

ISSN 0568-5435

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

ACADEMIA SCIENTIARUM ROSSICA
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

ТОМ 45

NOVITATES SYSTEMATICAE
PLANTARUM NON VASCULARIUM

TOMUS XLV



Товарищество научных изданий КМК
Санкт-Петербург — Москва 2011

А. Д. Потёмкин

A. D. Potemkin

СЕМЕЙСТВО METZGERIACEAE (MARCHANTIOPHYTA)
В РОССИИ

THE FAMILY METZGERIACEAE (MARCHANTIOPHYTA)
IN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Лаборатория лишенологии и бриологии
197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2
Potemkin_alexey@mail.ru

Семейство *Metzgeriaceae* представлено в России 1 родом *Metzgeria*. Приводится полное детальное описание рода *Metzgeria* как основа для его рассмотрения в широком смысле, включая *Apometzgeria*. Впервые выполнено сравнительное таксономическое исследование видов рода *Metzgeria*, известных из России и с сопредельных территорий (*M. conjugata*, *M. furcata*, *M. leptoneura*, *M. pubescens*, *M. temperata*, *M. violacea*): приведены характеристика и иллюстрация их важнейших диагностических признаков, составлены описания этих видов, дихотомический и политомический ключи для их определения; обобщены данные по их экологии и распространению в России и в мире.

Ключевые слова: *Metzgeria*, Евразия, Россия, таксономия, экология, распространение.

The family *Metzgeriaceae* is represented in Russia and adjacent territories by the genus *Metzgeria*. Complete description of the genus *Metzgeria* as a basis for its broad circumscription (incl. *Apometzgeria*) is provided. Taxonomic study of the species of the genus *Metzgeria* known from Russia and adjacent territories (*M. conjugata*, *M. furcata*, *M. leptoneura*, *M. pubescens*, *M. temperata*, *M. violacea*) is carried out for the first time. Characterization and illustration of important diagnostic characters of abovementioned species, keys (dichotomic and polytomic) to these species, data on their ecology and distribution in Russia and worldwide are provided.

Keywords: *Metzgeria*, Eurasia, Russia, taxonomy, ecology, distribution.

Семейство *Metzgeriaceae* представлено в России 1 родом *Metzgeria* Raddi s. l. Род описан G. Raddi в 1818 г. (Raddi, 1818). В долиненевской номенклатуре виды *Metzgeria* относились к родам *Lichen* Ray (1696 г.), *Lichenastrum* Dill. (1718), *Muscus* Vuxb. (1721), *Hepatica* Vaill. (1723), *Ulva* Dill. (1724), *Marsilia* Mich. (1729), *Jungermannia* L. (с 1737 г.) (см.: Lindberg, 1877).

Род *Metzgeria* объединяет мелкие слоевищные печеночники с узкими линейными (0.3–1.5(2–3) мм шир.) обычно вильчато или моноподиально, редко перисто ветвящимися слоевищами, в прижизненном состоянии б. м. зеленые, без вторичной пигментации, с резко

отграниченным срединным ребром и развивающимися на брюшной стороне срединного ребра на укороченных интеркалярных ветвях гаметангиями.

В роде *Metzgeria* различают около 100 видов, большинство из которых распространено в Южной Америке (Frye et al., 2009). Некоторые авторы, принимающие узкую концепцию вида, оценивают видовое разнообразие *Metzgeria* в 200 видов (Kuwahara, 1978a; Masuzaki et al., 2010), что представляется завышенным. В настоящее время с территории России известно 5 видов, еще один вид может быть найден на юге Дальнего Востока.

Данные о видах рода *Metzgeria* в отечественной литературе были очень разрозненны. В большинстве работ указаны один или два вида рода: *M. furcata* и *M. pubescens* (как *Apometzgeria pubescens*), — и только во флоре печеночных и сфагновых мхов Украины приведены описания 4 видов: *M. furcata*, *M. conjugata*, *M. pubescens* (как *Apometzgeria pubescens*) и *M. violacea* (как *M. fruticulosa*) (Зеров, 1964). Характеристика видов, известных в настоящее время для России, приводилась в 5 томе монографии R. M. Schuster (1992) «The Hepaticae and Anthocerotae of North America». Однако таксономическая обработка этой группы на материале как из России, так и с сопредельных территорий отсутствует.

Целью настоящей работы является описание рода *Metzgeria* и его представителей, встречающихся на территории России, приведение ключей для определения видов рода, известных из России и с сопредельных территорий, описание, оценка и иллюстрация важнейших дифференциальных признаков видов.

Несмотря на то что семейство *Metzgeriaceae* неоднократно исследовалось монографически (Lindberg, 1877; Evans, 1910; Kuwahara, 1958, 1966, 1978a; Schuster, 1992; Paton, 1999; So, 2002, 2003, 2004; и др.), в понимании объема родов все еще существуют серьезные разногласия. В настоящее время к *Metzgeriaceae* относят от 3 (*Metzgeria* [incl. *Apometzgeria*, *Austrometzgeria*], *Steeereella* Kuwah., *Vandiemenia* Hewson) до 5 родов (*Metzgeria*, *Apometzgeria* Kuwah., *Austrometzgeria* Kuwah., *Steeereella*, *Vandiemenia*) (ср.: Frye et al., 2009; Crandall-Stotler et al., 2009a, b; Masuzaki et al., 2010). В настоящей работе принята широкая концепция рода *Metzgeria*, с включением в его состав рода *Apometzgeria* — точка зрения, поддерживаемая последними таксономическими и молекулярными исследованиями (Schuster, 1992; So, 2003; Crandall-Stotler et al., 2009b; Masuzaki et al., 2010; Fuselier et al., 2011). В связи с тем, что род *Austrometzgeria* не представлен во флоре, его статус не рассматривается.

Проблемы таксономии *Metzgeriaceae* обусловлены высоким видовым разнообразием рода *Metzgeria*, широким распространением вегетативного размножения, двудомностью и преимущественной стерильностью большинства видов. Многие признаки видов рода *Metzgeria* являются количественными¹, и в связи с этим оценка всех признаков рода затруднена. Во многих случаях неясно, имеем ли мы дело с переменным количественным признаком или со стабильным проявлением качественного признака. В такой ситуации особое значение приобретает характеристика и оценка дифференциальных таксономических признаков, которые подразделяются ниже на габитуальные, заметные при небольшом увеличении и важные при первичном анализе материала, и микроскопические. Описание таксономических признаков *Metzgeria* приводилось в работах Y. Kuwahara (1958, 1966, 1978a), подвергшихся серьезной критике и переоценке R. M. Schuster (1992). Следует подчеркнуть, что, как отмечал Schuster (1992), для оценки проявления каждого признака недостаточно изучения отдельных слоевищ. Желательно исследование обширного материала с хорошо развитыми слоевищами. Особое внимание следует уделять выявлению в собранном материале фертильных слоевищ и установлению характера разделения полов.

Габитуальные признаки

1. Распределение ризоидов и гомологичных им структур (щетинок²) по поверхности слоевища. У *Metzgeria pubescens* многочисленные щетинки развиваются на дорсальной и вентральной поверхности слоевища и придают растениям характерный «войлочный» вид (рис. 2, 1–2; табл. I, 3–5; II, 13–14). У остальных представленных во флоре видов рода щетинки на дорсальной поверхности слоевища обычно не отмечались. Однако, как указывал Kuwahara (1978a: 369), иногда наблюдается образование волосков на дорсальной поверхности слоевища, когда слоевище так сильно скручено, что его дорсальная поверхность обращена к субстрату, и когда слоевища растут, налегая друг на друга. Развитие отдельных щетинок на дорсальной поверхности слоевища описано и проиллюстрирова-

¹ Например, число рядов дорсальных, вентральных и сердцевинных клеток срединного ребра слоевища; ширина крыла слоевища; размер клеток крыла слоевища; величина слизевых папилл, прикрывающих точку роста; диаметр ножки коробочки; степень развития и распространение щетинок по поверхности слоевища.

² Под щетинками в настоящей работе понимаются ограниченные в росте ризоидоподобные структуры, развивающиеся у видов рода *Metzgeria* вдоль краев, срединного ребра и на поверхности слоевища.

но Schuster (1992: figs. 887: 5, 6, 9; 898: 3) для *M. conjugata* и американской разновидности *M. furcata* — var. *setigera* R. M. Schust., а также отмечено для *M. conjugata* в ходе настоящего исследования (22.07.1991 Ignatov, LE).

2. Загиб краев крыла слоевища. Края крыла слоевища у *M. furcata* в увлажненном состоянии обычно распростерты по субстрату, видны при рассматривании слоевища с дорсальной стороны и б. м. параллельны друг другу (табл. I, 2; II, 12). У остальных рассматриваемых видов они преимущественно б. м. обращены к субстрату и не видны при рассматривании слоевищ с дорсальной стороны. У *M. leptoneura* крылья наиболее сильно загибаются на брюшную поверхность слоевищ, иногда практически охватывают срединное ребро с брюшной стороны и почти соприкасаются отходящими от краев длинными щетинками (табл. I, 6–8; II, 11). При этом растения могут приобретать червеобразный облик.

Загиб краев слоевища на брюшную сторону, по-видимому, представляет собой адаптацию, направленную на удержание влаги под слоевищем, обеспечивающей возможность оплодотворения и успешного развития спорофита на укороченных и скрытых под поверхностью слоевища генеративных ветвях. Этот признак характерен для *M. leptoneura*, *M. conjugata*, *M. violacea* и в значительно меньшей степени для *M. temperata*, но не свойствен большинству фенотипов наиболее широко распространенной и полиморфной *M. furcata*, у которой этот признак если и проявляется, то обычно слабо и только в сухом состоянии (некоторые исключения отмечены для некоторых дальневосточных образцов, условно отнесенных к *M. furcata*, например 08.09.2010 Андреева, LE).

В случае сильной загнутои крыльев слоевища на брюшную сторону срединное ребро не касается субстрата. В результате на брюшной поверхности ребра и краев таких слоевищ не развиваются типичные ризоиды, а формируется «щеточка» из укороченных ризоидов — щетинок, служащих для удерживания капиллярной влаги близ срединного ребра. Если отдельные участки таких слоевищ плотно прижаты к субстрату и уплощены, развитие щетинок на них обычно подавляется, но могут образовываться более длинные или укороченные и разветвленные на концах ризоиды.

3. Окраска слоевищ. Несмотря на то что вторичная пигментация клеточных стенок у *Metzgeria* отсутствует, оттенки зеленой окраски различны, причем один и тот же вид иногда может иметь окраску как темно-зеленую, так и светло-зеленую до желтовато-зеленой и серовато-зеленой. Объяснить эти различия условиями произрастания не

всегда удается. Иногда формы одного вида с разной окраской произрастают рядом друг с другом (например, *M. furcata*, Kotkova 081-1, LE). После высыхания слоевища утрачивают прижизненную окраску. Большинство видов становятся желтовато-зелеными, а после размачивания иногда бесцветными. *M. leptoneura* после высыхания может становиться коричневой. Специфическая синяя окраска, напоминающая окрашивание чернилами или метиленовым синим, характерна среди исследованных видов только для *M. violacea* и проявляется только после длительного высыхания растений (обычно более 2 месяцев), но не во всех случаях (Paton, 1999) и может исчезать после интенсивного размачивания слоевищ (Kuwahara, 1978a: 371).

4. Форма верхушки слоевища определяется характером роста крыльев относительно срединного ребра. У *M. conjugata* крылья нередко опережают рост срединного ребра, формируя таким образом б. м. отчетливую выемку на верхушке слоевища (табл. I, 1). У остальных российских видов и у *M. leptoneura* выемка на верхушке слоевища обычно не формируется. Характерной чертой *M. leptoneura* является капшоновидный загиб краев слоевища на верхушке (табл. I, 8). Верхушка слоевища в результате выглядит суженной. Края слоевища иногда могут слабо загибаться на верхушке и у *M. conjugata*, отличающейся обычно более широкой и выемчатой верхушкой слоевища, и у *M. violacea* на ветвях слоевища, не вытянутых в почкующиеся флагеллы.

5. Развитие выводковых тел характерно для большинства известных из России видов рода, кроме *M. conjugata*. Несмотря на то что для *M. pubescens* отмечается отсутствие вегетативного размножения, в ходе настоящего исследования у этого вида обнаружены легко обламывающиеся мелкие вентральные интеркалярные ветви на брюшной поверхности срединного ребра слоевища (09.08.2007 Урбанавичюс, Урбанавичене, LE).

6. Место развития выводковых тел может быть различным. У *M. furcata* и *M. leptoneura* они формируются вдоль краев слоевища и на вентральной поверхности срединного ребра, у *M. temperata* — вдоль краев на утонченных верхушках слоевища, а у *M. violacea* не только вдоль краев, но и на срединном ребре утонченных верхушек слоевища.

7. Волнистость крыла слоевища. Этот признак наиболее характерен для ряда фенотипов *M. pubescens*, хотя некоторые формы *M. conjugata* со слабо загнутыми на брюшную сторону краями слоевища могут иметь б. м. волнистые крылья, что отмечалось и при первоописании этого вида (Lindberg, 1877).

8. Развитие щетинок и/или ризоидов по краю, на брюшной поверхности крыла и срединного ребра слоевища. Развитие ризоидов на брюшной поверхности крыла, отмечавшееся как диагностическая черта некоторых видов (например, как отличие *M. conjugata* от *M. leptoneura*), наблюдалось у изученных растений редко и поэтому не может использоваться как диагностический признак при анализе российского материала. Вместе с тем, степень развития ризоидов и щетинок подвержена сильной внутривидовой изменчивости и зависит, по-видимому, от влажности (в том числе и атмосферной!) местобитаний вида и контакта брюшной поверхности крыла слоевища с субстратом. В связи с этим при оценке таксономического значения этих признаков следует учитывать условия произрастания видов. Нередко отдельные краевые щетинки могут преобразовываться в ризоиды (табл. II, 9) и укореняться.

Для большинства изученных фенотипов *M. conjugata* и провизорного для флоры России вида *M. leptoneura* характерно развитие «щечочки» из коротких прямых (у *M. conjugata* — табл. II, 7) или серповидно изогнутых (у *M. leptoneura*) щетинок вдоль всей брюшной поверхности срединного ребра слоевища, способствующей удержанию капиллярной влаги, а не фиксации растения на субстрате (см. также «Микроскопические признаки», п. 8). У других представленных во флоре видов рода не наблюдается упорядоченного развития щетинок на всей брюшной поверхности срединного ребра, хотя иногда местами ризоиды или щетинки могут быть обильно развиты, что наблюдалось, в частности, у *M. violacea* (табл. II, 1).

9. Форма выводковых тел. У *M. furcata* и *M. leptoneura* сформированные выводковые тела б. м. языковидные, напоминающие ювенильные слоевища, а у *M. temperata* и *M. violacea* — б. м. дисковидные (табл. III, 4–8).

Микроскопические признаки

1. Число дорсальных рядов наружных клеток срединного ребра (рис. 1; 2). Изучение этого и следующего признака следует проводить *на поперечном срезе срединного ребра, выполненном выше разветвления слоевища, на значительном расстоянии от места его последующего ветвления.* Такой выбор места среза объясняется наименьшей изменчивостью структуры срединного ребра вдали от разветвлений слоевища. При приближении к месту разветвления число эпидермальных клеток срединного ребра увеличивается даже у видов с высокоспециализированным строением срединного ребра, как, например, *M. leptoneura*.

У рассматриваемых видов рода *Metzgeria*, кроме *M. pubescens*, число рядов дорсальных клеток срединного ребра в средней части слоевища обычно 2, близ мест разветвления может увеличиваться до 5, а на восходящих почкующихся верхушках у *M. violacea* их не менее 3–6. У *M. pubescens* число рядов дорсальных наружных клеток срединного ребра не менее (4)6 (см. также: Masuzaki et al., 2010: figs. 4, 6, 7).

2. Число вентральных рядов наружных клеток срединного ребра (рис. 1; 2) — опорный признак для дифференциации рассматриваемых видов рода. По указанному признаку исследованные виды различаются следующим образом:

2(3) ряда — *M. leptoneura*, *M. temperata*;

2–4 ряда — *M. furcata*, *M. violacea*, *M. conjugata*;

(4)6–12(16), редко более (до 26) рядов — *M. pubescens*.

Кроме того, на восходящих почкующихся ветвях у *M. violacea* срединное ребро утолщается и имеет обычно 3–6 рядов вентральных эпидермальных клеток.

3. Дифференциация наружного слоя клеток срединного ребра. Наружные клетки срединного ребра обычно значительно крупнее внутренних и имеют более тонкие стенки. Это б. ч. отчетливо выражено у всех рассматриваемых видов, кроме большинства фенотипов *M. pubescens*. У *M. pubescens* наружные клетки срединного ребра обычно почти не отличаются от внутренних по размерам, хотя нередко имеют несколько более тонкие стенки. Редко внутренние клетки срединного ребра у *M. pubescens* равномерно утолщены (рис. 2, 3–4).

4. Ширина срединного ребра. Наиболее широкое срединное ребро, до 350 мкм, характерно для *M. pubescens*. Наиболее узкое срединное ребро отмечено у *M. violacea*, 40–75 мкм (до 110 мкм близ разветвлений), несколько шире оно у *M. furcata* (80–100 мкм), у остальных рассматриваемых видов ширина срединного ребра обычно варьирует от 80 до 120 мкм.

5. Ширина дорсальных эпидермальных клеток срединного ребра подвержена значительной изменчивости, как и величина клеток крыла слоевища. Вместе с тем, ширина дорсальных эпидермальных клеток срединного ребра у изученных растений *Metzgeria furcata* и *M. violacea* б. ч. не превышает 40 мкм [(20)30–40(50) и 20–30(37) мкм соответственно], а у остальных рассматриваемых видов, кроме *M. pubescens*, обычно варьирует в диапазоне (30)40–55 мкм.

6. Число горизонтальных слоев внутренних клеток срединного ребра (рис. 1; 2) — (2)3–4(5) у всех видов, кроме *M. pubescens*, у которой число слоев обычно 5–7(9), но у мелких форм этого вида

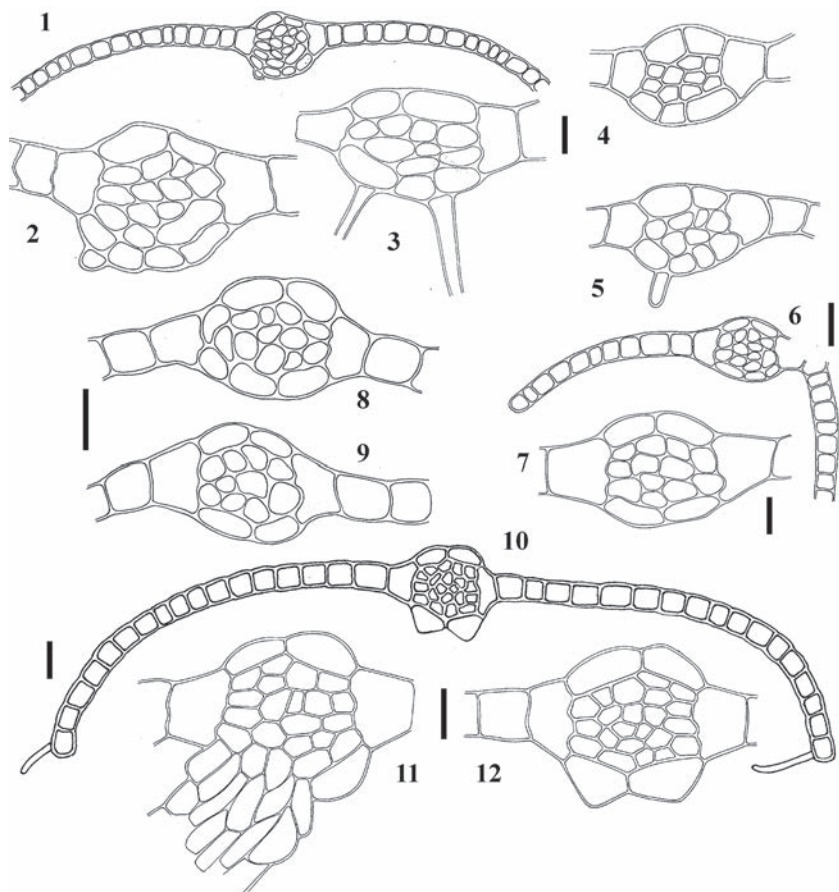


Рис. 1. Поперечные срезы срединного ребра слоевища видов подрода *Metzgeria*.

1–3 — *M. conjugata*: 1, 2 — с 02.07.2006 Nyushko, LE, 3 — с H-SOL 2599 08; 4, 5 — *M. furcata*: — с 29.07.2004 Дулин, LE; 6, 7 — *M. temperata*: с Nyushko 10.3-06, LE; 8, 9 — *M. violacea*: с 16.08.2010 Потёмкин 158-1, LE; 10–12 — *M. leptoneura*: с Нер. Eur. Exs. 1253, LE. Масштабные линейки: 1, 6, 10 — ~ 70 мкм; 2–5, 7–9, 11, 12 — ~ 30 мкм.

их может быть только 3–4 (рис. 2, 1–6). Для *M. furcata*, *M. temperata* и *M. violacea* наиболее характерны (2)3 горизонтальных слоя, для *M. conjugata* — (3)4(5), для *M. leptoneura* — 4–5.

7. Число вертикальных рядов внутренних клеток срединного ребра (рис. 1; 2) значительно более стабильно и обычно равно 4, как

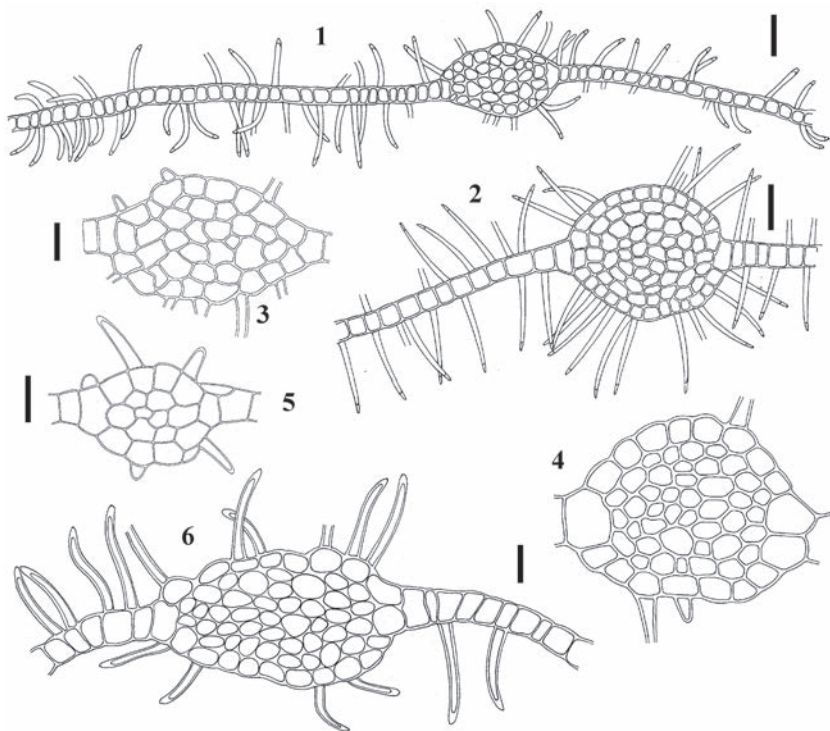


Рис. 2. Поперечные срезы срединного ребра слоевища *Metzgeria pubescens*.

1, 3 — с 29.06.1902 Еленкин, LE; 2 — с 20.08.2006 Bakalin (Нер. Ros. Exs. 77), LE; 4 — с 03.08.1927 Траншель, LE; 5 — с 09.08.2007 Урбанавичюс, Урбанавичене, LE; 6 — с 09.07.1998 Софронова, LE. Масштабные линейки: 1, 2 — ~ 70 мкм; 3–6 — ~ 30 мкм.

исключение — 3 или 5, у *M. leptoneura* обычно 4–5 и лишь у *M. pubescens* — (4)7–9.

8. Расположение и форма щетинок. У *M. pubescens* щетинки шиповидно заостренные и с б. м. сильно утолщенной стенкой на конце (табл. II, 15), к верхушке явно сужающиеся. У остальных видов щетинки равномерно закругленные на верхушке, не сужающиеся в шиповидное заострение, со слабо до умеренно утолщенной стенкой на конце (табл. II, 8). Краевые щетинки развиваются часто парами из краевых клеток крыла у *M. leptoneura* (табл. II, 10) и у типичных форм *M. conjugata* (табл. II, 5, 6), преимущественно по одной из каждой клетки крыла у *M. furcata*, *M. temperata*, *M. violacea*.

Для *M. leptoneura* характерны парные длинные серповидно изогнутые щетинки вдоль краев и срединного ребра слоевища, хотя серповидная изогнутость щетинок может быть выражена лишь на отдельных участках.

Степень развития щетинок, упорядоченность их расположения и форма у *M. conjugata*, *M. leptoneura*, *M. violacea* зависят от загнутой краев на брюшную сторону слоевища. Щетинки б. м. упорядоченно развиты у форм с загнутыми на брюшную сторону краями. В случае уплощения краев наблюдается подавление развития щетинок, вместо парных щетинок при этом могут развиваться преимущественно одиночные, а часть щетинок преобразуется в разветвленные на концах ризоиды (табл. II, 3, 4, 9).

9. Ширина крыла слоевища. У большинства российских видов ширина крыла слоевища обычно 14–20 клеток. Более узкие крылья слоевища встречаются у ряда фенотипов *M. furcata* (5–10 клеток). Как исключение, у *M. pubescens* отдельные ветви слоевища могут иметь ширину крыла 4–8 клеток (табл. I, 4; II, 13). Наиболее широкие среди рассматриваемых видов крылья слоевища отмечены для *M. pubescens* [до 25(31) клеток], а также для *M. leptoneura* (до 33 клеток).

10. Размер клеток крыла слоевища подвержен значительной изменчивости и обычно не позволяет надежно дифференцировать виды на всем протяжении их ареала. Величина клеток, по-видимому, в значительной степени зависит от эдафических характеристик и влажности субстрата. При этом она может существенно различаться даже у растений из одного образца и в пределах одного слоевища. Этот признак не проявляет явной корреляции с числом брюшных эпидермальных клеток срединного ребра, что препятствует дифференциации ранее различавшихся *M. conjugata* subsp. *japonica* (= *M. lindbergii*) и subsp. *conjugata*.

11. Величина слизевых папилл, защищающих точку роста, значительно варьирует и обычно не позволяет надежно различать виды. Степень развития слизевых папилл, по-видимому, в значительной степени коррелирует с условиями произрастания видов. Для *M. violacea* характерны одиночные и слабо развитые слизевые папиллы [20–25(30) × 10–14 мкм], обычно не прикрывающие точку роста (табл. I, 13). У остальных видов слизевые папиллы обычно располагаются в б. м. отчетливых двух рядах и прикрывают точку роста. Их размеры сильно различаются у растений из разных частей ареала.

Наиболее крупные слизевые папиллы отмечены у *M. leptoneura* (55–100 × 20–27 мкм), мельче они у *M. conjugata* — (30)40–60(80) ×

(13)15–20(22) мкм, *M. temperata* — 40–60(75) × 20–23 мкм, у *M. furcata* — 20–40(70) × 10–15(20) мкм и *M. violacea* — 20–25(30) × 10–14 мкм. У *M. pubescens* слизевые папиллы крупные, 35–60 × 20–23(27) мкм, прикрывают точку роста, но нередко замещаются обильно развитыми близ верхушки щетинками и тогда неразличимы.

12. Разделение полов. Этот признак является ключевым для дифференциации нетипичных морфотипов обоеполой (однодомной) *M. conjugata* от морфологически сходных форм других видов. Разделение полов легко установимо при внимательном микроскопическом исследовании брюшной стороны фертильных побегов, несущих укороченные скрученные генеративные ветви: б. м. шаровидные, обычно гладкие андроици около 150–250 мкм в диам. и несколько более крупные, сердцевидные, покрытые щетинками гинецеи (табл. III, 9, 10). У *M. conjugata* гинецеи располагаются чаще под андроициями, но иногда развиваются и на отдельных ветвях. Такие растения при поверхностном исследовании могут быть приняты за однодомные. В связи с этим необходимо исследование всей брюшной поверхности слоевища, а не только его отдельных ветвей. У остальных видов слоевища однополюе.

Ниже приводится полное описание рода *Metzgeria*, основанное на результатах личных исследований и литературных данных (Evans, 1910; Kuwahara, 1958, 1966, 1976a; Schuster, 1992; Paton, 1999).

Metzgeria Raddi, 1818, Jungermannioogr. Etrusca: 34. — *Apometzgeria* Kuwah., 1966, Rev. Bryol. Lichénol. 34: 212 (рис. 1; 2; табл. I, II, III).

Растения слоевищные, слоевища б. м. линейные, от светло- до темно-зеленых, в гербарии нередко желтоватые, редко коричневатые (*M. leptoneura*) или у некоторых видов (*M. adscendens* Steph., *M. crassipilis* (Lindb.) A. Evans, *M. disciformis* A. Evans, *M. scyphigera* A. Evans, *M. violacea* и *M. vivipara* A. Evans) после длительного высушивания синеющие (Kuwahara, 1968), стелющиеся, обычно растущие плотными дерновинками, вильчато, моноподиально или, у отдельных южноамериканских видов, однажды или дважды перисто ветвящиеся, 0,3–1,5(2–4) мм шир., 4–30(80) мм дл. Срединное ребро четко очерчено, (4)5–9(11) клеток толщ., с 2–6(12–16) рядами дорсальных и вентральных эпидермальных клеток и с более мелкими, реже сходными по размерам клетками сердцевины с б. м. утолщенными, редко тонкими стенками, располагающимися обычно в 3–5 слоях, а у *M. pubescens* в (3)4–7(9) слоях. У *M. pubescens* эпидермальные клетки срединного ребра располагаются в (4)7–13(16) рядах на брюшной

и спинной поверхностях и в большинстве случаев почти не отличаются по размеру и толщине стенок от срединных клеток. Срединное ребро резко переходит в однослойные б. м. прозрачные крылья. **Крылья слоевища** (4)7–35(60) клеток шир., обычно плоские или иногда волнистые, часто с б. м. загнутыми на брюшную сторону слоевища краями. Наиболее широкие крылья слоевища, 40–60 клеток шир., отмечены Kuwahara (1978a) для представителей секции *Suprimembrana* Kuwah. подрода *Suprigemma* Kuwah. — *M. francana* Steph. (Новая Каледония, Сев. Борнео) и *M. inflata* Steph. (Гвиана). **Дорсальная поверхность крыльев слоевища** гладкая или б. м. густо покрыта 1-клеточными щетинками (*M. pubescens* s. l., *M. hispidissima* Steph., *M. frontipilis* Lindb.). Иногда щетинки встречаются на дорсальной поверхности крыльев и срединного ребра у видов, обычно их не развивающих, что отмечалось для *M. furcata* var. *setigera* R. M. Schust. и *M. conjugata* (Schuster, 1992: fig. 887, 5, 6, 9; 898, 3; 04.06.1989 M. Ignatov, LE). У *M. scobina* Mitt. дорсальная поверхность слоевища мамиллозная (см.: Kuwahara, 1966: fig. 17, b–e), а у *M. hebridensis* Steph. — с шиповидными выростами клеточных стенок, заметными как точки на поверхности клеток (см.: Kuwahara, 1966: fig. 11, e). **Вентральная поверхность крыла слоевища** нередко развивает щетинки или ризоиды (обычно при контакте с субстратом), но у части видов она гладкая, а ризоиды развиваются только на брюшной поверхности срединного ребра. У *M. pubescens* щетинки равномерно покрывают брюшную поверхность слоевища, сходную со спинной. **Краевые клетки крыла слоевища** б. м. сходны по форме и размерам с клетками средней части крыла, иногда с прямыми или несколько выпуклыми наружными стенками, которые могут быть сильнее утолщены. Краевые клетки часто развивают 1-клеточные прямые или б. м. изогнутые щетинки, иногда видоизменяющиеся в ризоиды. **Клетки крыла** слоевища б. м. изодиаметрические или слабо удлинненные, у российских растений (23)25–65 мкм шир. и до 80(100) мкм дл., тонкостенные или со слабо утолщенными стенками, с мелкими угловыми утолщениями или без них. У субантарктического вида *M. campbelliensis* Kuwah. клетки толстостенные и мелкие, 14–25 × 19–32 мкм (Kuwahara, 1966). **Точка роста** б. м. прикрыта расположенными в двух рядах на брюшной стороне 1-клеточными слизевыми папиллами 10–20(27) мкм шир. и (20)25–90(100) мкм дл. у российских растений. **Кутикула** гладкая, редко, согласно Kuwahara (1978a), бородавчатая по всей поверхности слоевища. **Масляные тела** отсутствуют или рудиментарные, представленные мельчайшими масляными капельками 0.5–2 мкм в диам., до 80 в

клетке¹. **Ризоиды** неокрашенные, развиваются вдоль брюшной поверхности срединного ребра, а также иногда из клеток крыла слоевища, гладкие, иногда ветвящиеся или б. м. расширенные на верхушке. **Вегетативное размножение** б. м. шаровидными или линейно-языковидными выводковыми телами или легко обламывающимися ветвями слоевища, развивающимися вдоль краев слоевища, брюшной поверхности срединного ребра или у *M. crassipilus* (Lindb.) A. Evans — по всей дорсальной поверхности слоевища (Kuwahara, 1958: fig. VII, 1, как *M. novocrassipilis* Kuwah.; Schuster, 1992: fig. 896, 10). **Двудомные и однодомные** (автеция). **Мужские ветви** овальные или округлые, гладкие или с отдельными щетинками, редко обильно покрытые щетинками, как у *M. pubescens*, со срединным ребром, вдоль спинной поверхности которого в двух рядах развиваются антеридии. Антеридии с округлым телом на удлинённой двуклеточной однорядной ножке с сильно удлинённой базальной клеткой (см.: Kuwahara, 1958: figs. IV, 11; VI, 11; VII, 14; Schuster, 1992: fig. 898, 14) или у *M. pubescens* на очень короткой двурядной ножке (Paton, 1999: 555, fig. 281). **Женские ветви** (табл. II, 14; III, 9, 10) обычно б. м. обратносердцевидные, со щетинками вдоль краев и на брюшной поверхности (в образце *M. furcata* Гамбарян 20.09.1980, 108572К, КРАБГ гинееи без щетинок на укороченных ветвях); у видов подрода *Metzgeria* без срединного ребра (иногда, если впоследствии развиваются в обычную ветвь, формируют срединное ребро в дистальной части), у *M. pubescens* [подрод *Apometzgeria* (Kuwah.) R. M. Schust.] со срединным ребром (табл. III, 9), которое, однако, трудноразлично и, по-видимому, поэтому не изображено на иллюстрациях японских растений вида (Kuwahara, 1966: fig. 13: f). Архегонии в небольших группах, в двух б. м. выраженных рядах, частично защищены б. м. загнутыми на спинную поверхность краями ветви. Развивающийся спорофит защищен целокаулом. **Целокаул** обратногрушевидный до булавовидного, покрытый щетинками, у рассматриваемых видов 3–9 клеток толщ. **Коробочка** шаровидная до овальной, 2-слойная, с апикальным элатерофором, раскрывающаяся до самого основания на 4 створки. Изменчивость характера утолщений стенки коробочки у видов *Metzgeria* значительна как на протяжении араела, так и в одном образце у разных растений, при этом наблюдается тенденция к редукции утолщений как наружного, так и внутреннего слоя стенки

¹ Что представляют собой описанные для *M. fukuokana* Kuwah. плоские голубовато-серые масляные тела 4–14 мкм в диам., развивающиеся по 1–5 в клетке (Kuwahara, 1978b), неясно, поскольку масляные тела никогда не бывают плоскими («flat») (см. также: Schuster, 1992: 746).

коробочки (Kuwahara, 1976a: fig. 22). Клеточные стенки внутреннего слоя часто несколько толще, чем наружного. Утолщения клеточных стенок коробочки развиваются б. ч. (но не всегда) на радиальных стенках: либо только узловатые, при этом утолщения внутреннего слоя стенки коробочки во многих случаях более мелкие, иногда переходящие в полукольчатые; либо у клеток наружного слоя узловатые, а у клеток внутреннего слоя — полукольчатые или отсутствуют. У части видов вдоль средней части каждой створки формируется б. м. прямая, несколько сильнее утолщенная и часто почти без узловатых утолщений, продольная срединная стенка (middle wall), делящая створку продольно пополам. Прилежащие к срединной стенке участки коробочки могут быть лишены утолщений и пигментации клеточных стенок и тогда выглядят более светлыми, делая срединную стенку отчетливо различимой даже при небольшом увеличении. **Ножка коробочки** сравнительно слабо удлинённая (табл. III, 11), длиннее целокаула в 2–3 раза, 4–13(15) клеток в диам., образована 8–50 рядами клеток. Споры желтые, слабо папиллозные до почти гладких, 15–25(36) мкм в диам. Элатеры (4.5)6–8(13) мкм в диам., 1-спиральные. Отношение диаметра спор к диаметру элатер 2.5–2.9 : 1 (Kuwahara, 1977) до 3–4(5) : 1 (Schuster, 1992).

Тип рода. *Metzgeria glabra* Raddi, nom. illeg. [= *M. furcata* (L.) Dumort.].

Ключ для определения видов рода *Metzgeria* в России

1. Дорсальная поверхность слоевища густо покрыта щетинками. Наружные клетки срединного ребра на поперечном срезе почти не отличаются по размерам от внутренних, по (4)5–12(16) на спинной и брюшной поверхности. Щетинки с шиповидными концами и обычно сильно утолщенной на конце стенкой *M. pubescens* (подрод *Apometzgeria*).
- Дорсальная поверхность слоевища гладкая или с единичными щетинками. Наружные клетки срединного ребра на поперечном срезе значительно крупнее внутренних, обычно в 2(3) рядах на спинной поверхности. Щетинки б. м. притупленные, со слабо до умеренно утолщенной на конце стенкой 2 (подрод *Metzgeria*).
2. Выводковые тела присутствуют. Растения двудомные 3.
- Выводковые тела отсутствуют. Растения однодомные и двудомные 6.
3. Выводковые тела развиваются вдоль краев не видоизмененных слоевищ и иногда на брюшной поверхности срединного ребра, овальные до языковидных, часто напоминающие мелкие слоевища 4.
- Выводковые тела развиваются на б. м. восходящих утонченных верхушках слоевищ, мелкие, дисковидные до овальных, не напоминающие мелкие слоевища 5.

4. Крылья слоевища во влажном состоянии плоские или почти плоские. Ризоиды или щетинки вдоль краев слоевища отсутствуют или в основном непарные. Вентральные эпидермальные клетки срединного ребра мельче дорсальных, не вздутые, в 4–5 рядах *M. furcata*.
 - Крылья слоевища во влажном состоянии сильно загнуты на брюшную сторону слоевища. Щетинки вдоль краев слоевища, как правило, упорядоченно развиты, парные, все или по меньшей мере местами серповидно изогнутые. Вентральные эпидермальные клетки срединного ребра сходны по размерам с дорсальными или немного крупнее, часто вздутые, в 2(3) рядах *M. leptoneura*.
5. Выводковые тела формируются на краях и срединном ребре утонченных восходящих верхушек слоевища, срединное ребро которых, как правило, расширенное, с 3–6 рядами дорсальных и вентральных эпидермальных клеток. Слоевища обычно синеют при высыхании в течение более 2 месяцев. Края слоевищ отчетливо загнуты на брюшную сторону, часто с многочисленными щетинками. Клетки крыла слоевища мелкие, 25–35(40) × 27–40 мкм. Дорсальные эпидермальные клетки срединного ребра 20–30(37) мкм шир. *M. violacea*.
 - Выводковые тела формируются только на краях восходящих верхушек слоевища, срединное ребро которых, как правило, не расширенное, с 2 рядами дорсальных и вентральных эпидермальных клеток. Слоевища не синеют при длительном высыхании в течение более 2 месяцев. Края слоевищ слабо загнуты на брюшную сторону, обычно с ризоидами или отдельными щетинками. Дорсальные эпидермальные клетки срединного ребра 45–55 мкм шир. Клетки крыла слоевища крупнее, (35)40–50 × 50–75 мкм *M. temperata*.
6. Однодомные и двудомные. Края слоевищ б. м. загнуты на брюшную сторону и часто не видны при их рассматривании со спинной поверхности, на верхушке нередко выемчатые или образующие капюшоновидный загиб. Щетинки по краю слоевища преимущественно парные, часто образуют щеточку вдоль срединного ребра на брюшной стороне ... 7.
 - Двудомные. Края слоевищ во влажном состоянии обычно видны при рассматривании со спинной поверхности, плоские, на верхушке постепенно закругленные и не выемчатые. Щетинки по краю слоевища обычно одиночные. Ризоиды на брюшной поверхности срединного ребра не трансформируются в щетинки и не образуют щеточку, хотя иногда обильно развиты *M. furcata*.
7. Однодомные, обычно фертильные. Слоевища не червеобразные, б. ч. с узко загнутыми на брюшную сторону краями, к верхушке обычно не суженные. Крылья слоевища нередко б. м. опережают рост срединного ребра и образуют выемку близ его верхушки. Парные щетинки по краю слоевища обычно прямые. Вентральные эпидермальные клетки срединного ребра обычно более мелкие, чем дорсальные, не вздутые, в 2–4 рядах *M. conjugata*.

**Политомический ключ для определения рассматриваемых видов
*Metzgeria***

Polytomic key to the treated species of *Metzgeria*

Признаки / Characters	<i>M. pubescens</i>	<i>M. conjugata</i>	<i>M. conjugata</i> mod. <i>subplana</i>	<i>M. leptoneura</i>	<i>M. temperata</i>	<i>M. violacea</i>	<i>M. furcata</i>
Загиб краев крыла слоевища на брюшную сторону / Recurved margins of thallus wings	0	3	2	4	3	3	1
Волнистые крылья слоевища / Undulate thallus wings	2	0	2	0	1	1	1
Вильчатое ветвление (с сохранением доминирования образующихся ветвей) / Furcate branching	0	0	0	0	3	3	3
Обширное посинение растений после длительного высыхания (более 2 мес.) / Extensive blue coloration after long drying	0	0	0	0	0	3	0
Наличие выводовых тел и/или ветвей / Presence of gemmae and/or caducous branches	1	0	0	2	3	3	3
Щетинки на дорсальной поверхности слоевища / Hairs on dorsal thallus surface	4	1	1	0	0	0	1
Щетинки или ризоиды на вентральной поверхности крыла слоевища / Hairs on ventral surface of thallus wings	4	1	1	0	2	2	1
Парные щетинки по краю слоевища / Marginal hairs borne in pairs	2	3	1	3	1	1	1
Закругленная верхушка слоевища / Rounded thallus apex	3	1	1	3	3	3	3
Выемчатая верхушка слоевища / Notched thallus apex	0	3	3	1	1	1	1
Капюшонообразная верхушка слоевища / Succulate thallus apex	0	0	0	3	0	0	0
Локализованное формирование выводовых тел на восходящих ветвях слоевища / Gemma formation restricted to ascending thallus lobes	0	0	0	0	3	3	0
Расширение срединного ребра утонченных почкующихся ветвей / Broadening of costa of attenuate gemmiferous branches	0	0	0	0	0	3	0
Выводковые тела вдоль краев слоевища / Gemmae along thallus margins	0	0	0	2	3	3	3
Выводковые тела на дорсальной поверхности срединного ребра слоевища / Gemmae on dorsal surface of costa	0	0	0	0	0	3	0
Выводковые тела на вентральной поверхности срединного ребра / Gemmae on ventral surface of costa	1	0	0	1	0	3	2

Шиповидно заостренные щетинки по всей поверхности слоевища / Spinose hairs over the whole surface of the thallus	3	0	0	0	0	0	0
Дорсальные эпидермальные клетки срединного ребра значительно крупнее клеток сердцевинки на поперечном срезе / Dorsal epidermal cells of costa in cross section considerably larger than cells of medulla	0	3	3	4	3	3	3
Высота вентральных эпидермальных клеток срединного ребра на поперечном срезе больше, чем дорсальных / Ventral epidermal cells of costa in cross section higher than dorsal epidermal cells	1	0	0	3	0	0	0
Серповидно изогнутые щетинки по краям слоевища / Falcate marginal hairs	0	1	1	3	0	0	0
Обоеполюсть / Monoicous	0	4	4	0	0	0	0
Наличие срединного ребра в нижней части женских ветвей / Presence of costa in proximal parts of female branches	3	0	0	0	0	0	0
Щетинки на внешней поверхности мужских ветвей / Hairs on outer surface of male branches	3	1	?1	0	1	?	?1

Примечание. 4 — всегда / always, 3 — обычно / common, 2 — спорадически / sporadic, 1 — редко / rare, 0 — никогда / never, ? — сомнительные или неясные данные / uncertain data.

— Двудомные, часто стерильные. Слоевища часто червеобразные, с широко загнутыми на брюшную сторону краями, нередко образующими капюшоновидный загиб на верхушке, обычно б. м. суженные в верхней части. Крылья явно не опережают рост срединного ребра и не образуют выемку близ верхушки слоевища. Щетинки вдоль краев слоевища, как правило, упорядоченно развиты, парные, на всем протяжении слоевища или по меньшей мере местами серповидно изогнутые. Вентральные эпидермальные клетки срединного ребра обычно крупные, «вздутые», в 2(3) рядах, по размерам сходны с дорсальными эпидермальными клетками или несколько крупнее *M. leptoneura*.

Metzgeria conjugata Lindb., 1875, Acta Soc. Sci. Fenn. 10: 495. — *M. lindbergii* Schiffl., 1898, Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. 67: 182. — *M. conjugata* var. *japonica* S. Hatt., 1955, J. Hattori Bot. Lab. 15: 80. — *M. conjugata* subsp. *japonica* (S. Hatt.) Kuwah., 1958, J. Hattori Bot. Lab. 20: 135. — *M. japonica* (S. Hatt.) Kuwah., 1978, J. Jap. Bot. 53: 269.

Рис. 1, 1–3; табл. I, 1; II, 3–8; III, 1–3.

Слоевища (0.4)0.6–1.2 мм шир., 5–20 мм дл., б. м. зеленые, после высыхания светло-зеленые до желтовато-зеленых, обычно не приле-

жащие плотно к субстрату, с б. м. выпуклой дорсальной поверхностью, с узко загнутыми на брюшную поверхность, иногда местами волнистыми краями, к верхушке обычно не суженные, хотя отдельные ветви могут быть несколько сужены в верхней части. Крылья у российских растений часто несколько опережают рост срединного ребра и образуют выемку близ верхушки слоевища, хотя у изученных западноевропейских растений верхушка может быть б. ч. без выемки. Щетинки по краю слоевища и на брюшной поверхности срединного ребра часто парные, обычно прямые, б. м. упорядоченно расположенные, (40)100–150(250) мкм дл., на уплощенных участках отсутствуют или преобразуются в ризоиды и тогда могут быть непарными. Слизевые папиллы (30)40–60(70) × (13)15–20(23) мкм, прикрывают точку роста. Срединное ребро на поперечном срезе на спинной поверхности обычно с 2, иногда с 3–4, а на брюшной — с 2–4 рядами эпидермальных клеток. Дорсальные эпидермальные клетки (33)40–50(55) мкм шир. Клетки внутренней части срединного ребра в 3–4(5–6) горизонтальных и (3)4(5–6) вертикальных рядах, (10)13–30(37–42) × 11–20(27) мкм, с умеренно до слабо, б. м. равномерно утолщенными или иногда с сильнее утолщенными в углах стенками. Крыло слоевища (4)6–17(21) клеток шир., клетки средней части крыла 25–55(60) × 30–65(80–100) мкм, с тонкими до несколько утолщенных стенками, с мелкими отчетливыми треугольными угловыми утолщениями. Обоеполые (автеция). Женские ветви могут располагаться ниже многочисленных мужских, или среди них, или иногда на отдельных ветвях слоевища. Изученные коробочки с узловатыми утолщениями на продольных и отчасти поперечных внутренних стенках, с б. м. явной срединной стенкой. Наружные стенки коробочки могут быть лишены утолщений (табл. III, 1–3). Споры (13)17–27(30) мкм, с точечной структурой поверхности.

Дифференциация европейских, кавказских, азиатских и западноамериканских материалов вида на основании строения срединного ребра и размеров клеток слоевища отчетливо не прослеживается и не дает веских оснований для выделения *M. lindbergii* (= *M. conjugata* subsp. *japonica*) (табл. 2). Использование размеров клеток крыла слоевища (согласно Schumacker, Váňa, 2005: 33 × 45 мкм — *M. lindbergii*; 45 × 65 мкм — *M. conjugata*) или числа рядов вентральных эпидермальных клеток срединного ребра (Schuster, 1992: 744) в качестве критерия для дифференциации этих видов или подвидов неоправданно вследствие широкой изменчивости *M. conjugata* по этим признакам, о чем свидетельствуют и заключения об изменчивости этого вида, представленные Kuwahara (1976a: 255–256). Следует отметить, что рассмотрение обоеполых растений с мелкими клетками и 2–3 рядами брюшных эпидермальных клеток срединного ребра в качестве восточноазиатского

или амфицифического подвида *M. conjugata* subsp. *japonica* неоправданно, поскольку сходные фенотипы встречаются и в других частях ареала. Рассмотрение же их как самостоятельного вида *M. lindbergii* не подкрепляется морфологическими признаками, диапазон изменчивости которых сильно перекрывается с *M. conjugata* (табл. 2). Следует подчеркнуть, что в оригинальном описании *M. conjugata* не приводятся размеры клеток.

Таблица 2

**Сравнение некоторых ключевых признаков *Metzgeria conjugata*
из Евразии**
**Comparison of some key characters of *Metzgeria conjugata* from Eurasia
(from Ireland to Japan)**

Регион и номер образца Region et specimen number*	Число дорсальных /вентральных эпидермальных клеток срединного ребра Nmb of dorsal/ventral outer cells of costa	Ширина дорсальных клеток срединного ребра, мкм Width of dorsal cells of costa, mkm	Ширина срединных клеток крыла, мкм Width of median alar cells, mkm	Длина срединных клеток крыла, мкм Length of median alar cells, mkm
Ирландия/Ireland (1)	2/2–4	35–40	30–40	37–50
Норвегия/Norway (2)	2–4/2–4(5)	20–38	30–50	(40)50–75
Швеция/Sweden (3)	2/3	55–65	45–60	55–75(100)
Кавказ/Caucasus (4)	2/(2)3–4	50–55	33–40(50)	35–67
Кавказ/Caucasus (5)	2/2–4	40–50	(35)45–55	45–65(75–80)
Алтай/Altay (6)	2(3–5)/(3)4–5(8)	(35)40–45	40–55(70)	40–55
Алтай/Altay (7)	2–3–4/2–3–4	50–55	30–40(45)	40–50(60)
Сахалин/Sakhalin (8)	2(3)/2(3)	40–50	40–55	55–70
Сахалин/Sakhalin (9)	2/2(3)	37–45(50)	(20)25–37	30–55
Сахалин/Sakhalin (10)	2/2–3	40–50	25–35 до 35–47	30–40(50) до 50–65
Приморский край/ Primorye Territory (11)	2(4)/2(4)	40–55	(25)32–40	30–55
Приморский край/ Primorye Territory (12)	2/2(4)	40	25–40	30–50
Япония/Japan (13)	2/2(3)	30–40	30–45	40–50(60)
Канада/Canada, British Columbia (14)	2/2–3	(25)30–40(50)	25–40	40–50

Примечание.* — В скобках указан номер образца в списке изученных образцов / specimen number in the list of examined specimens is cited in brackets.

Среди изученных материалов *M. conjugata* наибольший интерес представляет образец, собранный М. С. Игнатовым на Алтае (22.07.1991 Ignatov, LE), в котором встречены обоеполые слоевища с массивным срединным ребром и спорадическим развитием щетинок на дорсальной поверхности.

Некоторые формы *M. conjugata* могут быть приняты за *M. furcata* и *M. leptoneura*, от которых они отличаются обоеполостью, постоянным отсутствием выводковых тел, а также часто формой верхушки слоевища и строением срединного ребра. Отличия от *M. furcata* также приведены в комментарии к следующему виду, ключе и табл. 1, 3.

Экология. Чаще на скалах и валунах с нейтральной до основной реакцией, реже на коре широколиственных и хвойных пород, иногда на гниющей древесине в тенистых местообитаниях с постоянной атмосферной влажностью, от горных субтропических лесов в Закавказье до горных широколиственных, хвойно-широколиственных и тяжелых лесов и пояса кедрового стланика. Согласно Schuster (1992), наиболее характерен для прохладных лесных регионов Голарктики.

Распространение в России. Кавказ, Алтай, юг Дальнего Востока: Хабаровский и Приморский край, Сахалин, Курильские о-ва.

Распространение в мире. Европа (вне России — приокеанические и горные территории на север до южной Скандинавии), Азия, Океания на юг до Новой Каледонии и Таити, Северная Америка, Южная Америка (Бразилия, Колумбия), (Damsholt, 2002; So, 2002). Указания вида для Африки могут быть основаны на материалах обоеполой *M. saxbyii* Pearson (So, 2004), отличающейся непарными и преимущественно слабо развитыми краевыми щетинками.

Изученные образцы. **Великобритания.** (1) Hibernia, Killarney, Glens. ad cort. arb. velust. 22.07.1873 S. O. Lindberg (lectotype — designated here, H-SOL 2599 010 — autoicous, a form with weakly recurved wing margins and slightly developed marginal hairs). **Норвегия.** (2) Norge, Ins. Møsterø, 07.1873 Rob. Hu. (R. Hartmann, according to Lindberg, 1877) (H-SOL 2600 013¹ — autoicous but some thalli look monoicous, probably because of male and females on different disconnected branches, a form with long tender and ± curved hairs. Medulla of 3–4 horizontal and 3–4 vertical rows of cells). Нер. Exs. S. O. Lindbergii 173. Hordaland... ad rup. gneiss. 07.1876 R. Hartmann, LE (mod. *pachyderma-parviretis*). **Швеция.** Bohuslän, ins. Shafto, ad rupes, 07.1864 G. Retzius (H-SOL 2599 008¹); Skåne, Slottårp, 1864 Hamnström (H-SOL 2599 003¹ — a form trans. ad *M. furcata* — often plane, with only local marginal mostly not paired hairs (short and long); cells 40–55 × 45–60 mkm mostly, often with oil body like inclusions probably of fungal nature; apex mostly not notched; seen thalli with male and female branches (connection not found and autoicous condition, mentioned on label, not confirmed); (3) Småland: Huskvarna, vid fallen, 13.11.1887 H. Wilh. Arnell, LE (mod. *grandiretis-robusta*). **Франция.** France, Basses Pyrénées... 20.02.1955 Hans Buch, LE. **Россия.** Республика Адыгея. Гузерибль... на камне, 29.07.1935 Л. Васильева, LE. Краснодарский

¹ Образец отмечен Y. Kuwahara как синтип, но таковым не является, поскольку приведен не при первоописании вида (Lindberg, 1875), а в вышедшей позже монографии рода *Metzgeria* (Lindberg, 1877).

край. Адлер. Тиссово-самшитовая роща, на гнилом ясене, 10.1956 И. Поламариус (хуlicolous small-celled phase), LE; г. Сочи, пос. Пластунка, Ореховские водопады, на влажной скале в тени у водопада, 21.10.2008 Г. Украинская, LE; район Сочинский... на земле, 24.06.1930 Н. А. Брызжев, LE. *Кабардино-Балкарская Республика*. (4) Окр. г. Нальчик, Белая речка, буквый лес на склоне (43°24'25.6" с. ш., 43°28'00.2" в. д., 790 м над ур. м.), на крупных валунах сплошным покрытием до 1 м², А. Д. Потёмкин, З. М. Ханов 159-1, LE (fr., spores 17–27(30) мкм, autoicous, incl. forms trans. ad *M. furcata*, with hardly or not recurved margins); там же (43°24'36" с. ш., 43°28'08" в. д., 860 м над ур. м.), у ручья на почве, В. М. Коткова 166-1, LE; (5) там же, 43°24'37.4" с. ш., 43°28'09.9" в. д., 757 м над ур. м., на камне в пойме притока Белой речки, Потёмкин, 167-1, LE. *Горный Алтай*. (6) 51°47' N, 87°27' E, 470 m alt., Altay Mts., Teletskoe Lake... on cliffs in deep canyon, 22.07.1991 М. Ignatov, LE (autoicous, with occasional dorsal hairs); 51°41' N, 87°40' E, 450 m alt., Altay Mts., eastern shore of Teletskoe Lake... wet shaded rocks, 04.06.1989 М. Ignatov, LE; (7) Алтайский государственный заповедник, оз. Телецкое, на сырых скалах сев.-зап. эксп., 20.10.1988 Н. И. Золотухин, LE (fr., valves of capsule with distinct middle walls). *Сахалинская обл.* (8) Ins. Sakhalin... Падь Бродяжеская, 20.08.1927 А. Kryshstofovich, LE; о. Сахалин... устье р. Сима (~47°09' с. ш., 143°01' в. д.), пихтарник, на большом валуне, 25.09.2005 Т. I. Nyushko, LE; (9) р. Сима... на задернованных скальных выходах, 01.07.2006 Т. I. Nyushko, LE (autoicous, cum coelocaulis); (10) устье р. Сима... на камнях в ручье, 01.07.2006 Т. I. Nyushko, LE (2 dupla ex SAK, fr.); устье р. Анна (~47°13' с. ш., 143°00' в. д.), мертвопокровный пихтарник, на крупном валуне, 02.07.2006 Т. I. Nyushko, LE (autoicous, a form with often nearly plane thalli with hardly developed marginal hairs and rhizoids like in *M. furcata*); там же, берег реки, на валуне у воды, 02.07.2006 Т. I. Nyushko, LE (autoicous, with hardly developed marginal hairs and slightly recurved to plane wing margins like in *M. furcata*). *Приморский край*. (11) Владивостокский р-н, близ с. Океанская, широколиственный лес, на камне, 28.09.1950 Ворошилов № 5232, LE; (12) Южный Сихоте-Алинь, г. Цхамодынза, 1580 м над ур. м., ельник осоковый, на камне, 05.09.1959 В. М. Пономаренко, LE; Южный Сихоте-Алинь, г. Хуалаза, 1200 м над ур. м., ельник... на камне, 28.09.1959 В. М. Пономаренко, LE (autoicous, fr., triple marginal cilia seen); заповедник Кедровая падь... г. Чалбан, 08.05.1977 Урусов, Недолужко, КРАВГ-104886. **Япония**. (13) Hepaticae Japonicae 375, LE (как *Metzgeria conjugata* var. *japonica*, fr.). **Канада**. (14) *British Columbia*. ...humid cliff of canyon, W. B. Schofield 41320, LE; ...on trunk of cedar, W. B. Schofield 40957, LE (cells of wing 30–40(45) × 40–45(55) мкм, two rows of ventral epidermal cells of costa).

Metzgeria furcata (L.) Dumort., 1835, Rec. d'Observ. Jungerm.: 26, non Corda in Opiz, 1829 Naturalientausch, 12: 654, nom. illeg. — *Jungermannia furcata* L., 1753, Sp. Pl. 2: 1136.

Рис. 1, 4, 5; табл. I, 2; II, 12; III, 10–12.

Слоевница (0.4)0.5–0.9(1.2) мм шир., 3–6 мм дл., светло- или темно-зеленые, обычно плотно прижатые к субстрату, часто терминально вильчато ветвящиеся, на верхушке постепенно закругленные, б. ч. без выемки и с легко различимыми преимущественно плоскими краями, на которых нередко развиваются многочисленные б. м. языковидные, напоминающие мелкие слоевища выводковые тела. Крыло слоевища 6–15 клеток шир., клетки средней части крыла (23)27–40(50) × 27–50(60) мкм, тонкостенные или со слабо утолщенными стенками. Ризоиды (редко трансформирующиеся в непарные щетинки), чаще отсутствуют, реже развиты вдоль краев, на брюшной поверхности крыла и срединного ребра. Слизевые папиллы 20–40(45) × 10–15(17) мкм, редко крупнее, прикрывают точку роста. Срединное ребро на спинной поверхности с 2(3), на брюшной — с 4–5 рядами эпидермальных клеток. Дорсальные эпидермальные клетки (20)30–40(50) мкм шир. Клетки внутренней части срединного ребра в 2–3 горизонтальных и 4 вертикальных рядах, 13–30 × 12–20 мкм, с умеренно до слабо, б. м. равномерно утолщенными стенками. Выводковые тела овальные и языковидные, развиваются по краям и иногда на брюшной поверхности срединного ребра слоевища. Двудомные. Строение стенки коробочки изменчивое (Kuwahara, 1976a; Schuster, 1992). У изученных растений (29.07.2004 М. В. Дулин 21 МВД-К, LE) внутренний слой с мелкими узловатыми утолщениями стенок, а наружный — с более крупными узловатыми утолщениями, при этом клетки наружного слоя более узкие, чем внутреннего. Споры в изученном материале не встречены, согласно Kuwahara (1958), Schuster (1992), Paton (1999) — (18)20–28(32) мкм в диам.

Наиболее широко распространенный в России вид рода. Европейские и кавказские материалы легко отличаются от других видов рода благодаря частому обильному образованию выводковых тел по краям слоевища; однако дальневосточные растения вида сравнительно редко образуют выводковые тела и могут иметь загнутые на брюшную сторону края слоевища, что отмечалось также для растений из Японии и северо-восточного Китая (Kuwahara, 1958: fig. III; Flora Hepaticarum Chinae boreali-orientalis, 1981). Поскольку для многих печеночников характерно развитие либо вегетативных пропагул, либо гинеецев и достаточно редкая встречаемость их на одном растении, можно предположить большую эффективность вегетативного размножения у европейских и кавказских растений вида и спорового — у дальневосточных. Кроме того, А. W. Evans (1910) отмечал, что развитие выводковых тел наиболее характерно для растений *Metzgeria*, находящихся на начальных стадиях развития, тогда как формирование гаметангиев — для зрелых.

За *M. furcata* могут быть приняты формы *M. conjugata* с б. м. распростертыми крыльями слоевища (mod. *subplana*), от которых этот вид отличается

двудомностью, а также постепенно закругленной и невыемчатой верхушкой слоевища, более узкими дорсальными эпидермальными клетками срединного ребра, 30–40(50) мкм шир. (против обычно 40–50(55) мкм шир.), менее массивной сердцевинной срединной ребра, образованного обычно 2–3 горизонтальными рядами клеток, обычно более мелкими клетками крыла слоевища. Отличия от других рассматриваемых видов приведены также в ключе и табл. 1 и 3.

Экология. На коре преимущественно широколиственных пород деревьев, реже на затененных, преимущественно кислых скалах в условиях постоянной атмосферной влажности, иногда на гниющей древесине и при основании деревьев.

Распространение в России. Спорадически на большей части территории от юга тундровой зоны до подтайги и широколиственных лесов, а также в горных таежных, хвойно-широколиственных и субтропических лесах. Неизвестен из российской Арктики, Западной и Восточной Сибири (Потёмкин, Софронова, 2009).

Распространение в мире. На всех материках от западного Шпицбергена (Borovich, 2010) и севера Скандинавии на юг до Тасмании, Новой Зеландии и Чили (Damsholt, 2002). Наиболее широко распространенный и наименее чувствительный к океаничности климата вид рода.

Изученные образцы. **Великобритания.** Cum capitates in Fagorum caudicis repertris in sylon St. Leonardi ppe Horsham (Sussex) — presently West Sussex, Apr. initis 1729 leg. Dillenius (s y n t y p e — H-SOL 2603 007 — Thallus wing 6–15 cells wide, cells 25–35 × (25)30–40(45) mkm, costa ca. 80–100 mkm wide, trans. section with 2 dorsal epidermal cells, ca. 25–35(?40) mkm wide and 3–4 ventral epidermal cells, medulla with 3 horizontal and 4 vertical cell rows, ca. 15–25 mkm wide, with moderately thickened walls; apex rounded and not notched; female branches ciliate and ± cordate when young). **Франция.** France, Pyrénées Orientales... ad lapidem umbrosum, 06.02.1955 Hans Buch as *Metzgeria conjugata*, LE (females). **Финляндия.** North Karelian Biosphere Reserve, Korpi-Pampalo... on rocks, 12.09.2001 A. D. Potemkin, V. M. Lositskaya 114302, LE (gem.). **Россия.** Республика Карелия. ...Near town of Sortavala, Paksuniemi Peninsula (60°45'23.1" N, 30°49'43.6" E), 19.07.2011 V. M. Kotkova L11-26, LE. Калининградская обл. Близ дер. Сенцово (54°33'52.4" с. ш., 21°42'03.1" в. д.) в хвойно-широколиственном лесу, при основании молодого граба на стволе, М. Г. Напреевко 070-1, LE; окр. Светлогорска, близ пост. Отрадное (54°56'27.2" с. ш., 20°07'41.6" в. д.), в овраге у ручья на коре листового дерева, Потёмкин, Коткова 085-3, LE (с ресничками по краям слоевища и на брюшной поверхности, клетки крыла 30(40) мкм в диам., слизевые папиллы 30 × 10 мкм); там же (54°56'07.9" с. ш. 20°07'07.5" в. д.), в разреженном лесу, на коре дуба на высоте до 2 м, Коткова 081-1, LE (рядом растущие слоевища со светло- и темно-зеленой окраской). Ленинградская обл. Vicinity

of Vyborg, on boulder, A. D. Potemkin & V. M. Kotkova 010102, LE (gem.); там же... on shaded rocky wall, Potemkin, Kotkova 430102, LE (gem.); ст. Кузнечное... сырое основание сельги [на мелкоземле], 02.06.1999 Е. Н. Андреева, LE. *Тверская обл.* Андреапольский р-н, окр. дер. Жоготово, старая роща с дубом, вязом, ясенем и кленом, сырой тенистый участок у пруда, 56°51'15.5" с. ш., 31°19'02.9" в. д., на коре старого вяза, 27.04.2011 А. Нотов, LE, TVGU; Торопецкий р-н, окр. дер. Серово, старовозрастный ильмовник с серой ольхой, осинкой и кленом вдоль русла р. Ноша, 56°36'14.8" с. ш., 31°19'19" в. д., на коре старого вяза, 28.07.2011 А. Нотов № 210, LE, TVGU; там же, 56°36'16.5" с. ш., 31°19'19" в. д., на коре старой серой ольхи, 28.07.2011 А. Нотов, № 213, LE, TVGU; там же, старовозрастный елово-широколиственный лес с осинкой вдоль русла р. Ноша, 56°36'16.6" с. ш., 31°19'14.3" в. д., на коре старой сухостойной осины со сломанным стволом, 28.07.2011 А. Нотов, № 215, LE, TVGU. *Кабардино-Балкарская Республика.* Черекский р-н, по дороге на Верхние Голубые озера, ниже оз. Секретное, 43°14'08.2" с. ш., 43°32'33.3" в. д., 877 м над ур. м., на коре валежного листового дерева, А. Ж. Жашуев, В. М. Коткова 157-1, LE (слизевые папиллы 12–15 × 40–50 мкм); там же, окр. оз. Голубое 43°14'01.9" с. ш., 43°32'17.2" в. д., 813 м над ур. м., на коре старой черной ольхи, Потёмкин, Коткова 158-2, LE (gem.); Эльбрусский р-н, окрестности Поляны Нарзанов, у водопада (43°14'38.9" с. ш., 42°33'49.4" в. д., 2041 м над ур. м.), на камне, при основании, 20.08.2010 В. М. Коткова 198-2, LE (слизевые папиллы 25–55 × 10–15 мкм); ущелье Адыл-Су, обочина дороги по левому борту ущелья (43°14'03.1" с. ш. 42°38'53.7" в. д., 1880 м над ур. м.), на камне, З. М. Ханов, М. Этуев 205-1, LE. *Камчатка.* ...Левый берег р. Мокушка... комли ольхи [на коре], 29.07.2004 М. В. Дулин 21 МВД-К, LE (fr. mod. *grandiretis*, cells of wing 30–50 × 45–60 мкм). *Сахалинская обл.* Грязевой вулкан Южно-Сахалинский (~47°04' с. ш., 142°34' в. д., 250–270 м над ур. м.), при основании пихты и на валеже, 06.11.2006 Т. И. Nyushko, LE (cells 35–40 × 40–50 мкм, males); верховья р. Сима, 700–800 м над ур. м. ...на гнилой древесине, 01.07.2006 Т. И. Nyushko, LE (клетки крыла 30–55 × 30–40 мкм). *Приморский край.* ...Гора Облачная... заросли березы каменной, на выступающих ее корнях... 20.09.1980 С. К. Гамбарян, КРАВГ 108572К (как *M. conjugata* — *Metzgeria* cf. *furcata* — female plants with female branches without hairs, which are probably eaten); Лазовский р-н, памятник природы «Беневские водопады», Еламовский ключ, пояс хвойно-широколиственных лесов, пойма, 08.09.2010 Е. Н. Андреева как *M. conjugata*, LE (females only; 2–4 dorsal and 4–5(8) ventral epidermal cells of costa; small thalli with ± recurved margins; marginal hairs solitary, rarely in pairs).

Metzgeria leptoneura Spruce, 1885, Transact. Proc. Bot. Soc. Edinburgh, 15: 555. — *M. hamata* Lindb., 1877, Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 1: 10, 25, nom. illeg.

Рис. 2, 10–12; табл. I, 6–10; II, 10, 11.

Слоевница (0.3)1–1.5 мм шир., 10–60(100) мм дл., светло- или желтовато-зеленые до темно-коричневых при высыхании, часто червеобразные, с обычно широко загнутыми на брюшную поверхность краями, к верхушке обычно б. м. суженные благодаря б. м. выраженному капюшоновидному загибу краев. Крыло слоевища 14–26(31) клеток шир. Клетки средней части крыла (27)35–45 × 35–55(75) мкм, тонкостенные или со слабо утолщенными стенками, иногда с мелкими угловыми утолщениями. Щетинки по краю слоевища парные, б. м. серповидно изогнутые на всем протяжении слоевища или хотя бы местами, 75–270 мкм дл. Слизевые папиллы крупные, 55–100 × 20–27 мкм, прикрывают точку роста. Срединное ребро на поперечном срезе с 2(3) рядами крупных обычно «вздутых» дорсальных клеток около 40–50 мкм шир.; вентральные эпидермальные клетки в числе 2(3), обычно несколько крупнее дорсальных. Клетки внутренней части срединного ребра в 4–5 горизонтальных и 4–5 вертикальных рядах, (13)17–20(35) × 12–25 мкм, с умеренно до слабо, б. м. равномерно утолщенными стенками. Выводковые тела овальные до линейно-языковидных, с прямыми непарными ресничками, спорадически развитыми по краям и на брюшной поверхности срединного ребра. Двудомные. Изученные женские растения (Her. Jar. Exs. 583; Schäfer-Verwimp 6740) с гинецеями, окруженными длинными б. м. изогнутыми на концах щетинками.

Слабо развитые формы вида, по-видимому, могут быть спутаны с *M. conjugata*, от которой отличаются двудомностью; формой верхушек слоевищ, часто с капюшоновидным загибом краев; по меньшей мере местами серповидно загнутыми щетинками вдоль краев и/или срединного ребра слоевища; характерными «вздутыми» вентральными эпидермальными клетками срединного ребра, на поперечном срезе нередко превосходящими по высоте дорсальные эпидермальные клетки; спорадическим развитием выводковых тел. Отличия от других рассматриваемых видов приведены в ключе и табл. 1 и 3.

Экология. На кислых до слабоосновных скалах, реже на коре, мхах, торфе и почве в местах с постоянно высокой атмосферной влажностью. Часто вблизи водопадов в зоне брызг (Paton, 1999; Dierssen, 2001).

Распространение в России. Неизвестно. Возможно нахождение в характерных местообитаниях на юге страны.

Распространение в мире. В основном приокеанические и островные территории Европы, Азии, Северной и Южной Америки, Африки, Австралии, также Индонезия, Новая Каледония, Новая Зеландия, Тасмания, Макаронезия, Карибские о-ва, на Север до

Фарерских о-вов в Европе и островов севера Британской Колумбии, а также, возможно, Аляски в Северной Америке, на юг до юга Южной Америки и Новой Зеландии. В континентальной Азии также известен из Гималаев (Индия, Непал) и китайской провинции Юннань. Самые северные местонахождения в Азии в центральной части о. Хонсю (Япония) (Paton 1999; So, 2002, 2003, 2004; и др.). Приурочен к территориям с океаническим типом климата и их континентальным аналогам.

Изученные образцы. **Великобритания.** Hibernia, Killarney, Cromaglow, in terra gumida infra rupes, 23.07.1873 S. O. Lindberg (syntype of *M. hamata*, H-SOL 2604 014); Ireland, on wet rocks in very narrow shaded gully... 28.06.1966 G. Holliday, LE; Hep. Eur. Exs. 1252. Schottland: Moidart... In Seehöhe, 04.11.1901 S. M. Macvicar, LE; Hep. Eur. exs. 1253. Schottland: Sunart (Resipol)... In Seehöhe, 05.11.1901 S. M. Macvicar, LE. **Япония.** Hep. Jap. 175. Kumamoto: Mudzhikami, ca. 800 m, rocks (mod. *leptoderma-fusca*, with irregularly curved marginal hairs), LE; Hep. Jap. Exs. 583. On wet rocky cliff in shade. Ochigawa ravine in Chichibu mountain area, Saitama Pref., LE (как *M. hamata*, females). **Новая Зеландия.** Brit. Antarct. Exped. 1839–43 J. D. Hooker n. 164, H-SOL 2604 011 (syntype of *M. hamata*, a form with often slightly recurved margins, tender and slightly falcate hairs which are occasionally reduced and/or transformed in rhizoids. Apex notched like in *M. conjugata*. ?Dioicous — many male and few females branches seen. Costa occasionally with 3 ventral or dorsal epidermal cells. Very similar phenotypes occur in *M. conjugata* as well.). **Канада.** British Columbia. Queen Charlotte Islands, Graham Island, humid shaded cliff base. W. B. Schofield, Hugo Sjörs 32197 (как *M. hamata*). **Бразилия.** São Paulo... epiphytisch; 565 m. Schäfer-Verwimp & Verwimp 27.03.1986, LE (ex Herb. Schäfer-Verwimp Nr. 6740 — females, gem., a form with occasionally curved cilia). **Ямайка.** Jamaica. Swartz, H-SOL 2604 005 (syntype of *M. hamata*).

Metzgeria pubescens (Schrank) Raddi, 1818, Jungermanniogr. Etrusca: 46. — *Jungermannia pubescens* Schrank, 1792, Primit. Fl. Salisburg.: 231. — *Metzgeria duricosta* Steph., 1917, Sp. Hepat. 6: 50. — *Apometzgeria pubescens* (Schrank) Kuwah., 1966, Rev. Bryol. Lichénol. 34: 214. — *Metzgeria americana* Masuzaki, 2010, Hikobia, 15(4): 441.

Рис. 2, 1–6; табл. I, 3–5; II, 13–15; III, 9.

Слоевища серовато-зеленые, (0.3)0.7–1.5(2.0) мм шир. и до 10–30 мм дл., б. м. моноподиально ветвящаяся, с плоскими или нередко б. м. волнистыми крыльями, с обеих сторон равномерно покрыты шиповидно заостренными щетинками, придающими растениям войлочную текстуру, на верхушке постепенно закругленные, редко с отдельными утонченными ветвями, с крылом только 3–4 клетки шир. и вытянутыми лопастями слоевища. Крыло слоевища обычно (8)12–

24(31) клетки шир., клетки крыла слоевища тонкостенные, (18)20–40 × 25–50(60) мкм. Слизевые папиллы нередко замещаются обильно развитыми близ верхушки щетинками и тогда неразличимы или, если развиты (например, в образце 09.08.2007 Урбанавичюс, Урбанавичене, LE), то крупные, 35–60 × 20–23(27) мкм, прикрывают точку роста. Срединное ребро с (4)5–12(16), редко бóльшим числом рядов дорсальных и вентральных эпидермальных клеток, б. м. сходных по размерам с клетками сердцевины, располагающимися в 3–9 горизонтальных и 4–9 вертикальных рядах. Клетки срединного ребра тонкостенные или с несколько утолщенными стенками. Выводковые тела обычно отсутствуют, но в образце из Восточного Саяна (09.08.2007 Урбанавичюс, Урбанавичене, LE) отмечено формирование легко обламывающихся вентральных интеркалярных веточек, вызванное, по-видимому, произрастанием в неблагоприятных условиях. Двудомное. В изученном российском материале выявлены только женские растения. Женские ветви почковидные, глубоковыемчатые на верхушке, покрыты щетинками, со срединным ребром при основании, на котором в двух рядах развиваются архегонии (табл. II, 14; III, 9). [Мужские ветви со срединным ребром, свернуты в шаровидные структуры, внутри которых находятся антеридии. Внутренняя (дорсальная) поверхность мужских ветвей почти без щетинок, наружная б. м. густо покрыта щетинками, редко почти гладкая. Ножка коробочки более массивная, чем у большинства видов рода, от 8–10(11) (морфотип *M. pubescens* s. str.) до 12–13(15) (морфотип *M. americana*) клеток в диам. (по: Masuzaki et al., 2010).]

Согласно молекулярно-филогенетическим исследованиям, проведенным Н. Masuzaki с соавт. (Masuzaki et al., 2010), *M. pubescens* и группа различаемых авторами этой работы родственных видов [*M. americana*, *M. duricosta*, *M. kinabaluensis* (Kuwah.) Masuzaki, *M. senjoana* Masuzaki] монофилетичны. Уровень их обособленности от прочих видов рода *Metzgeria* соответствует статусу подрода [*Apometzgeria* (Kuwah.) R. M. Schust.]. *M. frontipilis* Lindb., ранее включавшаяся в этот подрод и имеющая, как и виды подрода *Apometzgeria*, массивную ножку коробочки, но отличающаяся от них закрученными на брюшную сторону краями крыла слоевища и почти не покрытой щетинками брюшной поверхностью слоевища, по данным молекулярно-филогенетического анализа (Masuzaki et al., 2010) относится к подроду *Metzgeria*.

Несмотря на то что в указанной работе (Masuzaki et al., 2010) *M. americana*, *M. duricosta*, *M. kinabaluensis*, *M. pubescens* и *M. senjoana* различаются как обособленные виды, уровень их обособленности как по данным выполненного авторами молекулярно-филогенетического анализа, так и по морфологическим признакам незначителен. В связи с этим их целесообразно рассматривать как синонимы или внутривидовые таксоны *M. pubescens*.

К сожалению, в указанной работе совершенно не анализируется материал этого вида из России, демонстрирующий широкую изменчивость вида по утолщенности клеток сердцевины срединного ребра, волнистости крыла и ветвлению слоевища, рассматриваемых авторами этой работы в качестве дифференциальных признаков. В качестве еще одного важного дифференциального признака в указанной работе используется степень развития щетинок на антеридиальных ветвях. Этот признак, однако, не может использоваться для определения видов, т. к. мужские растения *M. pubescens* в континентальной Евразии очень редки. Так, в подавляющем большинстве изученных образцов этого вида с территории России были выявлены только женские растения, а в Великобритании, напротив, чаще встречаются мужские растения, а не женские (Paton, 1999). С другой стороны, строение структур *Metzgeria*, находящихся под слоевищем, по-видимому, подвержено значительной изменчивости в зависимости от влажности субстрата. На этот факт указывают результаты исследований Kuwahara (1976a) по изучению изменчивости строения стенки коробочки. В изученном мною образце *M. americana* (Bryophytes of Asia 416, LE) мужские веточки варьируют от почти гладких, с единичными щетинками по краям до равномерно покрытых щетинками на наружной поверхности.

Важнейшие отличительные признаки *M. pubescens* и всего подрода *Apometzgeria* — равномерно покрытое щетинками слоевище, массивное срединное ребро из почти не дифференцированных по размерам и характеру утолщений клеток, б. м. покрытые щетинками мужские ветви, развитие срединного ребра при основании женских ветвей — представляют собой сочетание продвинутых и примитивных признаков рода, которые, по-видимому, можно встретить в разных комбинациях и у других видов *Metzgeria*. Так, в образце обоеполюх растений *M. conjugata* с Алтая (22.07.1991 Ignatov, LE) были отмечены слоевища со срединным ребром с 4–8 рядами брюшных и 4 рядами спинных эпидермальных клеток и отдельными щетинками на дорсальной поверхности крыла и срединного ребра слоевища.

Экология. На основных до слабо обогащенных основаниями камнях и скалах, в том числе покрытых почвой, реже на мхах и среди мхов, а также на каменных стенках, с которых иногда может спускаться на почву; редко на гнилой древесине, коре и при основании деревьев, обычно в условиях значительной атмосферной влажности, преимущественно в тенистых местообитаниях. Чувствителен к атмосферному загрязнению (Paton, 1999; Dierssen, 2001; Damsholt, 2002; Потёмкин, Софронова, 2009; и др.).

Распространение в России. Спорадически по всей территории от о. Врангеля на севере до Приморского края и Дагестана на юге.

Распространение в мире. Голарктика, Азия (на юге от Турции до Гималаев, провинции Кашмир в Индии и Филиппин) (So, 2003;

Singh, Singh, 2009), юг Южной Америки (Engel, Kuwahara, 1973: 295; Fuselier et al., 2011: 97), от тропиков до тундровой зоны. Приурочен к районам с постоянно высокой атмосферной влажностью.

Изученные образцы. **Великобритания.** Yorkshire, Dent, 02.01.1872 Stabler, H-SOL 2606 007. **Россия.** Вологодская обл. Харовский р-н, окр. с. Митино, ельник травяно-болотный, изредка на *Hylacomium splendens* и *Rhytidiadelphus triquetrus*, 10.06.1958 Д. Аграпова, LE (females, wing to 25 cells wide). *Кабардино-Балкарская Республика.* Эльбрусский р-н, окрестности Поляны Нарзанов, у водопада (~ 50 м выше 43°14'38.9" с. ш., 42°33'49.4" в. д., 2041 м над ур. м.), на вертикальной поверхности скалы, 20.08.2010 З. М. Ханов 198-1, LE (females). *Дагестан.* Гунибское плато, 1700–1870 м над ур. м., на камнях и скалах, Дорошина 1, 99; 24.05.2009 Г. П. Урбанавичюс, LE; там же, на почве у камня в траве... Дорошина 79, LE. *Красноярский край.* Окр. Красноярска, Столбы, скалы «Дикарёк», среди *Thuidium*; 24.06.1935 В. Верещагин, LE (females). *Бурятия.* Саянские горы, Иркутская губерния, Тункинский район, Кильба пустынь, 29.08.1902 А. А. Еленкин, LE (females, fr., wing to 31 cells wide, midrib of 4 horizontal and 6 vertical layers of ± evenly thick-walled cells ~ 25–30 mkm in diam., epidermal cells thin-walled); [Восточный Саян] 52°35'52.8" с. ш., 99°03'30.2" в. д., 1549 м над ур. м. ...на скальных обнажениях в листовичном лесу, 09.08.2007 Г. П. Урбанавичюс, И. Н. Урбанавичене, LE (females, small thalli with wing 4–8 cells wide and ventral intercalary brood branches and large thalli with wing to 24 cells wide; cross section of costa of small thalli with 4+4 epidermal cells and 3 horizontal and 4 vertical layers of medullar cells). *Республика Тыва.* Тоджинская котловина... 52°23' с. ш., 96°35' в. д., 1300 м над ур. м., сев. склон глубокого ущелья, на камнях, 10.07.1999 V. A. Bakalin (Herp. Ros. Exs.: 2. *Apometzgeria pubescens*), LE (females). *Якутия.* Томпонский улус, хр. Сунтар-Хаята, 235 км Магаданской трассы, гора Стрелка, юж. склон, 870 м над ур. м., курумник, между камнями, увлажненное местообитание... 09.07.1998 Е. В. Софронова, LE (females, a form with massive somewhat flattened costa, undulate thallus margin and small cells of wing, ca. 20–25 mkm in diam.). *Остров Врангеля.* Среднее течение р. Неожиданной, щепнисто-суглинистое разнотравно-осоковое-моховое сообщество, 12.07.1985 А. И. Гуляев, LE. *Северная Корякия.* Оз. Пиккульнейское, крупные останцы на вершине сопки, задернованный участок, 09.08.1984 О. М. Афонина, LE. *Сахалинская обл.* Восточно-Сахалинские горы... г. Вайда (49°52'27" с. ш., 143°28'59" в. д., 900 м над ур. м.) на влажных известковых скалах, 20.08.2006 V. A. Bakalin (Herp. Ros. Exs. 77), LE (a form with some flagelliform lobes and stout costa, females). *Приморский край.* Шкотовский р-н, верховья р. Мейхе... 03.08.1927 В. Траншель, LE. **Тайвань.** Bryophytes of Asia. 416. *Metzgeria americana* Masuzaki... 24°22'45.09" N, 121°24'34.56" E, 2960 m alt., on boulder, LE.

Metzgeria temperata Kuwah., 1976, J. Hattori Bot. Lab. 40: 219. — *M. fruticulosa* auct. non (Dicks.) A. Evans: Kuwah., 1958, J. Hattori

Bot. Lab. 20: 131. — *M. fruticulosa* auct. non (Dicks.) A. Evans: auct. eur., p. p.

Рис. 1, 6, 7; табл. I, 11–12; II, 9.

Слоевница светло-зеленые, при длительном высыхании не синеющие, 0.6–1.1 мм шир. и до 5–10 мм дл., упорядоченно вильчато ветвящиеся, обычно со слабо загнутыми на брюшную сторону краями. Крыло слоевница 4–15 клеток шир. (по: Kuwahara, 1976b: 11–18(26) клеток шир.), клетки крыла тонкостенные или с несколько утолщенными стенками, иногда с отчетливыми мелкими угловыми утолщениями, (35)40–50 × 50–75 мкм (по: Kuwahara, 1976b: 25–43 × 33–58(70) мкм). Ризоиды беспорядочные вдоль срединного ребра и краев распростертых частей слоевница, не образуют щетинки. Слизевые папиллы прикрывают точку роста, 40–60(75) × 20–23 мкм. Срединное ребро с 2 рядами дорсальных эпидермальных клеток 35–50 мкм шир. и 2(3) рядами вентральных эпидермальных клеток. Клетки сердцевины в (2)3(4) горизонтальных и 3–4 вертикальных рядах, (20)25–30(35) × (13)17–20(23) мкм, с сильно до умеренно утолщенными стенками, особенно в углах. Выводковые тела вдоль краев утонченных, часто восходящих верхушек ветвей слоевница, мелкие, дисковидные и овальные, 100–150(175) мкм дл. Срединное ребро обычно не расширяется на утонченных почкующихся ветвях слоевница, с 2 рядами дорсальных и вентральных эпидермальных клеток, как исключение (по: Kuwahara, 1976b: 218) — с 3–4 рядами. Двудомные.

Вид может быть принят прежде всего за *M. furcata*, стерильные формы *M. conjugata* и за *M. violacea*. От первых двух видов отличается частым формированием восходящих утонченных верхушек побегов, развивающих дисковидные выводковые тела по краям крыльев, а также упорядоченным дихотомическим ветвлением. От *M. furcata* отличается также б. м. загнутыми на брюшную сторону краями крыльев слоевниц и часто более крупными клетками. От *M. violacea* отличается выводковыми телами только по краям крыла восходящих ветвей слоевница и их отсутствием на дорсальной и вентральной поверхности срединного ребра, слизевыми папиллами, прикрывающими точку роста, а также отсутствием синей окраски длительно высушенных слоевниц, слабее загнутыми на брюшную сторону краями слоевница, обычно не развивающими щетинки, более крупными клетками слоевница. Отличия от других рассматриваемых видов приведены также в ключе и табл. 1 и 3.

Следует отметить, что *M. temperata* до ее описания (Kuwahara, 1976b) принималась автором вида за *M. consaguinea* Schiffn., имеющую более южное распространение. От этого вида *M. temperata* отличается более широкими клетками крыла слоевница, которые только 18–30(35) мкм шир. у

M. consaguinea, и постоянным развитием выводковых тел, которые редко встречаются у последнего вида.

Экология. На коре, редко на гнилой древесине и скалах (Kuwahara, 1958). На стволах и нижних ветвях лещины, ивы, бука, дуба и ольхи, реже на других широколиственных породах, вечнозеленых кустарниках, хвойных и гнилой древесине. Иногда на гранитах и других не обогащенных основаниями породах, эпилитно или среди свисающих мхов (Paton, 1999).

Распространение в России. Известен только с о. Шикотан (см. изученные образцы; Потёмкин, Софронова, 2009). Возможно нахождение на Кавказе.

Распространение в мире. Западная и Центральная Европа, Япония, Северная Америка (So, 2003; Paton, 1999). Распространение не вполне ясно из-за возможных ошибочных определений вида европейскими авторами как *M. fruticulosa* в широком смысле, т. е. включая *M. violacea*.

Изученные образцы. **Россия.** Сахалинская обл. О. Шикотан, бухта Агатоя (43°44' N, 146°43' E), пихтово-папоротниковый лес с травяно-моховым покровом, в основании пихты, 16.09.2006 Т. I. Nyushko № 039-06 (gem.), LE; о. Шикотан, окрестности пос. Малокурильское (43°51' N, 146°49' E). Густой пихтарник с редким папоротниковым покровом, в основании березы, 16.09.2006 Т. I. Nyushko № 10.3-06, males, gem., LE. **Япония.** Нер. Jap. Ser. 9 (1958). Ed. S. Hattori 436. *Metzgeria fruticulosa* (Dicks.) Evs. On rock, s. m. ca. 950 m alt., Handa in distr. Kusu, Oita Pref. (gem.), LE. **Тайвань.** Bryophytes of Asia. 417... 24°22'09.87" N, 121°22'30.93" E, 2790 m alt., on twigs of *Picea*, LE (coelocales, gem.).

Metzgeria violacea (Ach.) Dumort., 1835, Rec. d'Observ. Jungerm.: 26. — *Jungermannia violacea* Ach., 1805, Beitr. Naturk. 1: 77, f. 1–3. — *M. fruticulosa* auct. non (Dicks.) A. Evans p. max. p., non Kuwah., 1958, J. Hattori Bot. Lab. 20: 131.

Рис. 1, 8, 9; табл. I, 13–16; II, 1–2; III, 4–8.

Слоевница 0.4–0.8 мм шир. и до 6 мм дл., светло-зеленые, при длительном высыхании синеющие, упорядоченно вильчато ветвящиеся, часто с суженными восходящими верхушками, несущими выводковые тела. Края слоевищ обычно от слабо до довольно сильно загнутых на брюшную сторону. Крыло слоевища 6–12 клеток шир., клетки крыла со слабо утолщенными стенками и отчетливыми мелкими угловыми утолщениями, 25–35(40) × 27–40(55) мкм. Края распростертых частей слоевищ обычно с упорядоченными щетинками и иногда укороченными разветвленными на концах ризоидами, срединное ребро — с ризоидами и иногда укороченными щетинками,

образующими характерную щеточку. Слизевые папиллы слабо развиты и часто одиночные, короткие, 20–25(30) × 10–14 мкм, обычно не прикрывают точку роста. Срединное ребро в распростертой части слоевища с 2(3) рядами дорсальных эпидермальных клеток около 20–30(37) мкм шир. и 2–4 рядами вентральных эпидермальных клеток. Клетки сердцевины в 3 горизонтальных и 4 вертикальных рядах, 13–20 × 10–17 мкм, с сильно утолщенными стенками, особенно в углах. Выводковые тела часто собраны в кучки на верхушках утонченных, часто восходящих ветвей слоевища, вдоль краев и нередко на б. м. расширенном срединном ребре с 3–6 рядами дорсальных и вентральных эпидермальных клеток, мелкие, дисковидные и овальные, 75–175 мкм дл. Двудомные. Изученный материал из России стерильный.

Важнейшими отличительными признаками вида являются развитие синей окраски после длительного высыхания материала и формирование дисковидных выводковых тел не только по краям, но и на срединном ребре утонченных восходящих ветвей слоевища (табл. III, 7). По литературным данным (Paton, 1999; Sass-Gyarmati et al., 2008; и др.), срединное ребро на восходящих ветвях слоевища расширяется и образовано 3–6 дорсальными и вентральными рядами клеток, что отличает вид от близкой *M. temperata*, для которой отмечается 2–3 ряда клеток в этих участках слоевища. Этот признак важен при определении свежего материала, но не всегда надежен, так как, по-видимому, коррелирует с интенсивностью образования выводковых тел на срединном ребре. При образовании на срединном ребре лишь отдельных выводковых тел срединное ребро на восходящих побегах может быть только с 3 рядами дорсальных и вентральных клеток, что отмечено для растений из Кабардино-Балкарии (Потёмкин, 158-1, LE). В таких случаях важным критерием для отнесения растений к *M. violacea* является их посинение после длительного (обычно более 2 месяцев) высыхания материала. Прочие отличия приведены при обсуждении *M. temperata*, а также в ключе и табл. 1 и 3.

Экология. Особенно часто встречается на коре бузины, ольхи, ивы и орешника в условиях умеренного освещения и значительной атмосферной влажности. Как исключение отмечался на влажных затененных нейтральных до основных скалах и очень редко на бетоне. Чувствителен к атмосферному загрязнению (Paton, 1999; Dierssen, 2001). В Румынии ограничен в распространении реликтовыми местообитаниями в узких ущельях или иногда во влажных долинах и постоянно встречается около водотоков, главным образом на тонких ветках, а также на корнях, коре, часто вместе с видами *Orthotrichum* и *Ulota* (Sas-Gyarmati et al., 2008). К подобным местообитаниям можно отнести и местонахождение вида на Голубых озерах в Кабардино-Балкарии.

Распространение в России. Карачаево-Черкесская Республика (Otto, 2001) и Кабардино-Балкарская Республика (Потёмкин, 2010). Указание вида для Калининградской обл. (Konstantinova, Bakalin et al., 2009) со ссылкой на работу L. Dietzov (1938) ошибочно. В указанной работе этот вид приводится как *M. fruticulosa* для западной Пруссии (Померания), а не для восточной Пруссии, к которой относилась Калининградская обл. («...die in Pommern nicht weit von der westpreußen Grenze von Hintze gefunden worden ist, könnte im Gebeit auch vorkommen»). Вид приводился также для юго-западной России К. Damsholt (2002) на основании неподтвержденных указаний R. Düll (1983) для Прибалтийского района СССР (К. Damsholt, личн. сообщ.).

Распространение в мире. Европа (вне России — на восток до Польши, Чехословакии и Румынии), Чили, Аргентина, Боливия, Перу (Kuwahara, 1968; Engel, 1978; So, 2002; Sas-Gyarmati et al., 2008), Фолклендские о-ва (Engel, 1990). Указания для Африки, по-видимому, ошибочны и относятся к *M. consaguinea* (So, 2004).

Изученные образцы. **Великобритания.** Ireland. On *Fraxinus*... 22.06.1966 G. Holliday; Frankreih Digosville (Manche). 09.04.1903 L. Corbiere (V. Schiffner. Hep. Eur. exs. 1250), LE. **Германия.** Hepaticae Bavaricae... ± 680 m s. m. 01.10.1939, LE; Hepaticae Bavaricae... ± 805 m s. m. 12.01.1948, LE; Flora von Schleswig-Holstein, Saxen, 15.05.1932, LE. **Польша.** Bieszczady Zachodnie... ad corticem Alnus incanae... 700 m s. m. 25.09.1958 Jerzy Szweykowski (Hepaticotheca Polonica Fasc. X, № 228), LE (female branch seen). **Россия.** Кабардино-Балкарская Республика. Черекский р-н, Нижние Голубые озера, берег Нижнего Голубого озера, ~ 48°13'58.3"с. ш., 43°32'17.2" в. д., 813 м над ур. м., на коре сравнительно тонкой ивы в развилке на высоте 1.5–2 м, небольшим сплошным покрытием, 16.08.2010 А. Д. Потёмкин 158-1, LE. **Аргентина.** *Jungermannia violacea* Ach. — «New Zealand, Dusky Bay», Terra del Fuego, LE (изотип). Голотип *Jungermannia violacea* этикетирован аналогично: «New Zealand, Dusky Bay, A. Sparrmann s. n., 1773» (So, 2002), отличаясь лишь указанием фамилии коллектора и года сбора. При этом на хранящемся в LE оригинальном конвертике название вида и Terra del Fuego написаны сохранившимися цвет черными чернилами (по-видимому, при определении вида), а New Zealand, Dusky Bay — более старая, выгоревшая надпись. Как отмечала Е. А. Hodgson (1961), «...*M. violacea* in the Acharius Herbarium at Lund, labeled as from Dusky Bay, New Zealand, collected by Sparrmann in the employ of the Forsters on Captain Cook's ship Resolution was not collected in New Zealand at all. We do not have in New Zealand a blue *Metzgeria* with "pointed and highly modified gemmiparous branches"...». По-видимому, образец был собран во время 2-го кругосветного путешествия Джеймса Кука, проходившего как через Новую Зеландию (в 1773 и 1774 гг.), так и через Огненную Землю (в 1774, а не в 1773 г., как свидетельствует этикетка

голотипа), и по-видимому, ошибочно этикетирован значительно позже сбора. Отсутствие каких-либо современных указаний вида для Новой Зеландии подтверждает этот факт (см. также: Kuwahara, 1968: 48; So, 2002, 2003).

Особенности экологического поведения рассматриваемых видов. Все рассматриваемые виды характеризуются широкой экологической амплитудой, но большинство из них приурочено преимущественно к субстратам с определенной кислотностью. Влажность местообитаний видов в значительной степени определяет особенности их географического распространения. Указанные характеристики отражены в табл. 3.

Таблица 3

Сравнительные экологические характеристики видов рода *Metzgeria*, известных из России и с сопредельных территорий

/ Comparison of ecological requirements of the studied species of *Metzgeria*

Вид	Кислотность субстратов / pH	Каменистые субстраты / Rocks	Почва / Soil	Мхи / Mosses	Кора / Bark	Гнилая древесина / Rotten wood	Влажность / Humidity
<i>M. conjugata</i>	N-B	+++	(+)	+	+	(+)	+
<i>M. furcata</i>	A	++	+	+	+++	+	+
<i>M. leptoneura</i>	A-b	+++	+	+	+	(+)	+++
<i>M. pubescens</i>	(a)B	+++	+	+	(+)	(+)	+
<i>M. temperata</i>	A-N	+	-	+	+++	+	++
<i>M. violacea</i>	N-B	(+)	-	-	+++	(+)	++

Примечание. Субстраты: А — acid — кислые; а — slightly acid — слабо кислые; N — ± neutral — нейтральные; b — weakly basic — слабо основные; B — basic — основные. Количество знаков «+» отражает степень субстратной приуроченности, number of «+» reflects degree of substrate affiliation; «(+）」 — нехарактерные субстраты — substrates, which are not characteristic for the species.

Тенденции географического поведения рассматриваемых видов. Все рассматриваемые виды имеют широкое полизональное распространение, но различаются по степени проникновения в высокие широты и районы с континентальным климатом. Географическая амплитуда видов, по-видимому, в значительной степени определяется наличием характерных субстратов и ниш в районах с высокой и постоянной атмосферной влажностью. Наиболее широкое распространение свойственно *M. pubescens*, распространенной как в континентальных рвйонах (в том числе в Якутии — хребет Сунтар-Хаята), так и в приокеанических, а также в высокой Арктике (о. Врангеля). *M. furcata* известна в России от субарктических районов Кольского

п-ова до Черноморского побережья Кавказа. Вид, однако, не приводился из Западной Сибири и Якутии. Находка *M. furcata* на Западном Шпицбергене (78°13'03" с. ш., 13°49'48" в. д.) на потолке пещеры (Vorovich, 2010) расширяет представление о географической амплитуде вида. Наиболее узкая (несмотря на обширный широтный и/или долготный «размах» ареала) приуроченность к приокеаническим или приморским территориям с постоянным уровнем атмосферной влажности, свойственна *M. temperata*, *M. violacea*, а также провизорному для флоры России виду — *M. leptoneura*. Ниже схематически представлено сравнение амплитуд широтного распространения и континентальности исследованных видов.

Широтная амплитуда/Latitude amplitude

В мире / Worldwide

M. pubescens ≥ *M. furcata* > *M. violacea* ≥ *M. leptoneura* > *M. conjugata* > *M. temperata*

В России / In Russia

M. pubescens > *M. furcata* > *M. conjugata* > *M. violacea*, *M. temperata*

Амплитуда континентальности / Continentality amplitude

M. pubescens ≥ *M. furcata* > *M. violacea* ≥ *M. leptoneura* > *M. conjugata* > *M. temperata*

Благодарю М. С. Игнатова, Н. А. Константинову, Т. И. Коротееву и Е. Н. Андрееву за предоставление образцов по роду *Metzgeria* для исследования, Nijole Kalinauskaite и Michael Stech — за помощь с литературой, Н. А. Флоренскую за подготовку иллюстраций срезов слоевища, Kell Damsholt — за комментарий по распространению *Metzgeria violacea*, А. Н. Сенникова — за консультацию по номенклатурным вопросам, В. М. Коткову и Е. В. Софронову за внимательное прочтение рукописи и ценные советы. Работа частично поддержана Программой Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

Литература

Зеров Д. К. Флора печиночных і сфагнових мохів України. Київ, 1964. 356 с. — Потёмкин А. Д. Новые находки печеночников в Кабардино-Балкарской Республике. 1 // Arctoa. 2010. Т. 19. С. 273. — Потёмкин А. Д., Софронова Е. В. Печеночники и антоцеротовые России. Т. 1. СПб.; Якутск, 2009. 368 с. — Vorovich E. A. New liverwort records from Svalbard. 1 // Arctoa. 2010. Vol. 19. P. 280–281. — Crandall-Stotler B., Stotler R. E., Long D. G. Morphology and classification of the Marchantiophyta // Bryophyte Biology. 2nd ed. / Eds. B. Goffinet, A. J. Shaw. Cambridge, 2009a [2008]. P. 1–54. — Crandall-Stotler B., Stotler R. E., Long D. G. Phy-

logeny and classification of the Marchantiophyta // *Edinburgh J. Bot.* 2009b. Vol. 66, № 1. P. 155–198. — *Damsholt K.* Illustrated flora of Nordic liverworts and hornworts. Lund, 2002. 840 p. — *Dierssen K.* Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes // *Bryoph. Bibl.* 2001. Bd 56. S. 1–289. — *Dietzov L.* Die Mosse Altpreußens und ihre Standorte // *Jahresber. Preuss. Bot. Vereins. Königsberg.* 1938. S. 1–84. — *Düll R.* Distribution of the European and Macaronesian liverworts (Hepaticophytina) // *Bryol. Beitr.* 1983. Bd 2. S. 1–115. — *Engel J. J.* A taxonomic and phytogeographic study of Brunswick Peninsula (Strait of Magellan) Hepaticae and Anthocerotae // *Fieldiana, Bot.* 1978. Vol. 41. P. i–viii + 1–319. — *Engel J. J.* Falkland Islands (Islas Malvinas) Hepaticae and Anthocerotophyta: a taxonomic and phytogeographic study // *Fieldiana, Bot. N. S.* 1990. № 40. P. i–viii, 1–209. — *Engel J. J., Kuwahara Y.* *Metzgeria litoralis* sp. nov. and *Apometzgeria* from Southern South America // *Bryologist.* 1973. Vol. 76, № 2. P. 293–296. — *Evans A. W.* Vegetative reproduction in *Metzgeria* // *Ann. Bot.* 1910. Vol. 24, № 94. P. 271–303. — *Flora Hepaticarum Chinae boreali-orientalis*, 1981. 220 p. (in Chinese). — *Frye W., Stech M., Fischer E.* Syllabus of plant families: Adolf Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. 13th ed. / Ed. W. Frye. Pt. 3: Bryophytes and seedless vascular plants. Berlin; Stuttgart, 2009. 419 p. — *Fuselier L. C., Shaw B., Engel J. J., Konrat M. von, Costa D. P., Devos N., Shaw A. J.* The status and phylogeography of the liverwort genus *Apometzgeria* Kuwah. (*Metzgeriaceae*) // *Bryologist.* 2011. Vol. 114, N 1. P. 92–101. — *Hodgson E. A.* New Zealand hepaticae (liverworts) — XI. A review of the New Zealand species of the genus *Metzgeria* // *Trans. Roy. Soc. New Zealand, Bot.* 1961. Vol. 88. P. 713–725. — *Konstantinova N. A., Bakalin V. A. et al.* Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia // *Arctoa.* 2009. Vol. 18. P. 1–63. — *Kuwahara Y.* A revision of the Japanese species of the genus *Metzgeria* // *J. Hattori Bot. Lab.* 1958. № 20. P. 124–141. — *Kuwahara Y.* The family *Metzgeriaceae* in North and South East Asia, Pacific Oceania, Australia and New Zealand // *Rev. Bryol. Lichénol.* 1966. Vol. 34, fasc. 1–2. P. 191–239. — *Kuwahara Y.* The blue or blue-green coloration in dried specimens of *Metzgeria* // *Bryologist.* 1968. Vol. 71, № 1. P. 46–49. — *Kuwahara Y.* Variation in the capsule-wall structure in three common species of *Metzgeria* (Hepaticae), with special references to gametophytic features // *J. Hattori Bot. Lab.* 1976a. № 40. P. 247–258. — *Kuwahara Y.* *Metzgeria temperata* a new Holarctic species of Hepaticae // *J. Hattori Bot. Lab.* 1976b. № 40. P. 217–220. — *Kuwahara Y.* Abberant structures of elaters observed in genus *Metzgeria* (Hepaticae) // *Hikobia.* 1977. Vol. 8, № 1–2. P. 110–116. — *Kuwahara Y.* Synopsis of the family *Metzgeriaceae* // *Rev. Bryol. Lichénol.* 1978a. Vol. 44. P. 351–410. — *Kuwahara Y.* *Metzgeria fukuokana*, sp. nov., with notes on the monoecious species of *Metzgeria* (Hepaticae) // *J. Jap. Bot.* 1978b. Vol. 53, № 9. P. 264–271. — *Lindberg S. O.* Hepaticae in Hibernia mense Julii 1873 lectae // *Acta Soc. Sci. Fenn.* 1875. № 10. P. 467–599. — *Lindberg S. O.* *Monographia Metzgeriae* // *Acta Soc. Fauna Fl. Fenn.* 1877. № 1. P. 3–47. — *Masuzaki H., Tsubota H., Shimamura M.,*

Yamaguchi T., Deguchi H. A taxonomic revision of the genus *Apometzgeria* (Metzgeriaceae, Marchantiophyta) // *Hikobia*. 2010. Vol. 15, № 4. P. 427–452. — Otte V. Flechten und Moose im Gebiet des Bolschoi Tchatsch (NW-Kaukasus) — eine erste Übersicht, ergänzt durch einige von D. Benkert bestimmte Pezizales // *Feddes Repert.* 2001. Bd 112, № 7–8. S. 565–582. — Paton J. A. The liverwort flora of the British Isles. Essex, 1999. 626 p. — Raddi G. *Jungermannographica Etrusca*. Modena, 1818. 45 p. — Sass-Gyarmati A., Goia I., Pócs T. The distribution *Metzgeria violacea* in Apuseni Mountains (Romanian Western Carpathians) // *Folia Cryptog. Estonica*. 2008. Fasc. 44. P. 121–124. — Schumacker R., Váňa J. 2005. Identification keys to the liverworts and hornworts of Europe and Macaronesia (distribution and status). 2nd ed, rev. and upd. Poznan, 2005. 211 p. — Schuster R. M. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. Vol. 5. Chicago, 1992. xvii + 854 p. — Singh S. K., Singh D. K. Hepaticae and Anthocerotae of Great Himalayan National Park and its environs (HP), India / Government of India, Botanical Survey of India. Kolkata, 2009. 463 p. — So M. L. *Metzgeria* (Hepaticae) in Australasia and Pacific // *New Zealand J. Bot.* 2002. Vol. 40. P. 603–627. — So M. L. The genus *Metzgeria* (Hepaticae) in Asia // *J. Hattori Bot. Lab.* 2003. № 94. P. 159–177. — So M. L. *Metzgeria* (Metzgeriaceae, Marchantiophyta) in Africa // *New Zealand J. Bot.* 2004. Vol. 42. P. 271–292.

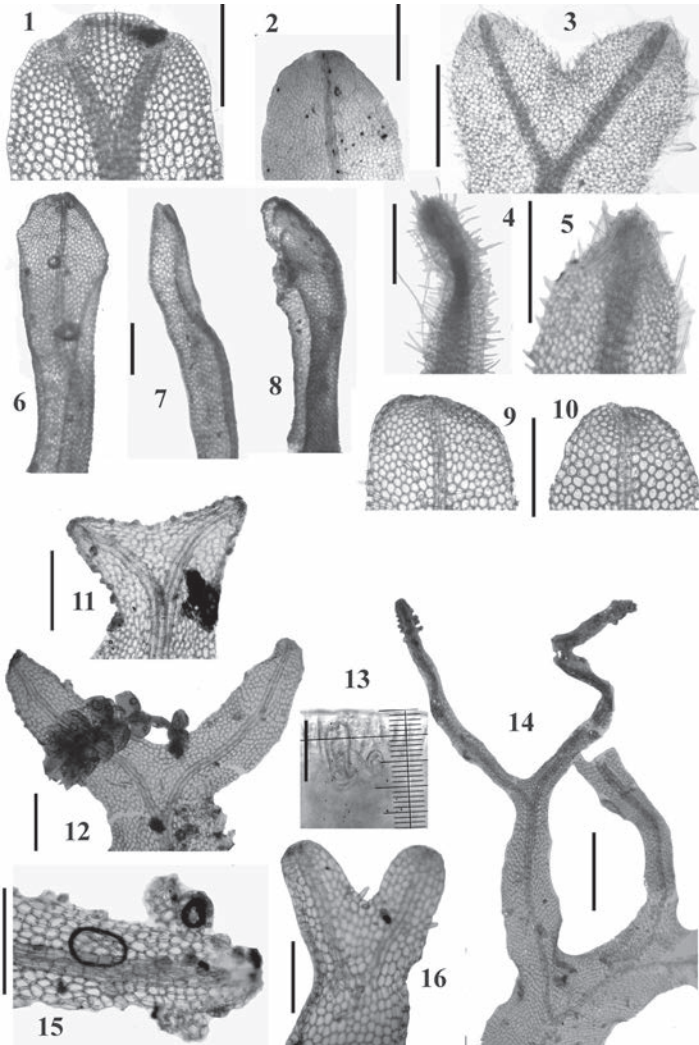


Таблица I. Верхушки слоевищ.

1 — *M. conjugata*: с Н-SOL 2599 08; 2 — *M. furcata*: с синтипа Н-SOL 2603 007; 3–5 — *M. pubescens*: 3 — с 09.08.2007 Урбанавичюс, Урбанавичене, LE, 4 — с 20.08.2006 Bakalin (Нер. Ros. Exs. 77), LE, 5 — с 10.06.1958 Аграпова, LE; 6–10 — *M. leptoneura*: 6–8 — с Нер. Јар. 175, LE, 9, 10 — с Н-SOL 2604 011; 11–12 — *M. temperata* (12 — с *Nipponolejeunea subalpina*): с Nyushko 039-06, LE; 13–16 — *M. violacea* (13 — верхушка слоевища со слизевыми папиллами): 13, 15, 16 — с 16.08.2010 Потёмкин 158-1, LE, 14 — с изотипа *M. violacea*, LE. Масштабные линейки: 1–12, 14 — ~ 500 мкм; 13 — ~ 30 мкм; 15, 16 — ~ 250 мкм.

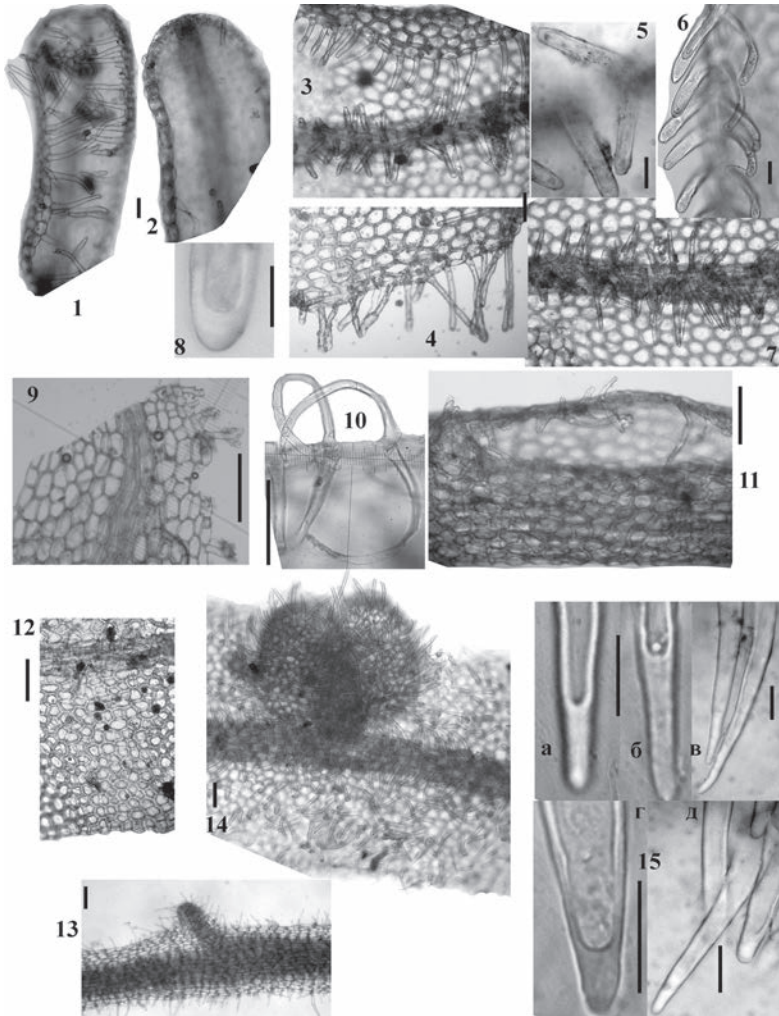


Таблица II. Края, срединное ребро слоевища с брюшной стороны и окончания краевых щетинок.

1–2 — *M. violacea*: с 16.08.2010 Потёмкин 158-1, LE; 3–8 — *M. conjugata*: 3, 4 — с Н-SOL 2599 003, 5, 8 — с Потёмкин, Ханов 159-1, LE, 6, 7 — с Н-SOL 2599 08; 9 — *M. temperata*: с Nyushko 10.3-06, LE; 10, 11 — *M. leptoneura*: 10 — с Нер. Eur. Exs. 1253, LE, 11 — с синтипа Н-SOL 2604 005; 12 — *M. furcata*: с синтипа Н-SOL 2603 007; 13–15 — *M. pubescens*: 13 — с 20.08. 2006 Bakalin (Нер. Ros. Exs. 77), LE, 14 — с 09.08.2007 Урбанавичюс, Урбанавичене, LE, 15 — с Ханов 198-1, LE. Масштабные линейки: 1–4, 7, 10–14 — ~ 100 мкм; 5, 6 — ~ 20 мкм; 8, 15 — ~ 10 мкм; 9 — ~ 250 мкм.

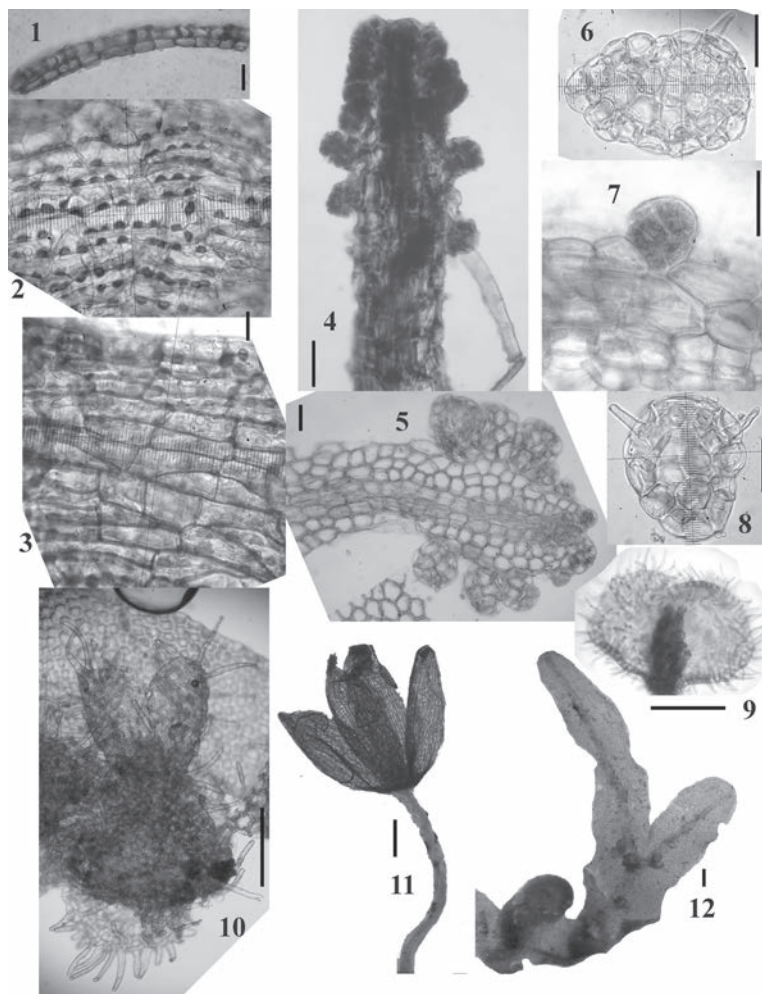


Таблица III. Строение структур, связанных с размножением.

1–3 — *M. conjugata*: с 01.07.2006 Nyushko, LE; 4–8 — *M. violacea*: с 16.08.2010 Потёмкин 158-1, LE; 9 — *M. pubescens*: с 29.08.1902 Еленкин, LE; 10–12 — *M. furcata*: 10, 12 — с синтипа H-SOL 2603 007, 11 — с 29.07.2004 Дулин, LE. 1 — поперечный срез стенки коробочки; 2 — внутренний слой стенки коробочки; 3 — наружный слой стенки коробочки; 4, 5 — почкующиеся верхушки слоевищ; 6, 8 — выводковые тела; 7 — увеличенный фрагмент срединного ребра верхушки слоевища 5 с образующимся выводковым телом; 9 — женская веточка с двумя рядами неоплодотворенных архегониев вдоль срединного ребра; 10 — женские веточки; 11 — вскрывшаяся коробочка; 12 — женское слоевище с целокаулом. Масштабные линейки: 1–3 — ~ 20 мкм; 4, 6–8 — ~ 50 мкм; 9–12 — ~ 200 мкм.