

СЕМ. MEESIACEAE Schimp. — МЕЕЗИЕВЫЕ

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатаева

Растения от мелких до крупных, ярко- или бледно-зеленые, черноватые или красноватые, в густых или рыхлых дерновинках, на торфе, сырой почве, иногда на камнях. *Стебель* с центральным пучком, без гиалодермиса, реже местами с развитым гиалодермисом, прямостоячий, реже в основании восходящий (*Leptobryum*); облиственный 3-, 5- или многорядно, равномерно или хохолково; слабо ветвящийся, в основании с ризоидами, бурыми, часто с малиновым или фиолетовым (*Amblyodon*) оттенком. *Листья* из б. м. прилегающего или прямо отстоящего основания от прямо отстоящих до оттопыренно отогнутых, яйцевидно- или продолговато-ланцетные, продолговато яйцевидные до обратнояйцевидных или из широкого основания длинно шиловидные, край цельный или пильчатый, не окаймленный; *жилка* сильная, оканчивается в верхушке листа или немного ниже, на поперечном срезе клетки слабо дифференцированы или клетки эпидермиса крупнее или также б. м. выражен дорсальный стереидный пучок и один ряд указателей; *клетки* верхней части листа округло-шестиугольные, неправильно многоугольные, прямоугольные до линейных, гладкие или мамилозные. *Специализированные органы вегетативного размножения* только в роде *Leptobryum* в виде красно-бурых ризоидных клубеньков, в том числе и на укороченных ризоидах в пазухах нижних листьев. *Однодомные, многодомные и двудомные. Спорофиты* по одному из перихеция. *Перихециальные листья* б. ч. с более сильно удлиненной верхушкой. *Коробочка* на длинной ножке, слабо наклоненная до поникающей, удлиненно-грушевидная, слегка согнутая, горбатая, с прямой, б. м. длинной шейкой; устьица поверхностные. *Крышечка* низко коническая. *Колечко* отпадающее или фрагментарно отпадающее. *Перистом* двойной, полно развитый или экзостом короче эндостома. У видов с полно развитым перистомом *зубцы экзостома* в основании с сетчато-папиллозной орнаментацией, эндостом с высокой базальной мембраной, широко перфорированными сегментами, длинными ресничками с придатками (рис. 127); у видов с модифицированным перистомом *зубцы экзостома* до 1/5–1/2 высоты эндостома, истонченные, беловатые, снаружи папиллозные до гладких; *эндостом* из более ригидных, не перфорированных сегментов, собранных высоким конусом, с низкой базальной мембраной, без ресничек, в верхней ча-

сти сегменты иногда с отложениями на них материала экзостома (рис. 128). Споры 14–50(–56) μm .

Традиционно к семейству относили три рода — *Meesia*, *Paludella* и *Amblyodon*, характеризующиеся согнутыми продолговато-грушевидными коробочками с длинной шейкой, тенденцией к редукции экзостома и произрастанием на кальцистических болотах; их подробное описание дала А.Л. Абрамова (1956). Данные анализа последовательностей ДНК подтвердили монофилетичность этой группы, а также выявили близость к ней рода *Leptobryum* (Newton *et al.*, 2000), который ранее относили к Вгуасеае, учитывая полно развитый перистом. Из морфологических признаков, общих всем родам Meesiaceae (и многим Splachnaceae), можно отметить своеобразное строение аксилярных волосков (том 2, стр. 17), конечная клетка которых крупная, бесцветная или слабо окрашенная, а вторая сверху клетка наиболее сильно пигментированная, часто малинового или фиолетового цвета (Zolotov & Ignatov, 2001).

Семейство включает 5 родов,mono- или олиготипных, широко распространенных в холодных и умеренных районах всего мира, растущих на минеральной или торфяной почве. Многие виды специализированы к произрастанию на минеротрофных болотах.

1. Листья из продолговатого основания линейно-ланцетные до линейно-шиловидных
..... 2. *Leptobryum*
- Листья более широкие, от яйцевидных до продолговато-ланцетных 2
2. Листья оттопыренно отогнутые; клетки листа в верхней части мамилозные; края листа от верхушки до середины остро пильчатые
..... 4. *Paludella*
- Листья прямо или горизонтально отстоящие до слабо отогнутых; клетки листа гладкие; края листа цельные или пильчатые 3
3. Клетки листа вверху б. ч. ромбоидально-шестиугольные, очень рыхлые, тонкостенные
..... 1. *Amblyodon*
- Клетки листа б. м. прямоугольные, сравнительно толстостенные
..... 3. *Meesia*
◆
1. Leaves oblong at base, linear-lanceolate above
..... 2. *Leptobryum*
- Leaves ovate or oblong lanceolate 2
2. Leaves squarrose; leaf cells mammillose; margins serrate
..... 4. *Paludella*

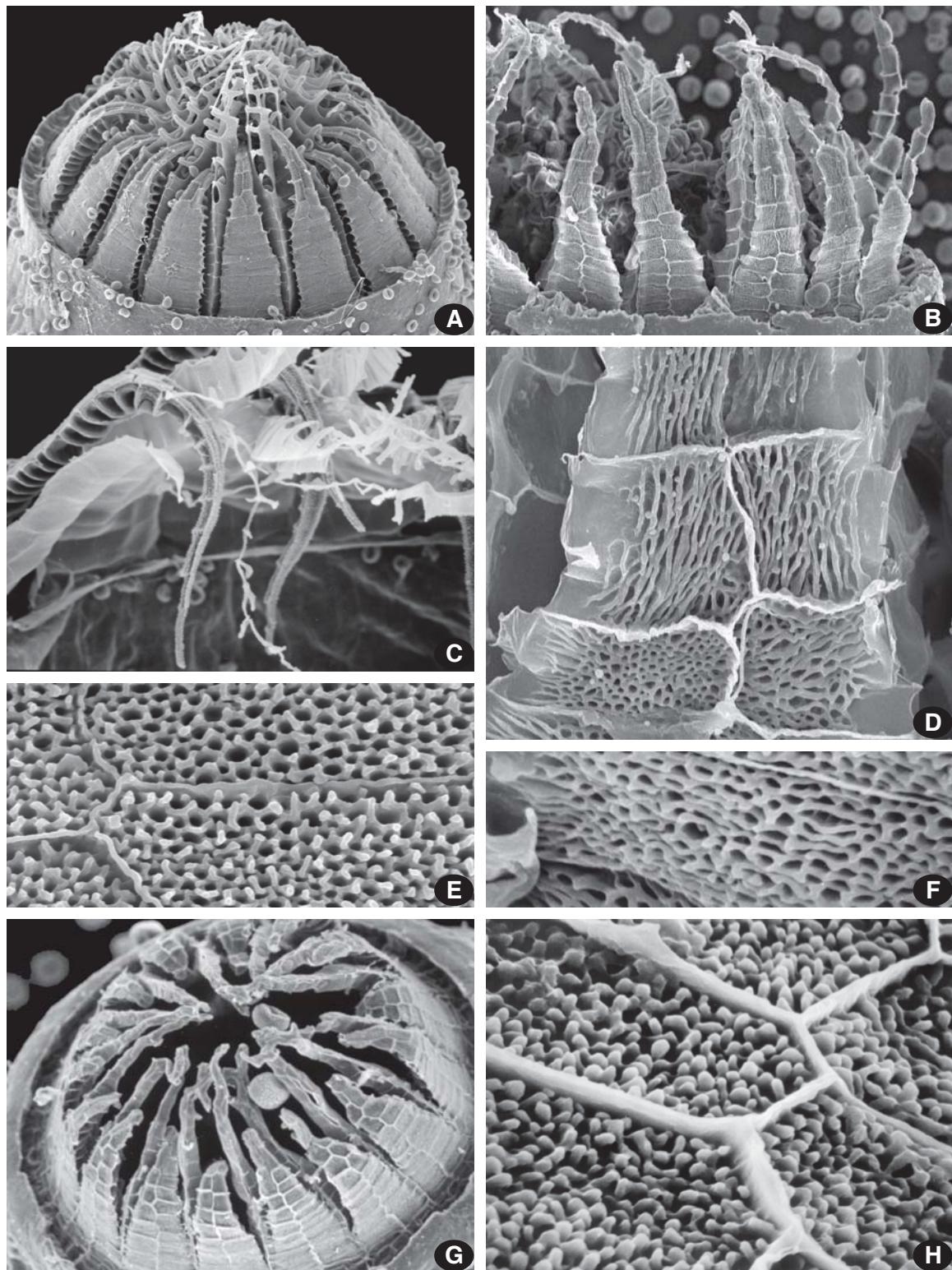


Рис. 127. *Leptobryum pyriforme* (A, C, E); *Paludella squarrosa* (B, D, F); *Amblyodon dealbatus* (G–H): А, В, Г – перистом, вид снаружи; С – перистом, вид изнутри и сбоку, видны зубцы экзостома, заходящие в промежутки между сегментами эндостома и “утапливающие” реснички; Д – зубец экзостома снаружи в средней части; Е, Ф, Н – зубец экзостома снаружи внизу. А $\times 110$, В $\times 150$, С $\times 270$, Д $\times 960$, Е $\times 3000$, Ф $\times 2670$, Г $\times 170$, Н $\times 3570$.

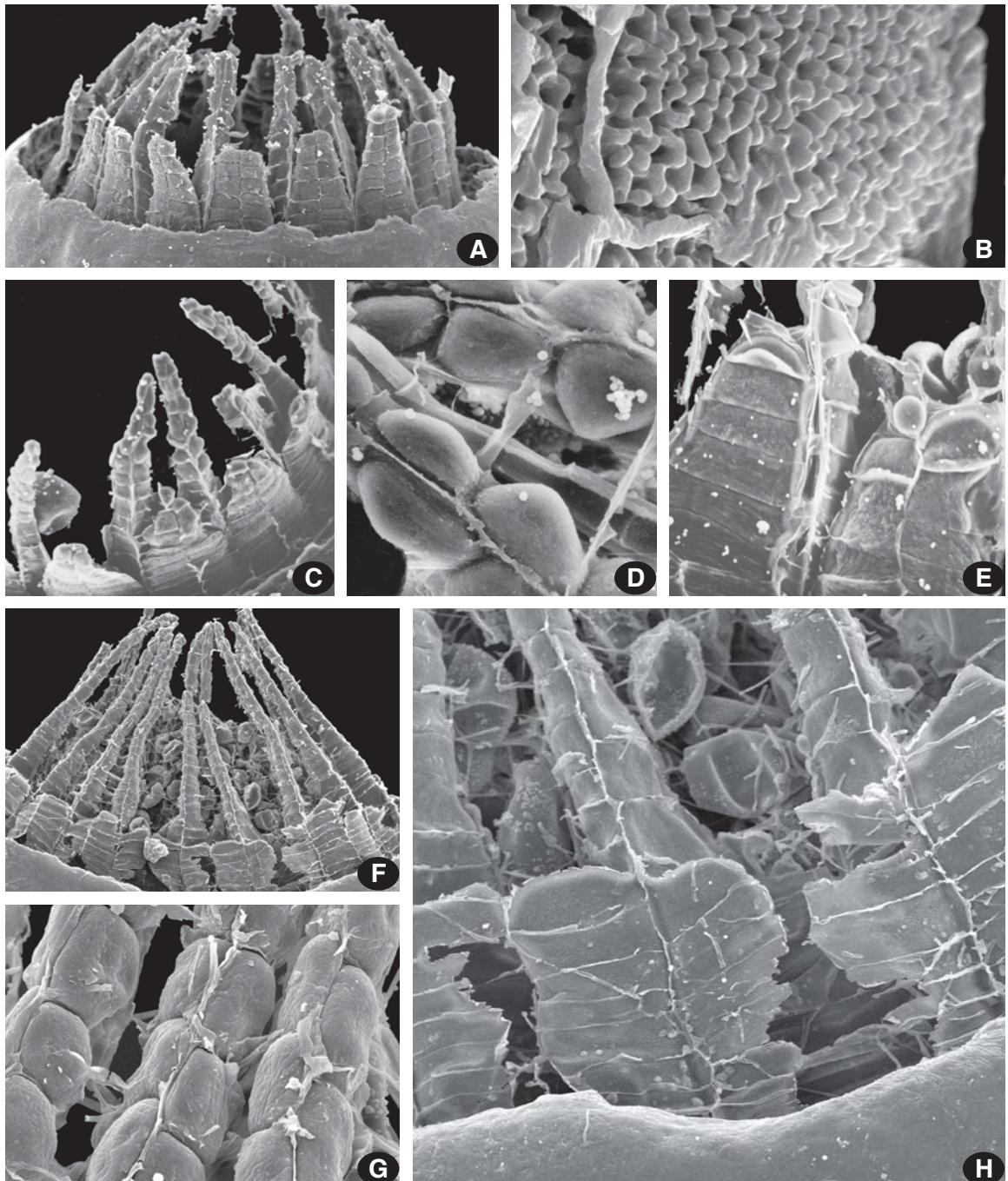


Рис. 128. *Meesia uliginosa* (A–D), *M. longiseta* (E), *M. triquetra* (F–H): А, С, F – перистом; В, Е, Н – зубцы экзостома снаружи внизу; D, G – верхняя часть эндостома с фрагментами материала экзостомы. А $\times 130$, В $\times 3200$, С $\times 210$, D $\times 115$, Е $\times 360$, F $\times 66$, G $\times 590$, Н $\times 280$.

- Leaves erect to spreading; leaf cells smooth; margins entire or serrate 3
- 3. Leaf cells mostly rhombic-hexagonal, thin-walled 1. *Amblyodon*
- Leaf cells rectangular, thick-walled 3. *Meesia*

Род 1. *Amblyodon* P. Beauv. — Амблиодон

Растения средних размеров, в рыхлых дерновинках, бледно-зеленые, слабо блестящие. *Стебель* без гиалодермиса, равномерно многорядно облиственый. *Листья* сухие слегка скрученные, влажные отстоящие, продолговато-ланцетные, нижние об-



Рис. 129. *Amblyodon dealbatus*: Hs1 $\times 2.3$; Hs2, 3 $\times 6$; CP $\times 15$; Stf $\times 23$; Stf $\times 317$; Cs, m, b $\times 317$.

ратнояйцевидные, коротко заостренные, не низбегающие; край вверху б. м. пильчатый, плоский; жилка оканчивается ниже верхушки листа, часто на конце раздвоенная, на поперечном срезе в средней части листа клетки слабо дифференцированы,

вверху б. м. выражены вентральный и дорсальный эпидермис из более крупных клеток; клетки листа крупные, рыхлые, гладкие, тонкостенные, вверху удлиненно ромбоидальные и ромбоидально-шестиугольные, внизу удлиненно прямоугольные. Мно-

*годомный. Ножка красная, тонкая. Коробочка на-
клоненная, продолговато-грушевидная, согнутая, с
узким устьем и длинной шейкой. Крышечка тупо-
коническая. Колечко не отпадающее. Зубцы экзо-
стома 1/2–2/3 длины эндостома, тупые. Эндостом
с невысокой базальной мембраной, узкими сегмен-
тами, реснички отсутствуют. Споры крупные. Кол-
пачок маленький, клубковидный.*

Тип рода – *Amblyodon dealbatus* (Hedw.) Bruch & Schimp. Род включает единственный вид. Название от ἀμβλύς – тупой, ὁδούς, ὁδόντος – зуб, зубец (греч.), по тупым зубцам перистома.

♦ *Amblyodon* is best recognized by its large, long-necked capsules and very lax leaf areolation. It usually forms small populations and is widely but disjunctly found from the Arctic Chukotka area to the Caucasus in calcareous, minerotrophic mires, on wet soil, cliffs and creek banks.

1. ***Amblyodon dealbatus* (Hedw.) P. Beauv., Dict. Sci. Nat. 2: 23. 1804. — *Meesia dealbata* Hedw., Sp. Musc. Frond. 174, pl. 41, f. 6–9. 1801. — Ам-
биодон беловатый.** Рис. 127 Г–Н, 129.

Стебель 1–2(–3) см дл. Листья 2–4×0.8–1.1 мм; клетки пластинки вверху 30–100×15–20(–25) μм. Многодомный, спорофиты часто. Ножка 3–5 см. Коробочка 2–3 мм дл. Споры 30–40 μм.

Описан из Шотландии. Вид имеет спорадическое распространение от Арктики (Шпицберген, арктическая Канада и др.) на юг до Пиренеев, гор Турции, Таджикистана, северо-западного Китая; особенно часто встречается в относительно засушливых районах (например, в горах Средней Азии), хотя сам растет в условиях постоянного увлажнения. В России известно весьма немногих находок, причем местонахождения, в которых вид был собран, довольно разнообразные: в Архангельской области – на минеротрофном болоте, в Смоленской области – на песчаном склоне непосредственно над выходами карбонатных вод, в Кабардино-Балкарии – на сырых скалах (1650 м над ур. м.), в Адыгее – на торфянистых заболоченных участках при постоянном увлажнении на известняковом массиве в субальпийском поясе (1850–2000 м над ур. м.), в Бурятии – по берегу реки, на Алтае – в сырой горной тундре (2300 м над ур. м.) и по берегу реки в горно-степном поясе, и т. д.

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 Irr Yc Vyl 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 очень рыхлую клеточную сеть, напоминающую, скорее, виды Funariaceae или Splachnaceae,

однако согнутая и гладкая коробочка с длинной шейкой позволяет легко отличить *Amblyodon* от представителей этих семейств; перистом *Amblyodon* также имеет мало общего с указанными семействами. В стерильном состоянии вид можно узнать по сочетанию крупных клеток листа и сильно расширенной книзу жилки. Фиолетовый цвет ризоидов не всегда хорошо заметен на гербарном материале, но в природе он б. м. явный.

Род 2. **Leptobryum** (Bruch, Schimp. & W. Gübel) Wils. — Лептобриум

Растения в рыхлых мягких дерновинках или растущие небольшими группами, зеленые или желтовато-зеленые, блестящие. Стебель без гиалодермиса, многорядно облистенный, стерильные побеги равномерно рыхло облистенные, фертильные побеги в нижней части с мелкими, расставленными листьями, которые к верхушке становятся внезапно более крупными, скученными. Листья сухие извилистые, влажные далеко отстоящие, верхние из широко яйцевидного, прилегающего к стеблю основания резко суженные в линейно-шиловидную или ланцетную верхушку; нижние листья ланцетные; край цельный или в верхушке слабо пильчатый; жилка широкая, неясно отграниченная, заполняет большую часть верхушки и почти половину основания листа, на попечном срезе с дифференцированными указателями; клетки верхушки линейные, в основании прямоугольные, тонкостенные, в углах основания не дифференцированы. Обоеполый, реже двудомный. Коробочка на длинной, тонкой, желто-красной ножке, горизонтальная до повислой, грушевидная, урnochка почти округлая, тонкокожистая, бурая, сильно лаково блестящая, с узким устьем, шейка длинная и узкая. Крышечка выпуклая, с бородавочкой. Колечко отпадающее, из крупных клеток с щелевидным просветом. Перистом двойной, полно развитый; эндостом с высокой базальной мембраной, сегменты широкие, широко перфорированные, реснички с придатками. Споры мелкие.

Тип рода – *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils. Род включает 2–6 видов. Название от λεπτός – тонкий (греч.), βρύον – мох (греч.), по узким, тонким листьям. До недавнего времени данный род относили к семейству Bryaceae.

♦ An almost ubiquitous species in Russia occurring on rocks and bare soil in a wide range of habitats. When best developed its leaves that are long, linear flexuose above are conspicuous and greatly help in recognizing it. There are, however, slender, procumbent phenotypes that are difficult to recognize because their lanceolate leaves resemble those of *Archidium* or depauperate plants of *Dicranella*. However, these odd collections of *L. pyriforme* can be reco-

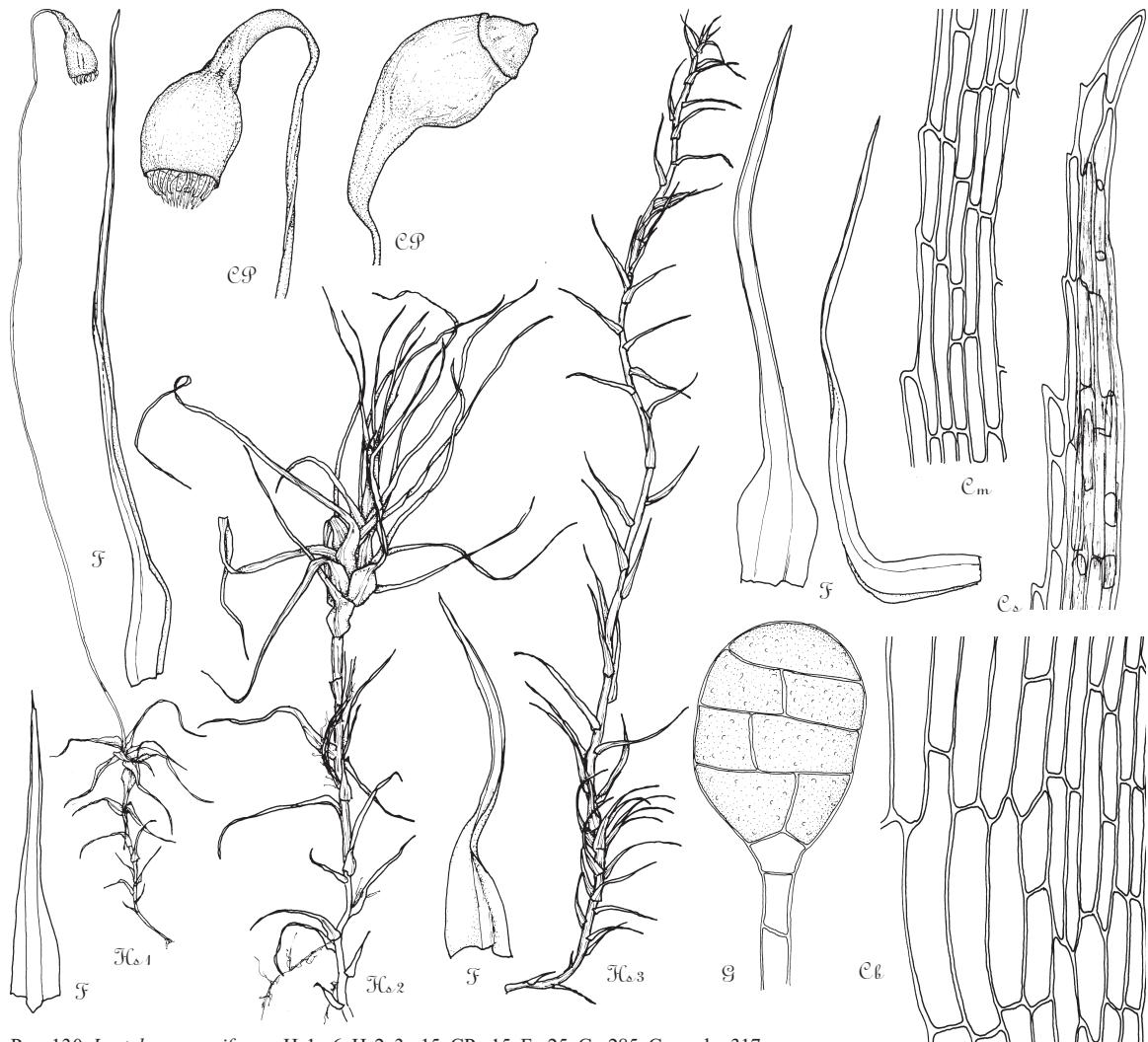


Рис. 130. *Leptobryum pyriforme*: Hs₁ ×6; Hs₂, 3 ×15; CP ×15; F ×25; G ×285; Cs, m, b ×317.

gnized because the species has unusual axillary hairs that consist of 3–4 cells of which the lower 2 are purple, and persistent but the upper 1–2 are oblong, hyaline, and deciduous. An additional feature is the presence of dark-red pyriform rhizoidal gemmae.

1. ***Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson,** Bryol. Brit. 219. 1855. — *Webera pyriformis* Hedw., Sp. Musc. Frond. 169. 1801. — **Лептобриум грушевидный.** Рис. 127 А, С, Е; 130.

Стебель 0.5–2(–4) см дл. Листья стерильных побегов 1.5–2×0.2–0.3 мм. Верхние листья до 4–5×0.4–0.5 мм; клетки вверху линейные, иногда только в 1–2 ряда по краю (жилка часто занимает почти всю ширину листа), 50–100×6–8 μm; в основании прямоугольные, до 12 μm шир. Спорофиты во многих коллекциях. Ножка 2–4 см дл., тонкая, извилистая. Коробочка около 2 мм дл. Споры 15–

17 μm. Ризоидные клубеньки около 100 μm дл., могут быть найдены в большинстве образцов.

Описан из Германии. Широко распространен в холодных и умеренных областях обоих полушарий и в горах тропических районов Америки, Африки и Азии. В России отмечен для большинства районов, и отсутствие данных по отдельным районам отражает скорее степень изученности, а не реальное отсутствие вида. Растет на песчаных, глинистых и торфянистых обнажениях в лесах, на болотах, лугах, оползающих склонах, на известняках, мела и прочих камнях, как непосредственно на их поверхностях, так и на мелкоземе возле них, на старых кирпичных и оштукатуренных стенах, бетонных поверхностях, в условиях как сильного так и слабого затенения и умеренного увлажнения. Чаще встречается в незначительном обилии, но по обрывистым берегам рек в континентальных районах, богатых известняками, иногда растет в большом количестве на протяжении многих километров.

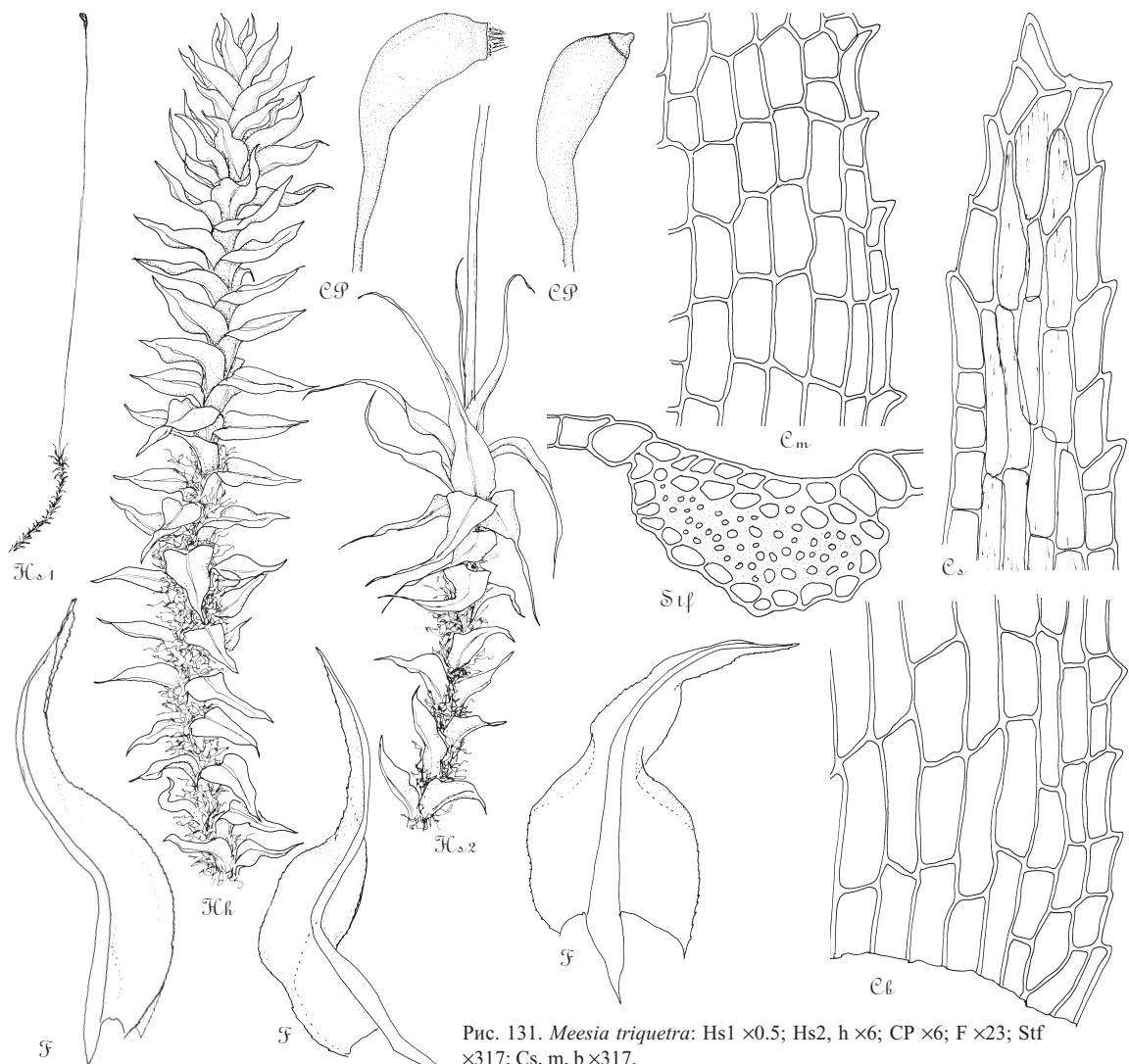


Рис. 131. *Meesia triquetra*: Hs1 $\times 0.5$; Hs2, h $\times 6$; CP $\times 6$; F $\times 23$; Stf $\times 317$; Cs, m, b $\times 317$.

**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 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 Evt Prm Sah Kur**

Вид часто встречается с коробочками и легко узнается по их грушевидной форме и лаковому блеску. Его легко узнать также по длинным листьям с узкой извилистой верхушкой с удлиненными клетками по краю (у *Ditrichum cylindricum* несколько похожего по форме листа клетки верхушки коротко прямоугольные). Иногда (в частности, в сырых местах среди густой травы), встречаются простертые или восходящие побеги с б. м. равными по длине, далеко расставленными листьями, кото-

рые можно принять за недоразвитые морфотипы каких-либо других мхов. В этом случае может оказаться полезным изучение аксиллярных волосков, имеющих малиновую окраску, наиболее интенсивную во второй сверху клетке, а также ризоидных клубеньков. *Archidium alternifolium* отличается от *Leptobryum* по более коротким и относительно более толстостенным клеткам листовой пластинки, а также по целиком гиалиновым аксиллярным волоскам.

Род 3. *Meesia* Hedw. — Меезия

Растения средних размеров до крупных, в б. м. густых дерновинках, с обильным ризоидным войлоком. Стебель без гиалодермиса или с фрагментарно развитым гиалодермисом, равномерно б. м. густо, 3- или многорядно облиственный. Листья прямо отстоящие или из б. м. прилегающего основания горизонтально отогнутые, яйцевидно-

ланцетные до ланцетных, тупые или заостренные; край цельный или пильчатый; жилка мощная, оканчивается в верхушке листа или немного ниже, на поперечном срезе с дифференцированным эпидермисом из более крупных клеток, иногда вторым рядом крупных клеток под центральным эпидермисом, и центральной частью, образованной стереидами и субстереидами; клетки вверху коротко или удлиненно прямоугольные, б. м. толстостенные, гладкие, к основанию длинее, в углах основания не дифференцированы. Однодомные, двудомные и многодомные. Перихиальные листья длиннее стеблевых, с более длинной и узкой верхушкой. Ножка очень длинная, 4–12 см. Коробочка удлиненно грушевидная, с длинной шейкой, слабо согнутая. Колечко не отпадающее. Зубцы экзостома короче эндостома, 1/5–1/2 его длины. Эндостом с мощно развитыми сегментами, низкой базальной мембраной, реснички короткие или отсутствуют. Споры крупные, 31–45(–56) μm .

В пределах рода наблюдается редукция экзостома, наиболее выраженная у *M. triquetra*, у которой экзостом выглядит как светло-оранжевая или белая мембра на в основании б. м. мощного эндостома. Экзостом при этом оказывается не разделенным, образуя единое кольцо, прирастающее к килям эндостома, местами рвущееся, сверху истончающееся и прирастающее к эндостому так, что часто верхнюю границу экзостома трудно определить. На сегментах вверху часто имеются выпуклые нарости, вероятно, представляющие материал экзостома, приросший к эндостому; сходные образования можно видеть и у *Amblyodon*.

Тип рода – *Meesia longiseta* Hedw. Род включает 7(–12) видов, широко распространенных в областях с холодным климатом как в Северном, так и в Южном полушарии. Название в честь Давида Мееза (D. Meese, 1723–1770), голландского садовника и ботаника.

1. Края листа плоские 2
- Края листа отвороченные 3
2. Листья трехрядные, из рыхло прилегающего основания горизонтально отстоящие или несколько назад отогнутые, килеватые; края листа ясно пильчатые от верхушки почти до основания; двудомный 1. *M. triquetra*
- Листья многорядные, прямо отстоящие, слабо килеватые; края листа цельные или на верхушке слегка пильчатые; однодомный 2. *M. longiseta*

3. Жилка занимает 1/5 ширины основания листа; коробочка на стадии рассеивания спор наклоненная до горизонтальной, устье обращено вбок или чуть книзу 3. *M. hexasticha*
- Жилка занимает 1/2–2/3 ширины основания листа; коробочка на стадии рассеивания спор в нижней половине и немного выше прямая, ближе к устью слабо согнутая, так что устье обращено вверх и вбок 4. *M. uliginosa*
- ◆
1. Leaf margins plane 2
- Leaf margins recurved 3
2. Leaves distinctly tristichous, more or less appressed at base, reflexed to horizontal above, strongly keeled; margins serrate; plants dioicous 1. *M. triquetra*
A widespread species in some Arctic regions. Rare in the boreal zone where it occurs in rich fens mixed with other rare and rapidly declining species such as *Paludella squarrosa*, *Cinclidium stygium*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Scorpidium revolvens*, and *Drepanocladus trifarius*. Conspicuously trifoliate leaves make this species immediately recognizable.
- Leaves not in apparent rows, erect-spreading, weakly keeled; margins entire or slightly serrulate near apices; plants autoicous 2. *M. longiseta*
Meesia longiseta is known from many Arctic and boreal regions of Russia, but most Russian records date from the 19th and early 20th centuries, while 21st century collections are known only from Urals. Its rapid rate of decline makes *M. longiseta* one of the most critically endangered rich fen species. However, it remains only moderately rare in Chukotka where it occurs in fens, wet tundras, swampy lake shores, and open *Larix* forests. Collections of *M. longiseta* commonly have sporophytes and the presence of very long setae in combination with distinctly curved capsules greatly help in recognizing the species.
3. Costae 1/5 width of leaf base; deoperculate capsules inclined to horizontal, curved, mouth facing somewhat downwards to horizontal 3. *M. hexasticha*
This is a rare species in Yakutia, Chukotka, and the Kola Peninsula (where it was only recently found). The leaves of *M. hexasticha* are rather similar in shape to those of *M. longiseta*, but they have recurved margins (in contrast the leaf margins of *M. longiseta* are plane). In addition the shorter setae (3–5(–8) cm vs. 5–10 cm) of *M. hexasticha* is helpful in distinguishing it from *M. longiseta* in the field.

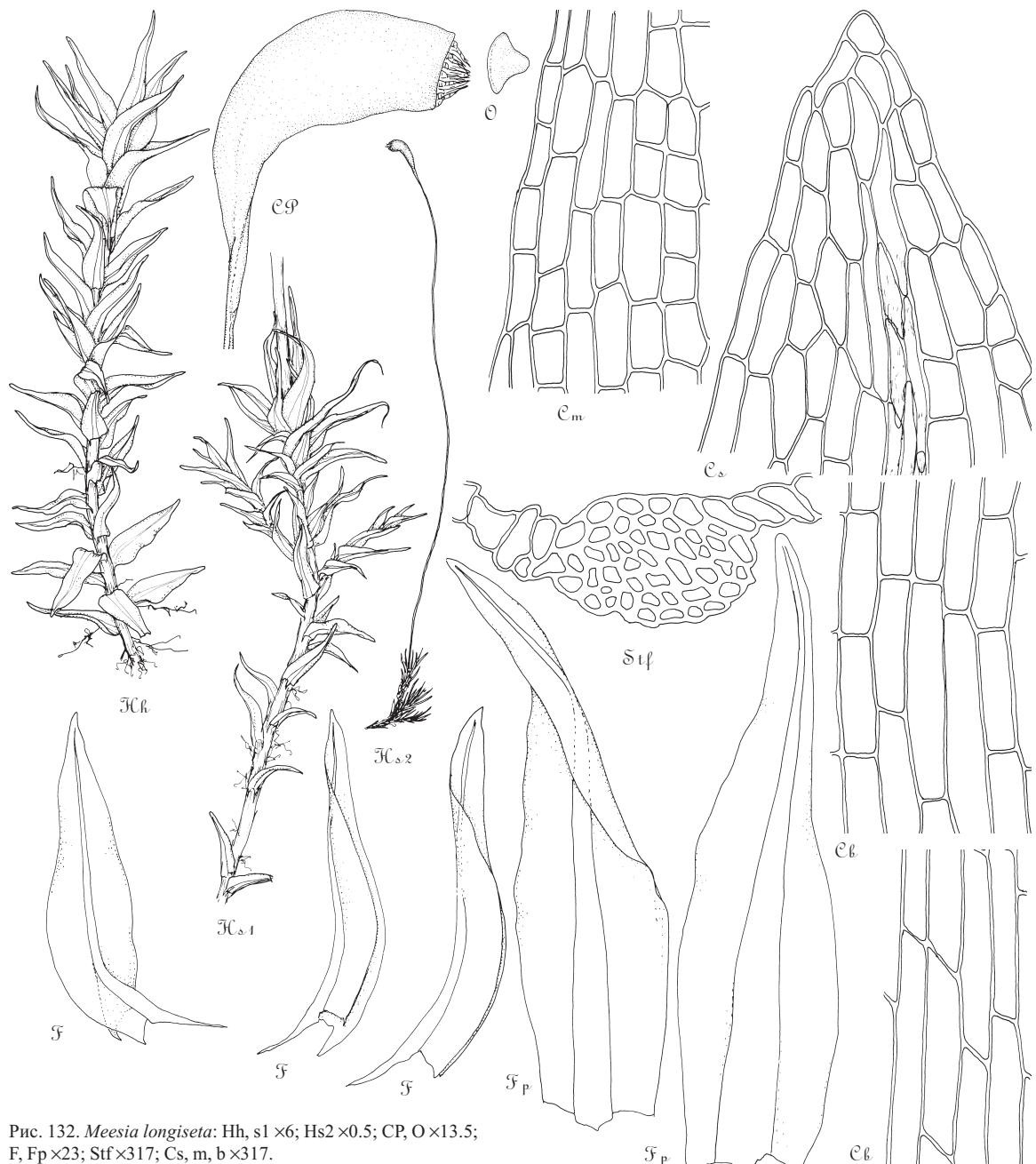


FIG. 132. *Meesia longiseta*: Hh, s1 ×6; Hs2 ×0.5; CP, O ×13.5; F, Fp ×23; Stf ×317; Cs, m, b ×317.

— Costae 1/2–2/3 width of leaf base; deoperculate capsules erect below, slightly curved above, mouth facing upwards to horizontal
..... 4. *M. uliginosa*

Messia uliginosa has the widest distribution in Russia of any species of the genus. It is a northern and mountain species often found in calcium-rich mires, associated with other rich fen species. It also is found on wet rock outcrops and cliffs near waterfalls. Populations of *M. uliginosa* appear to be fairly stable, although

the species has disappeared from some boreal regions, e.g., the species is known from the Moscow Province only by a single collection made in 1890.

1. ***Meesia triquetra* (L. ex Jolycl.) Ångstr., Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal., ser. 2 12: 357. 1844.**
— *Mnium triquetrum* L. ex Jolycl., Syst. Sex. Veg. 2: 749. 1803. — *Meesia trifaria* H.A. Crum, Steere & L.E. Anderson, Bryologist 68: 434. 1965. — **Меезия трехгранный.** Рис. 128 F–H; 131.

Растения в жестковатых, легко распадающихся дерновинках, зеленые или желто-зеленые, внизу бурые или черноватые. Стебель простой или слабо ветвящийся, 3–15 см дл., четко трехрядно облиственный. Листья сухие отстоящие, смято извилистые, влажные из рыхло прилегающего основания горизонтально отстоящие до слабо отогнувшихся, 2.0–3.5×0.8–1.3 мм, из широко яйцевидного основания узко треугольно-ланцетные, с резко килеватой, назад отогнутой верхушкой; край до основания пильчатый, плоский; жилка оканчивается в верхушке листа, в наиболее широкой части листа менее 1/10 его ширины; клетки вверху прямоугольные, 17–40×12–19 μm , умеренно толстостенные, в основании удлиненно прямоугольные, 50–100×15–25 μm . Двудомный, спорофиты довольно редко. Перихециальные листья крупнее стеблевых, до 5 мм дл. Ножка до 12 см. Коробочка около 4 мм дл. Зубцы экзостома около 1/5 длины эндостома, очень тонкие, снаружи гладкие; эндостом с низкой базальной мембраной и сильными прямостоячими сегментами, без ресничек. Споры 30–40 μm .

Описан из Европы. Широко распространенный в Арктике вид, встречающийся также на минеротрофных болотах в северной части boreальской зоны, а южнее – в горах (на болотистых участках) до Пиренеев, Балкан, стран Закавказья, северо-востока Китая и Внутренней Монголии, в Северной Америке от высокой Арктики, включая Гренландию, до 40–45° северной широты; одна находка известна в высокогорьях Новой Гвинеи. В России *M. triquetra* распространена в Арктике, особенно на севере Сибири, где является содоминантом осоково-пушищевых болот со *Scorpidium scorpioides*. Раньше встречалась в европейской части России южнее, вплоть до лесостепной зоны, однако начиная уже с подзоны средней тайги была редким видом; кроме того, в первой половине XX века большинство ее местообитаний – минеротрофных болот, отличающихся высокой хозяйственной ценностью торфа, было осушено и разработано, так что в настоящее время вид сохранился лишь на немногих охраняемых болотах (где растет с видами *Scorpidium*, *Paludella*, *Cinclidium*, *Tomentypnum*). На территории Западно-Сибирской низменности, несмотря на высокую степень ее заболоченности, *M. triquetra* – редкий вид, что связано с ее потребностью в б. м высоком содержании кальция, который на песчаной равнине редко оказывается в достаточном количестве. Восточнее, в зоне вечной мерзлоты, вид более част, хотя присутствует далеко не во всех локальных флорах. Немногие находки есть на Кавказе (б. ч. в лесном поясе), на Алтае (в высокогорьях, до 2700 м, и предгорьях), а также он доходит до самого юга Приморского края, откуда имеются споры начала XX века.

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 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 Sal Kur

Вид легко узнать по жестким, выраженно трехрядным листьям и яркой желто-зеленой окраске растений.

2. Meesia longiseta Hedw., Sp. Musc. Frond. 173.

1801. — Меезия длинноножковая. Рис. 128 E; 132.

Растения в умеренно рыхлых дерновинках, желто- или буровато-зеленые. Стебель слабо ветвящийся, 1.5–2(–5) см дл., многорядно облиственный (в строгом смысле листорасположение восьмиядное, но ряды четко не выделяются). Листья сухие извилистые, влажные от прямо до горизонтально отстоящих, 2–3×0.5–1 мм, продолговато-яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, постепенно заостренные, на верхушке острые или туповатые, слабо килеватые, б. м. низбегающие, особенно на расставленно облиственных частях побегов; край цельный, плоский; жилка оканчивается ниже верхушки листа, в наиболее широкой части листа около 1/7 его ширины; клетки в верхней части листа 15–30×12–18 μm , в основании удлиненно прямоугольные, 50–100×13–20 μm , везде умеренно толстостенные. Обоеполый, спорофиты часто. Перихециальные листья крупнее стеблевых, до 4–5 мм дл. Ножка 5–10 см. Коробочка около 4 мм дл. Зубцы экзостома вдвое короче эндостомы; эндостом с очень короткими ресничками. Споры 31–45 μm .

Описана из Европы. Известна из Северной и Центральной Европы, из Украины, северо-восточного Китая. В Северной Америке более широко распространена на севере, проникая к югу на западе до Калифорнии, а на востоке до Индианы. В большинстве районов сокращает свою численность; включена в Красную Книгу мхов Европы. В средней полосе европейской части России известна преимущественно из северных областей, причем почти во всех – по единичным сборам XIX и начала XX века. Нечаста и на севере европейской части России, и в большинстве районов Сибири; несколько более обычна только в Чукотском регионе. Единичные находки известны из более южных районов вплоть до Забайкалья и юга Приморья. Растет на минеротрофных болотах, в тундрах, кочкарниках, по берегам озер, в разреженных лиственничниках.



Рис. 133. *Meesia hexasticha*: Hh1 $\times 3.2$; Hh2 $\times 7$; Hs, CP $\times 14$;
F, Fp $\times 25$; Stf $\times 317$; Cs, m, b $\times 256$.

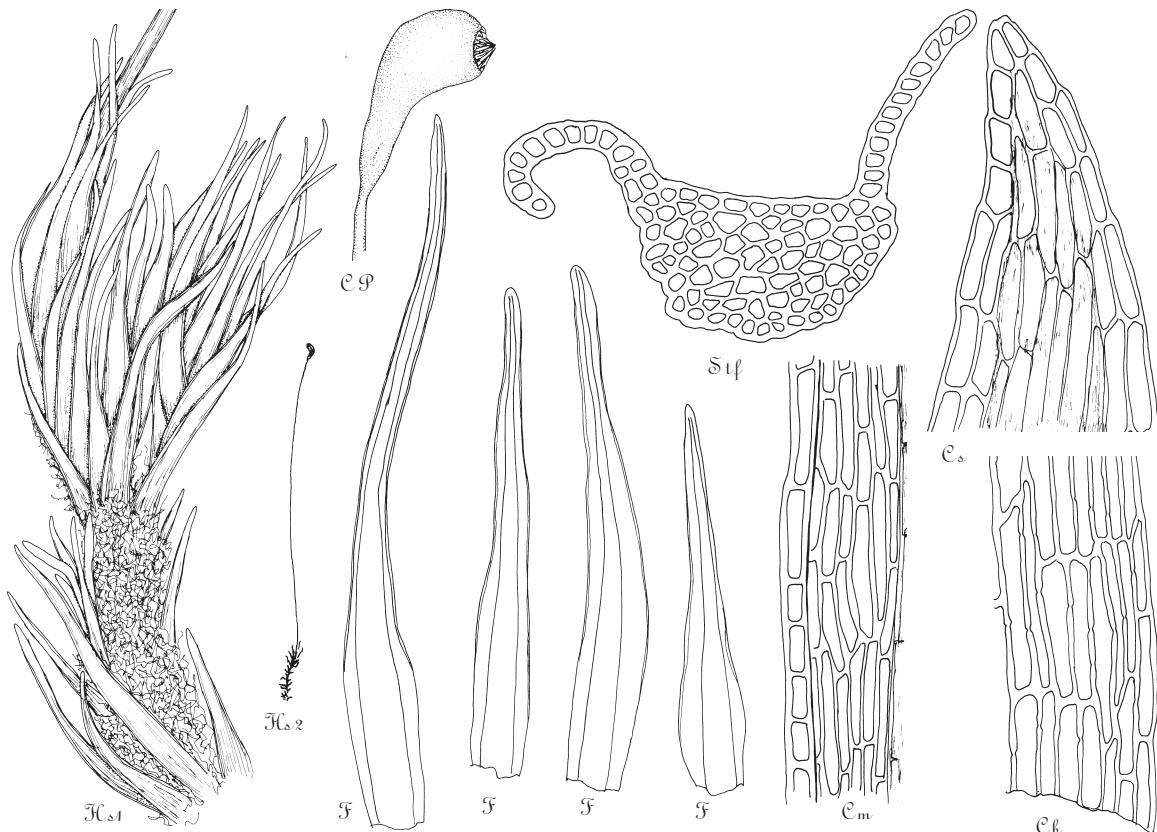


Рис. 134. *Meesia uliginosa*: Hs1 ×15; Hs2 ×0.75; CP ×15; F ×25; Stf ×317; Cs, m, b ×317.

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 Krm Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn
Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm Irm Yc Yyl Yal Khn Kks Kam Kom
Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk
Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Прямые листья отличают этот вид от *M. triquetra*, узкая жилка – от *M. uliginosa*, отвороченный край и очень длинная ножка – от *M. hexasticha*.

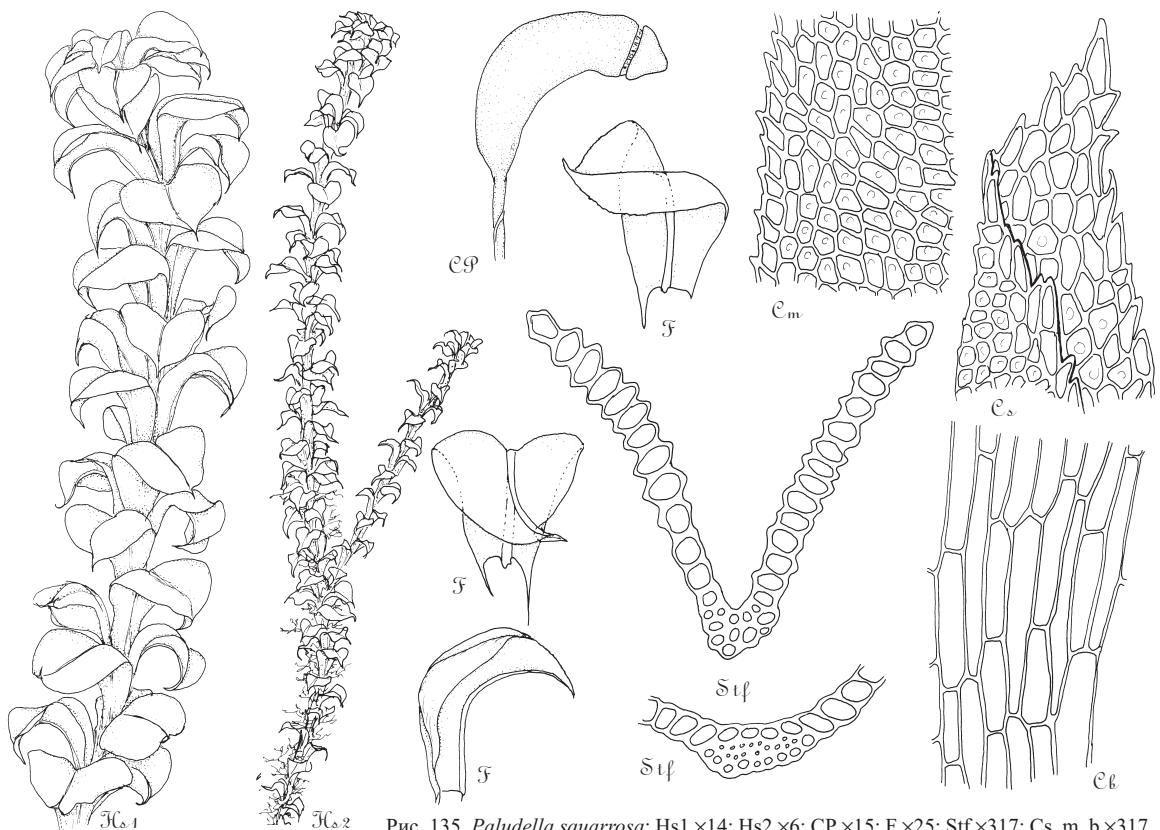
3. *Meesia hexasticha* (Funck) Bruch, Flora 9: 163, f. 165. 1826. — *Diplocomium hexastichum* Funck, Deutschl. Moose (Funck) 43. 1820. — **Меезия шестириядная**. Рис. 133.

Растения в умеренно рыхлых дерновинках, желто- или буровато-зеленые. Стебель довольно сильно вильчато ветвящийся, 2–3(–6) см дл., пятирядно облиственный. Листья сухие извилистые, влажные прямо отстоящие, 2–3×0.4–0.7 мм, продолговато-яйцевидные до ланцетных, постепенно заостренные, на верхушке тупые, килеватые, низбегающие; край отворочен почти до самой верхуш-

ки, цельный; жилка оканчивается немного ниже верхушки листа, в наиболее широкой части листа 1/5–1/7 его ширины; клетки в верхней части листа 15–30×13–16 мкм, умеренно толстостенные, в основании удлиненно прямоугольные, 30–60×13–20 мкм. Однодомный, гинецеи и андроцеи на верхушках разных побегов одного и того же растения, спорофиты часто. Перихециальные листья крупнее стеблевых, до 5 мм дл. Ноцка 3–5(–8) см. Коробочка 2–4 мм дл. Зубцы экзостома втрое–четверо короче эндостома; эндостом с очень короткими ресничками. Споры 35–53 мкм.

Описана из Германии. *Meesia hexasticha* распространена в Европе от Франции и Исландии до Беларуси, Латвии, Эстонии, Финляндии; хотя она и встречается близ границ России, но очень редка в сопредельных странах. Кроме того, есть находки вида на Чукотке и в Якутии. Растет на открытых минеротрофных болотах в зоне вечной мерзлоты со *Scorpidium scorpioides*, *Meesia triquetra*, *Cinclidium stygium* и др.

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

Рис. 135. *Paludella squarrosa*: Hs₁×14; Hs₂×6; CP×15; F×25; Stf×317; Cs, m, b×317.

YG Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI **Chw** Chc Chs Chb
Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol **YvI** Yko Mg Kkn
Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm Irn Yc **YvI** Yal Khn Kks Kam Kom
Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk
Am Khm Khs Evt Prm Sah Kur

Внешне *M. hexasticha* больше всего похожа на *M. longiseta*: она не имеет ни четко выраженной трехрядности, свойственной *M. triquetra*, ни прямых на большей части своей длины коробочек, как у *M. uliginosa*. От *M. longiseta* она отличается листьями с отвороченными краями и более короткими зубцами экзостомы; от *M. uliginosa* – относительно узкой жилкой, которая на срезе не имеет дифференциации на более крупные клетки центральной части и более мелкие клетки эпидермиса.

4. *Meesia uliginosa* Hedw., Sp. Musc. Frond. 173. 1801. — Меезия топяная. Рис. 128 А–Д; 134.

Растения в густых или плотных дерновинках, темно- или буровато-зеленые. *Стебель* довольно сильно вильчато ветвящийся, 1–2 см дл., многоядно облиственный (в строгом смысле листорасположение восемьядное, но ряды четко не выделяются). *Листья* во влажном и сухом состоянии прямо отстоящие или прилегающие, 2–3×0.3 мм, продолговато- или линейно-ланцетные, тупо закругленные или коротко заостренные, не низбегаю-

щие, вверху желобчатые; край цельный, почти до верхушки отвороченный; *жилка* мощная, оканчивается ниже верхушки, в основании 1/2–2/3 ширины листа; *клетки* в верхней части листа 15–30×10–13 μm , толстостенные, в основании удлиненно прямоугольные, 30–90×10–15 μm . *Многодомный* (двудомный, но иногда однодомный или обоеполый с дополнительными андроцеями на том же растении), спорофиты часто. *Перихециальные листья* несколько длиннее стеблевых, до 4 мм дл. *Ножка* 2–7 см. *Коробочка* 2–4 мм дл. *Зубцы экзостома* вдвое короче эндостомы. *Споры* 31–50(–56) μm .

Описана из Центральной Европы. Широко распространена в Европе, от Штирибергена до Пиренейского и Балканского полуостровов, в горах – на юг до стран Закавказья; в Азии – до горных районов Киргизии, северо-западного и северо-восточного Китая, Монголии; в Северной Америке – от Арктики до 40–45° северной широты; указывается для Огненной Земли. В России *Meesia uliginosa* встречается чаще других видов рода, поскольку помимо болот, особенно кочкарных, на которых она встречается на севере, вместе с другими видами рода, она также довольно обычна на сырьих скалах, на которых другие виды *Meesia* не растут. Ее можно встретить у водопадов, на скалах с сочашейся водой

(часто с видами *Orthothecium*, *Cyrtomnium*, *Plagiobryum zieri*), в сырьих нишах, на каменных осыпях на мелкоземе. В России, таким образом, она встречается в большинстве регионов, где имеются выходы не слишком кислых пород. В зоне вечной мерзлоты растет на болотах среди мхов, в аридных высокогорьях Алтая (например, на Курайском и Северо-Чуйском хребтах в примонгольской части Алтая) – на почве в высокогорных кобрезиевниках. Нередко встречается как в горных, так и в равнинных тундрах.

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 Krm Tas Ev **Yol Yyi** Yko Mg Kkn

Sve Krg **Tyu** Om **Nvs To Krm** Ivn **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 легко узнать по ригидным листьям с очень широкой жилкой и отвороченным краем и по слабо наклоненным коробочкам на сравнительно длинной ножке.

Род 4. *Paludella* Brid. — Палюделла

Растения крупные, в б.м. густых дерновинках, иногда разрастающиеся обширными покровами, темно- или буровато-зеленые, густо войлочные, так что в нижней части побега из ризоидного войлока выдаются только верхушки листьев. *Стебель* без гиалодермиса, равномерно пятирядно густо облиственный. *Листья* в сухом и влажном состоянии одинаковые, из прямого основания далеко назад отогнутые, широко яйцевидно-ланцетные, заостренные, с б. м. острым, несколько оттянутым кончиком, килеватые, длинно низбегающие; край обычно почти до основания часто и остро пильчатый от мамиллозно выступающих клеток; в нижней половине узко отогнутый; жилка тонкая, исчезает в верхушке листа, на поперечном срезе вверху из однородных клеток, ниже со слабо дифференцированным эпидермисом из более крупных клеток; *клетки пластинки* вверху округлые или неправильно многоугольные, б. м. толстостенные, с обеих сторон и на дорсальной стороне жилки мамиллозные, ниже середины гладкие, прямоугольные, крупные, в углах иногда буроватые до ярко-бурых. *Двудомный. Перигониальные и перихеиальные листья* заметно длиннее стеблевых, звездчато распространенные, с краем, широко отвороченным почти до верхушки. *Коробочка* на длинной тонкой красной ножке, продолговато-яйцевидная, слабо согнутая, с короткой шейкой. *Крышечка* коническая, туповатая. *Колечко* двурядное, фрагментарно отпадающее. *Экзостом* немногого короче

эндостома, внизу снаружи папиллозный; базальная мембрана эндостома низкая, сегменты узкие, узко перфорированные, реснички отсутствуют или очень короткие. *Споры* средних размеров.

Тип род – *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid. Род включает один вид. Название от *paludosus* – болотный (лат.), что отражает экологию вида.

♦ Rigid plants with broadly acute, keeled and strongly squarrose leaves make this species recognizable in the field. It usually grows in rich fens. Populations of *Paludella* appear to be stable in the northern taiga and Arctic regions, but as with other rich fen species, *Paludella* is rapidly declining in boreal areas. *Paludella* is eclectic in its habitat preferences, e.g., above timber-line in xeric areas of the Altai the species forms pure carpets on creek gravelly bars, while in forest zones it is a rich-fen species.

1. *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid., Muscol. Recent. Suppl. 3: 72. 1817. — *Bryum squarrosum* Hedw., Sp. Musc. Frond. 186, pl. 44, f. 6–11. 1801.

— **Палюделла оттопыренная.** Рис. 127 Б, Д, Е; 135.

Стебель 5–15 см дл. *Листья* 1.5–2.0×0.7–0.9 мм, клетки вверху 10–12 μm , в основании 40–60×12–14 μm . *Ножка* 3–5 см дл., слабо извилистая. *Коробочка* 2–3 мм дл. *Споры* 15–22 μm .

Описана из Германии и Швеции. Широко распространена по всей Арктике и подзоне северной тайги, особенно в районах с б. м. карбонатными почвами. Южнее встречается до Центральной Европы, Средней Азии, Монголии, северных районов Китая и Японии, в Северной Америке – до Колорадо. В России растет б. ч. на минеротрофных болотах, становясь более редкой к югу, но отдельные находки известны вплоть до Кавказа (Теберда) и юга Приморья. Как и многие другие виды, связанные с минеротрофными болотами, быстро сокращает свою численность в лесной зоне, но в северной тайге и Арктике его популяции пока стабильны. В некоторых районах вид встречается и в других типах местообитаний: например, в аридных районах Юго-Восточного Алтая, выше границы леса, он образует обширные чистые ковры на галечниках вдоль небольших речек, и в таких же местообитаниях встречается местами и в Магаданской области.

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 Krm Tas Ev **Yol Yyi** Yko Mg Kkn

Sve Krg **Tyu** Om **Nvs To Krm** Ivn **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**

Paludella squarrosa имеет очень характерный внешний вид благодаря далеко назад отогнутым листьям.