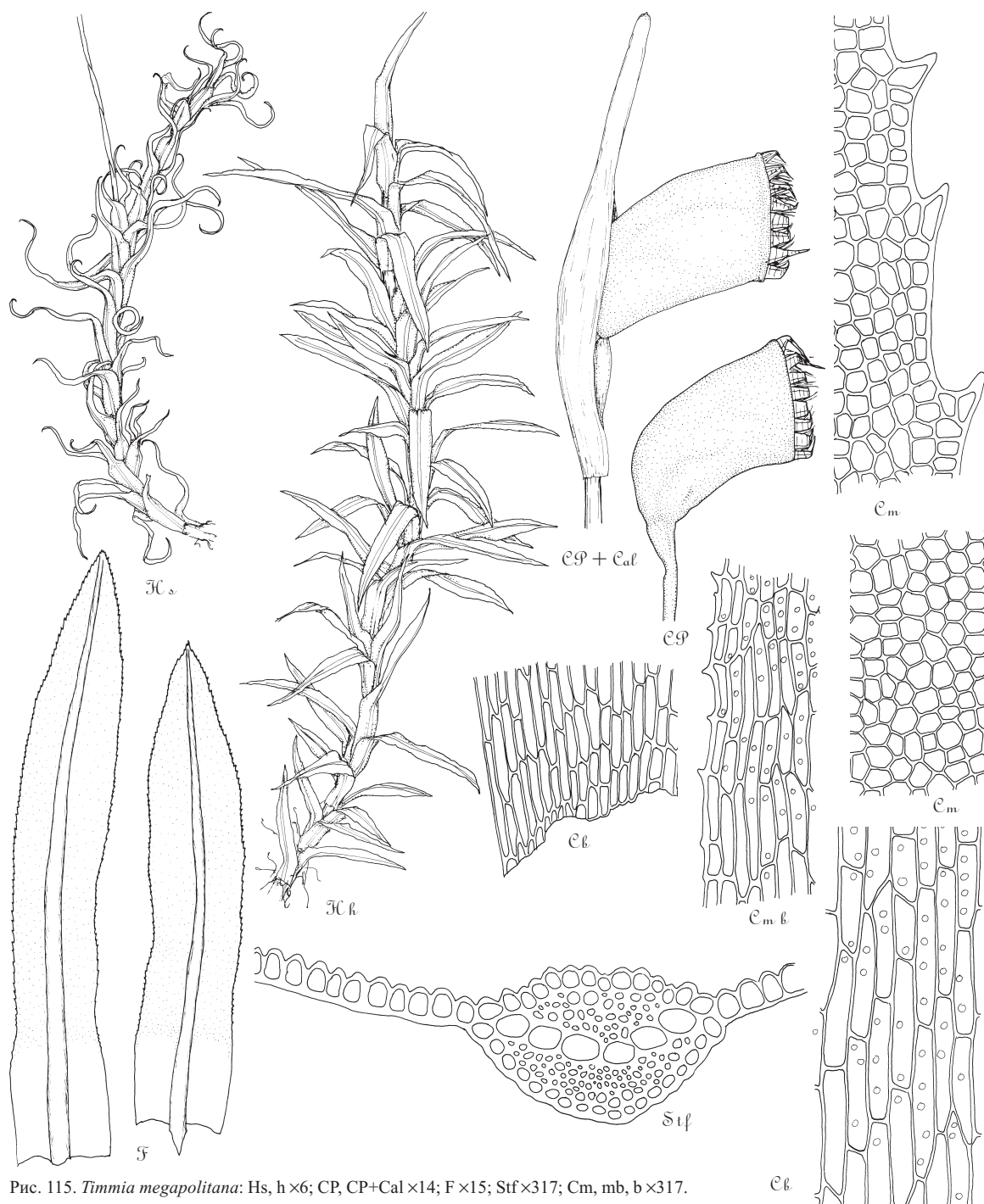


Рис. 115. *Timmia megapolitana*: Hs, h×6; CP, CP+Cal×14; F×15; Stf×317; Cm, mb, b×317.

T. sibirica и *T. norvegica* хотя и встречаются, но крайне редки. К выводу о видовой самостоятельности *T. sibirica* пришел Хеденас (Hedenäs, 2011) на основании данных молекулярно-филогенетического анализа. Нельзя исключать гетерогенности этого вида: по характеру папиллозности, и, в первую очередь, по высоте папилл разные популяции сильно отличаются друг от друга.

4. *Timmia megapolitana* Hedw., Sp. Musc. Frond. 176. 1801. — Тиммия мекленбургская.
Рис. 111А–F, 115.

Растения зеленые или буровато-зеленые. Стебель 5–8 см дл. Листья сухие сильно дуговидно внутрь согнутые, влажные отстоящие до далеко отстоящих, в основании не ломкие, 4–8×0.7–0.9 мм,

из короткого бледно-желтого прилегающего основания ланцетные, полого килеватые; край грубо пильчатый до основания пластинки и мелко пильчатый в месте перехода к основанию; *клетки пластинки* 10–14(–16) μm , *клетки основания* 25–60 \times 10–12 μm , прямоугольные, к краям несколько уже, на дорсальной стороне в верхней части основания с 1–6 папиллами; на поперечном срезе с сильно утолщенными дорсальными и тонкими вентральными стенками. *Однодомный*, с андроеями на коротких побегах непосредственно под перихецием, иногда обоеполюй. *Спорофиты* часто. *Ножка* 1.5–3 см. *Коробочка* 2.5–3 мм дл., *клетки экзотеция* с прямыми стенками. *Зубцы экзостома* внизу поперечно штриховатые; узкие выросты *эндостома* с длинными придатками. *Споры* 13–15 μm .

Описан из Германии. Вид с широким распространением в большинстве лесных районов Голарктики: в Центральной и Северной Европе, на Кавказе, в Средней Азии, Монголии, на севере Китая, в Гималаях, на севере Японии, в США и Канаде, но в большинстве районов – нечастый вид. В России довольно обычен в центральных районах европейской части, в азиатских районах – преимущественно на юге. Не заходит высоко в горы, наивысшая точка отмечена для Забайкалья, 846 м над ур.м. (что соответствует нижнему горному поясу). Типичных местообитаний у данного вида два: (1) выходы известняков, как правило, б. м. затененные и сырые; (2) аллювиальные наносы в поймах и по крутым берегам небольших речек, а также комли деревьев непосредственно на таких берегах (часто на черной ольхе, вязе и др.). Иногда встречается на крутых берегах на почве (без очевидного близкого залегания известняков).

Mu Krl Ar **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 **Ykh** 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

Brassard (1984) показал, что признаки *T. megapolitana* и *T. bavarica* хотя и несколько перекрываются, но позволяют в большинстве случаев уверенно отличать эти таксоны. Он счел их подвидами одного вида, хотя в Северной Америке их ареалы слабо перекрываются. Действительно, распространение этих видов в США выглядит взаимоисключающим: *T. bavarica* – на западе, *T. megapolitana* – на востоке (Brassard, 2007), хотя оба вида известны практически в каждой из провинций Канады. В России распространение видов пересекается в значительной степени, однако та тенденция, что *T. bavarica* тяготеет к горам, а *T. megapolitana* – к равнинным регионам (как и в США), также просматривается. Моле-

кулярно-филогенетические данные также поддерживают видовую самостоятельность видов (Hedenäs, 2011), отличия которых хотя и количественные, но устойчивые.

5. **Timmia bavarica** Hessel., De Timmia 19. 3. 1822. — *T. megapolitana* subsp. *bavarica* (Hessel.) Brassard, Lindbergia 10(1): 34. 1984. — *T. megapolitana* var. *bavarica* (Hessel.) Brid., Bryol. Univ. 2: 71. 1827. — **Тиммия баварская**. Рис. 116.

Растения зеленые или буровато-зеленые. *Стебель* 5–8 см дл. *Листья* сухие сильно дуговидно внутрь согнутые, влажные прямо отстоящие, в основании не ломкие, 4–8 \times 0.8–1.4 мм, из короткого бледно-желтого прилегающего основания ланцетные, плоские или полого килеватые; край грубо пильчатый вверху, более мелко расставленно пильчатый в нижней части пластинки, цельный в месте перехода пластинки к основанию; *клетки пластинки* 6–8(–9) μm , *клетки основания* 35–80 \times 10–13(–15) μm , прямоугольные, к краям несколько уже, на дорсальной стороне в верхней части основания гладкие; на поперечном срезе с сильно утолщенными дорсальными и тонкими вентральными стенками. *Однодомный*, андроеи на коротких побегах непосредственно под перихецием, иногда обоеполюй. *Спорофиты* часто. *Ножка* 1.5–3 см. *Коробочка* 2.5–3 мм дл., *клетки экзотеция* с прямыми стенками. *Зубцы экзостома* внизу поперечно штриховатые; узкие выросты *эндостома* с длинными придатками. *Споры* 14–18 μm .

Описан из Германии. Вид с широким распространением в большинстве районов Голарктики, от Арктики до Северной Африки (Алжир, Марокко), Ирана, Афганистана, Гималаев, юга Китая. В России растет преимущественно в горах, обычно в среднем и верхнем горном поясе: на Кавказе до 2850 м над ур. м., на Алтае до 2700 м над ур. м., хотя отдельные находки есть и на меловых горах на Среднерусской возвышенности, и в районе Воркуты в тундре, и на Командорских островах. Растет, как правило, на выходах известняков, более редко на почве.

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 **Ykh** 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

Согласно Брассарду, размер клеток является более надежным признаком, чем папиллозность в верхней части основания листа, так что образцы с небольшой папиллозностью трактуются здесь как *T. bavarica*.

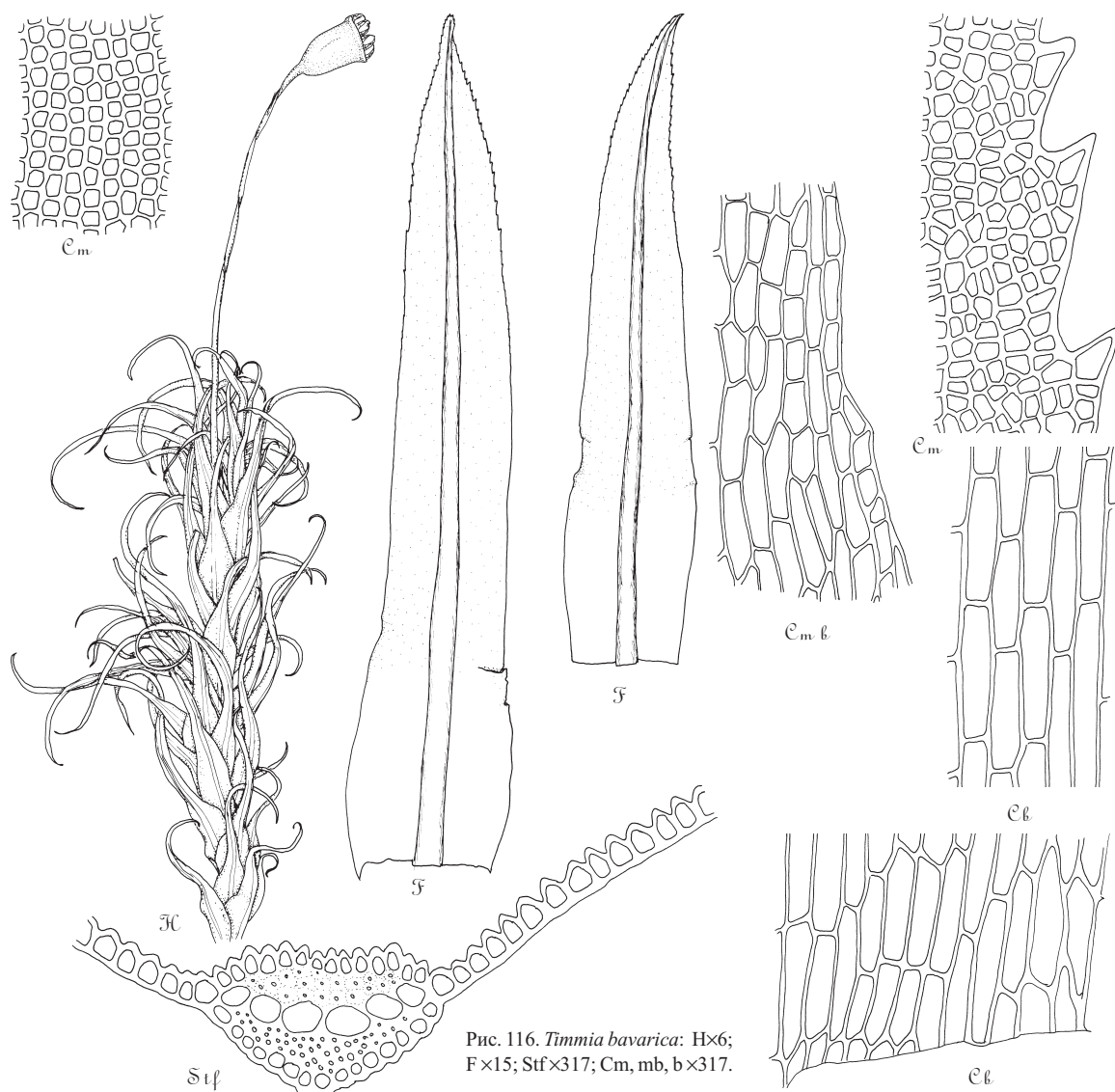


Рис. 116. *Timmia bavarica*: Н×6; F×15; Stf×317; Cm, mb, b×317.

6. *Timmia austriaca* Hedw., Sp. Musc. Frond. 176. 1801. — **Тиммия австрийская**. Рис. 111G, 117.

Растения б. м. жесткие, светло- или сизовато-зеленые. Стебель 2–5(–10) см дл. Листья сухие б. м. прямые или слабо дуговидно внутрь согнутые, влажные отстоящие, в основании не ломкие, 3–6 × 0.7–1.2 мм, из оранжевого прилегающего основания узко ланцетные, желобчатые, на верхушке притупленные или острые; край сверху грубо пильчатый, в нижней половине расставленно слабо пильчатый до цельного; клетки пластинки 9–13 μm, клетки основания 50–80×7–10 μm, узко прямоугольные, сильно пористые, у края в несколько рядов очень узкие и с сильно скошенными стенками, в верхней части основания гладкие или на дор-

сальной стороне папиллозные. Двудомный. Спорофиты редко. Ножка 1.5–3.5 см. Коробочка наклоненная, горизонтальная или поникающая, около 2.5 мм дл. Зубцы экзостомы в основании с сетчатой орнаментацией; узкие выросты эндостомы без придатков. Споры 14–17 μm.

Описан из Австрии. Аркто-альпийский вид, выходящий за пределы Голарктики только в Гималаях, в других районах проникающий на юг до гор Пиренейского полуострова, Турции, Тибета, юго-западного Китая, но на равнине встречающийся только на севере таежной зоны. Распространение в России весьма спорадическое и в целом гораздо более северное, чем у всех прочих видов рода. При этом, однако, в большинстве районов собственно Арктики он отсутствует. На севере европейской России, в северотаежных районах

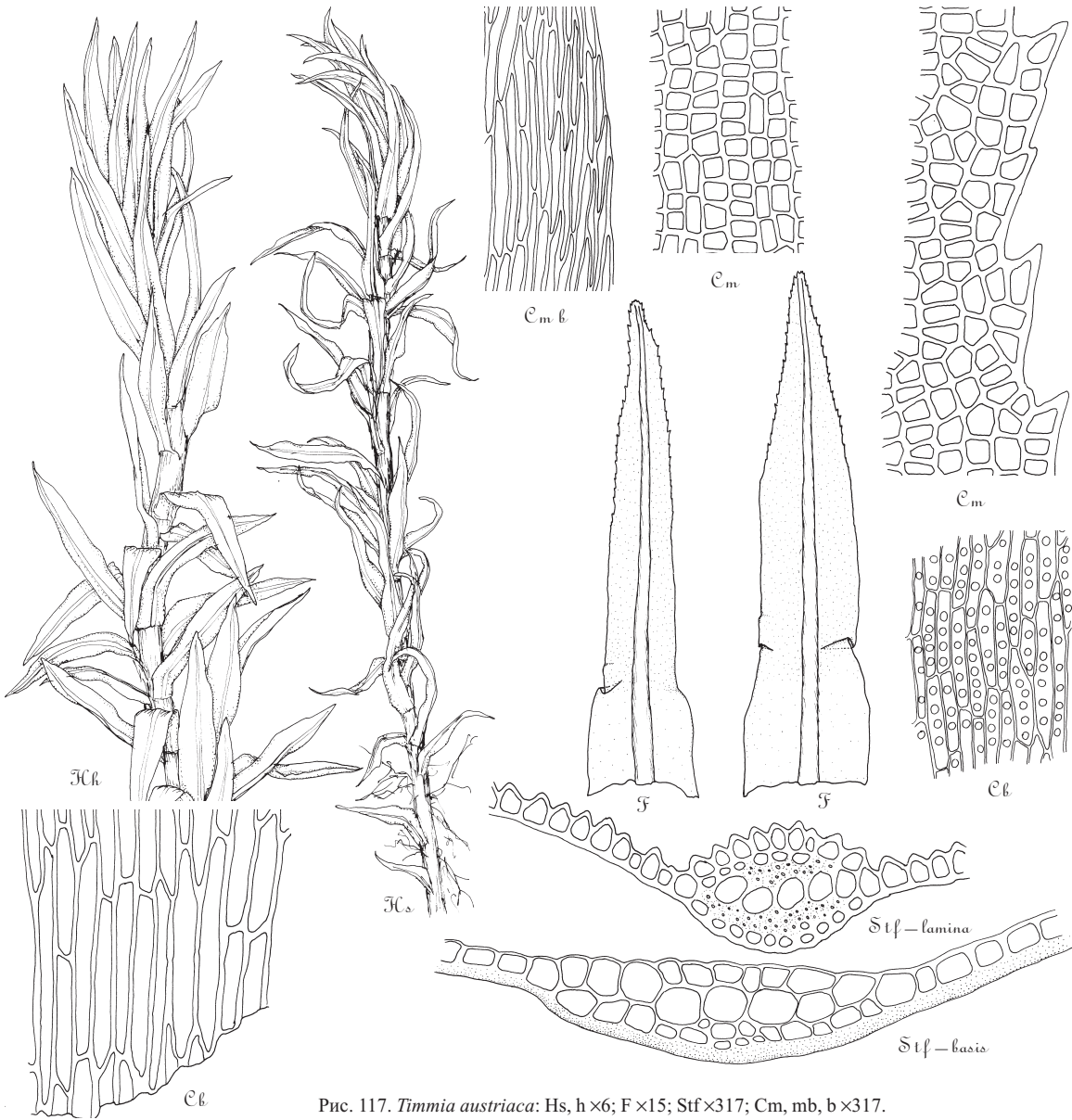


Рис. 117. *Timmia austriaca*: Hs, h ×6; F ×15; Stf ×317; Cm, mb, b ×317.

он местами довольно обычен. В горах же встречается в среднем и верхнем лесных поясах, лишь немного заходя выше границы леса: на Алтае до 2300 м, в Якутии, в Верхоянье до 1800 м, на Становом нагорье до 1500 м, на Камчатке до 1000 м, на Урале до 840 м, на Кольском полуострове до 430 м над ур.м. Растет на скалах, почвенных обнажениях как возле скал, так и просто в лесах и на луговинах, в нишах курумов, на берегах ручьев, в поймах на аллювиальных наносах.

Mu Krl **Ar** **Ne** ZFI NZ **Km** **Kmu** **Ura**
 Kn Le Ps No Vo Ki Ud **Pe** **Sy**
 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** **Ykh** **Yne** VI **Chw** **Chc** **Chs** **Chb**
Uhm YN HM Krn **Tas** Ev Yol **Yyi** Yko **Mg** Kkn
 Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm Im **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

Данный вид значительно отличается от прочих видов рода как сизовой окраской (зеленой или буровато-зеленой у прочих видов), так и жесткими листьями, прямыми или слабо внутрь согнутыми в сухом состоянии, в отличие от сильно согнутых до курчавых у остальных видов рода. Верхние клетки основания листа могут быть как папиллозными, так и гладкими в пределах одного растения.