

## Род *Thamnobryum* Nieuwl. — Тамнобриум

Растения крупные или среднего размера, в рыхлых жестких дерновинках, темно-зеленые, блестящие или не блестящие. Первичный стебель простертый по субстрату, с многочисленными ризоидами. Вторичный стебель древесный, в проксимальной части прямостоячий, не ветвящийся, в самом низу с мелкими прижатыми листьями, далее, ниже той части, где он начинает обильно ветвиться, листья более крупные, но, как и самые нижние, практически по всей длине прижатые к стеблю, из широко яйцевидного основания узко заостренные; выше стебель полого дуговидно согнутый, густо всесторонне облиственный, всесторонне дважды (-трижды) перисто ветвящийся, веточки всесторонне или уплощенно облиственные, на верхушках иногда оттянутые. Листья стебля в его ветвящейся части от прижатых до отстоящих, от яйцевидно-ланцетных до широко яйцевидных или яйцевидно-треугольных, к верхушке коротко треугольно заостренные или б. м. широко закругленные, слабо или сильно вогнутые; край вверху грубо пильчатый, ниже умеренно пильчатый до цельного; жилка простая, сильная, согнутая над основанием, вверх постепенно суженная, оканчивается на несколько клеток ниже верхушки листа (до 0.9-0.95 длины листа); клетки в верхней части листа округло-многоугольные или коротко ромбические, умеренно толстостенные, гладкие, реже мамиллозные, иногда несколько рядов субмаргинальных клеток удлиненные, вдоль самого края клетки более мелкие, коротко прямоугольные; клетки основания листа прямоугольные, умеренно толстостенные, б. м. пористые. Листья веточек сходны с вышеописанными, но мельче. Двудомные, реже однодомные. Перихециальные листья длинно заостренные, без жилки. Коробочка на длинной ножке, прямостоячая или б. м. наклоненная за счет изгиба ножки непосредственно ниже коробочки, прямая, продолговато-овальная. Крышечка высоко коническая, с клювиком. Колечко отпадающее. Перистом полно развитый. Эндостом с высокой базальной мембраной, широкими сегментами и ресничками, равными по длине сегментам. Споры мелкие. Колпачок голый.

Тип рода – *Thamnobryum alleghaniense* (Muell. Hal.) Nieuwl. Род включает 25-40 видов, распространенных преимущественно в зоне широколиственных лесов и субтропиках. Название от  $\theta\acute{\alpha}\mu\nu\omicron\varsigma$  – куст,  $\beta\rho\acute{\iota}\omicron\nu\varsigma$  – мох (греч.), отражает форму роста видов этого рода.

1. Веточные листья от слабо до умеренно вогнутых, яйцевидно-треугольные, б. м. узко заостренные; субмаргинальные клетки в средней части листа дифференцированные, длиннее клеток средней части пластинки ..... *T. alopecurum*

- Веточные листья от умеренно до сильно вогнутых (кроме *T. coreanum*), яйцевидно-ланцетные или яйцевидно-треугольные, б. м. широко заостренные или тупые; субмаргинальные клетки в средней части листа не дифференцированные ..... 2
- 2. В веточных листьях клетки листа близ жилки в средней части продолговатые, не угловатые, их длинная ось имеет угол 45° к жилке; дорсальная поверхность жилки с одноклеточными зубцами до гладкой; однодомные ..... 3
- В веточных листьях клетки листа близ жилки в средней части изодиаметрические или коротко прямоугольные, угловатые, их длинная ось примерно параллельна жилке; дорсальная поверхность жилки с пластинчатыми выростами; однодомные ..... 4
- 3. Стеблевые и веточные листья яйцевидные или широко яйцевидные, сильно вогнутые, широко заостренные или б.м. закругленные, вверху лодочковидные ..... *T. subseriatum*
- Стеблевые и веточные листья яйцевидно-ланцетные, от слабо до умеренно вогнутых, более узко заостренные, вверху б.м. плоские, не лодочковидные ..... *T. subserratum*
- 4. Клетки пластинки листа мамиллозные, так что контуры их не вполне четкие ..... *T. coreanum*
- Клетки пластинки листа гладкие, контуры их вполне четкие ..... *T. neckeroides*

1. ***Thamnobryum alopecurum*** (Hedw.) Nieuwl. ex Gang., Mosses E. India 5: 1452. 1976. – *Hypnum alopecurum* Hedw., Sp. Musc. Frond. 267. 1801. – *Thamnium alopecurum* (Hedw.) Bruch et al., Bryol. Eur. 5: 214. 1852, *nom. illeg.* – **Тамнобриум лисохвостый.**

Растения крупные до очень крупных, реже средних размеров; вторичный стебель 10-15 см дл., веточки первого порядка 3-4 см дл. Часть стебля ниже зоны ветвления явная, б.м. равна длине олиственной части. Листья в олиственной части стебля 2.0-2.5×0.7-0.9 мм, яйцевидно-треугольные, б.м. узко заостренные, слабо или умеренно вогнутые, б.м. плоские ниже верхушки; жилка на дорсальной стороне гладкая или с очень небольшими шипиками; клетки пластинки в средней части 10-17×8-12 μm; субмаргинальные клетки местами удлинено прямоугольные, выделяющиеся среди б. м. изодиаметрических клеток пластинки листа, близ жилки в средней части листа ориентированы параллельно жилке. Двудомный, спорофиты редко. Ножка 1.0-1.5 см. Урночка до 2 мм дл. Споры 10-12 μm.

*Thamnobryum alopecurum* встречается в большинстве европейских стран, на восток

до Украины, Эстонии, Латвии и др., в Макаронезии, Северной Африке, на Ближнем Востоке, государствах Кавказа. Старые указания для Восточной Азии, включая Российский Дальний Восток, были сделаны еще до разработки систематики рода и последними ревизиями не подтверждены. В России вид очень обычен и массово встречается на Черноморском побережье Кавказа, тогда как в удаленных от моря, а также и более сухих районах (в частности, к северу от Новороссийска) это редкий вид. Указания на находки в Ленинградской области конца XVIII века не подтверждены гербарием, и вид никогда и впоследствии здесь не собирался, хотя, учитывая находки в Эстонии и Финляндии, он вполне мог здесь расти. В Калининградской области известен только по указаниям XIX века. В северо-западной Европе вид растет на скалах, очень редко на деревьях, так что возможные находки в этом регионе можно ожидать на камнях. Указания для Камчатки основаны на образцах, отнесенных здесь к *T. neckeroides*. На Кавказе *T. alopecurum* очень обычен на скалах и в глубоких каньонах, является безраздельно доминирующим видом на известняках в условиях сильного затенения; однако во влажных тенистых лесах растет также в основании стволов и на валежнике, в горы поднимается до среднего горного пояса.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ

Kn Le Ps No Vo Km Kmu Ki Ud Pe Sv

Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko VI Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che

Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or

**Krd Ady St KCh SO KB In Chn Da**

Ura YG Tan SZ NI Ynw Ykh Yne VI Chw Chc Chs Chb

Uhm YN HM Krm Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

Sve Krg Tyu Nvs To Om Krm Irn Yc Yvl Yal Khn Kks Kam Kom

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Chi

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

*Thamnobryum alopecurum*, как и прочие виды рода, легко узнать в природе по крупным древовидным растениям, но отличить от близких видов, которые известны в Европе, *T. neckeroides* и *T. subserratum*, более сложно: основными отличиями являются овально-треугольные верхние стеблевые листья, относительно узкая верхушка веточных листьев, а также наличие дифференцированных субмаргинальных клеток. У *T. neckeroides* листья значительно более вогнутые, ниже верхушки лодочковидно килеватые, более широко заостренные, жилкой с многоклеточными (а не б.ч. одноклеточными) зубцами на дорсальной стороне. Более сложно различить *T. alopecurum* и

*T. subserratum*, поскольку листья последнего вида могут быть б. м. плоскими в верхней части; листья, однако, яйцевидно-ланцетные (не яйцевидно-треугольные) и с более широко заостренной верхушкой листа; кроме того, у *T. subserratum* нет выраженного ряда удлиненных субмаргинальных клеток.

2. **Thamnobryum coreanum** (Cardot) Nog. & Z. Iwats., Misc. Bryol. Lichenol. 6: 33. 1972. — *Thamniium coreanum* Cardot, Bull. Soc. Bot. Genève, Sér. 2 3: 277. 1911. — **Тамнобриум корейский**.

Растения от умеренно мелких до среднего размера, темно- или желто-зеленые, не блестящие. Вторичные стебли 2.5-4 см дл., перисто или расставленно ветвящиеся, веточки 4-8 мм дл. Листья в олиственной части стебля 1.5-1.8(-2.0)×0.6-0.8 мм, яйцевидные, слабо вогнутые до почти плоских, иногда умеренно вогнутые, широко заостренные до б.м. закругленных; жилка на дорсальной стороне с шипиками; клетки пластинки в средней части 7-15×6-10 μm, коротко прямоугольные до ромбических, с мамиллозно выпяченной стенкой над просветом клетки, умеренно толстостенные, не пористые. Двудомный, спорофиты с территории России неизвестны. Ножка 2.3-2.6 см дл. Урночка коробочки около 3 мм дл.

Восточноазиатский вид, известный из Кореи, Китая, Японии. В России встречается в Приморском крае, на Сахалине и Камчатке. Растет в пределах зон смешанных и широколиственных лесов, хотя одна находка на Камчатке была сделана в субальпийском поясе. Наиболее обычен в долинных сообществах, на основаниях стволов, почве, камнях.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ

Kn Le Ps No Vo Km Kmu Ki Ud Pe Sv

Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko VI Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che

Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or

rd Ady St KCh SO KB In Chn Da

Ura YG Tan SZ NI Ynw Ykh Yne VI Chw Chc Chs Chb

Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

Sve Krg Tyu Nvs To Om Krm Irn Yc Yvl Yal Khn Kks **Kam** Kom

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Chi

Am Khm Khs Evr **Prm Sah** Kur

*Thamnobryum coreanum* внешне весьма похож на *T. neckeroides*; общими с этим видом являются также размеры растения, форма листа и сильная жилка с многоклеточными

зубцами, иногда соединенными пластиночками на дорсальной стороне жилки. Отличия *T. coreanum* состоят, главным образом, в мамиллозности клеток пластинки листа, с чем связаны нерезкие очертания клеток и матовая, не блестящая окраска растений.

3. ***Thamnobryum neckeroides*** (Hook.) E. Lawton, Moss Fl. Pacific Northwest 245. 1971. — *Hypnum neckeroides* Hook., Musci Exot. 1: 58. 1818. — *Thamnobryum obtusatum* (Lindb. & Arnell) Bard. & Czerd., Listost. Mhi Yuzhnogo Primor'ya 71. 1982. — *Porotrichum obtusatum* Lindb. & Arnell, Kongl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., n.s. 23(10): 158. 1890. — **Тамнобриум некеровидный.**

*Thamnobryum vorobjovii* (Laz.) Ochyra, J. Hattori Bot. Lab. 64: 342. 1988. Syn. nov. — *Thamnium vorobjovii* Laz., Trudy Dal'nevost. Fil. Akad. Nauk S.S.S.R., Ser. Bot. 2: 897. 1937.

Растения среднего размера до крупных, слабо блестящие. Вторичный стебель (2.5-3)-5(-8) см дл., расставленно или перисто ветвящиеся, веточки 4-15 мм дл. Часть стебля ниже зоны ветвления явная, б.м. равна длине олиственной части. Листья в олиственной части стебля 1.5-2.3×0.7-2.3 мм, яйцевидные или широко яйцевидные, умеренно и сильно вогнутые, коротко заостренные или закругленные; жилка на дорсальной стороне с многоклеточными зубцами, часто связанными между собой пластиночками; клетки пластинки в средней части 12-30×6-12 μm, б. ч. ромбические, б. м. толстостенные, не или слабо пористые, гладкие. Двудомный. Ножка 1.8-2.2 см дл. Урночка коробочки 1.8-2.2 мм дл. Споры около 10 μm.

*Thamnobryum neckeroides* до недавнего времени считался преимущественно азиатским видом, однако M. Mastracci (2003) выявил его нахождение на западе и востоке Северной Америки, в Европе (Чехия, Германия, Италия), а также в Новой Зеландии. В Азии вид известен из Южной Кореи, Китая, Индии. Впоследствии вид был найден еще в ряде мест Центральной Европы (Köckinger et al., 2008), Латвии (Abolina et al., 2011), в Абхазии и Украине на Карпатах (Ignatova & Ignatov, 2011), а также Адыгее (Abolina, 2011). В азиатской части России вид довольно обычен на Дальнем Востоке (Приморье, Сахалин, Курилы, редко на Камчатке), где является, вероятно, наиболее частым видом рода, а также горах Южной Сибири (в местах наибольшей концентрации неморальных реликтов, в нижнем, реже среднем горном поясах), отдельные находки известны по Енисею в нижнем течении. Растет в хвойных и широколиственных лесах, преимущественно во влажных участках долин, на камнях, иногда в основании стволов и на валежнике. Находка в Адыгее, однако, была сделана выше границы леса, на 2300 м, в расщелине известняковой скалы у ручья.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ  
 Kn Le Ps No Vo Km Kmu Ki Ud Pe Sv  
 Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko Vl Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che  
 Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or  
 Krd Ady St KCh SO KB In Chn Da  
 Ura YG Tan SZ NI Ynw Ykh Yne VI Chw Chc Chs Chb  
 Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn  
 Sve Krg Tyu Nvs To Om Krm Irn Yc Yvl Yal Khn Kks Kam Kom  
 Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Chi  
 Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Вид характеризуется широко заостренными или туповатыми листьями, жилкой на дорсальной стороне с многоклеточными зубцами, обычно соединенными пластинчатыми выростами, а также гладкими, не мамиллозными клетками пластинки листа. Отличия от *T. alopecurum* и *T. coreanum* обсуждаются в комментариях к этим видам. Иногда непросто отличить *T. neckeroides* от *T. subserratum*; последний вид имеет клетки в средней части листа у жилки удлиненные в направлении под углом 45° к жилке и расположенные б.м. четкими рядами, тогда как у *T. neckeroides* они многоугольные и ромбические, б. м. вытянутые вдоль длины листа, т. е. параллельно жилке. Кроме того, жилка на дорсальной стороне *T. subserratum* слабо зубчатая до почти гладкой, без многоклеточных зубцов и пластиночек, а клетки верхушки листа удлиненные, а не коротко ромбические как у *T. neckeroides*. Кроме того, *T. subserratum* однодомный, в отличие от всех прочих видов, встречающихся в России.

4. ***Thamnobryum subseriatum*** (Mitt. ex Sande Lac.) B.C. Tan, Brittonia 41: 42. 1989. — *Thamnium subseriatum* Mitt. ex Sande Lac., Ann. Mus. Bot. Lugduno-Batavi 2: 299. 1866. — *Thamnobryum sandei* (Besch.) Z. Iwats., Misc. Bryol. Lichenol. 6: 33. 1972. — *Thamnium sandei* Besch., Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 7, 17: 381. 1893. — **Тамнобриум почтирядковый.**

Растения среднего размера до крупных, светло-зеленые, слабо блестящие. Вторичные стебли 3-5(-7) см дл., расставленно или б. м. правильно перисто ветвящиеся, веточки 5-20 мм дл. Часть стебля ниже зоны ветвления короче олиственной части или не вполне явная. Листья в олиственной части стебля 1.5-2.0[-3.0]×0.8-1.2 [-2] мм, сильно вогнутые, килевато сложенные ниже верхушки, яйцевидные или широко яйцевидные до почти округлых, с наибольшей шириной в средней части листа, широко заостренные или б.м.закругленные к верхушке; жилка с несколькими небольшими

острыми зубцами на дорсальной стороне, расположенными на некотором расстоянии друг от друга; клетки пластинки в средней части 12-25×6-10 μm, умеренно толсто-стенные, не пористые; клетки средней части листа близ жилки в косых рядах, вытянутые под углом 45° по отношению к жилке. Однодомный, но спорофиты встречаются редко. Ножка 1.0-1.3 см дл. Урночка 1.8-2.2 мм дл. Споры 12-17 μm.

Согласно ревизии Тана (Tan, 1989) *T. subseriatum* встречается только в Японии и на северо-востоке Китая. В России вид известен в южной части Приморского края. Указания на находки в России *T. plicatulum* б. ч. основывались на образцах, относимых здесь к *T. subseriatum* (Ignatova & Ignatov, 2011). Произрастает на затененных скальных выходах в долинных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, как правило, в местах с особо богатым составом неморальных реликтов.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ  
 Kn Le Ps No Vo Km Kmu Ki Ud Pe Sv  
 Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko VI Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che  
 Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or  
 Krd Ady St KCh SO KB In Chn Da  
 Ura YG Tan SZ NI Ynw Ykh Yne VI Chw Chc Chs Chb  
 Uhm YN HM Krm Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn  
 Sve Krg Tyu Nvs To Om Krm Irn Yc Yvl Yal Khn Kks Kam Kom  
 Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Chi  
 Am Khm Khs Evr **Prm** Sah Kur

Вид можно узнать по сильно вздуто облиственным веточкам, широко яйцевидным, сильно вогнутым листьям, лодочковидным ниже верхушки листа, на верхушке широко треугольно заостренным или закругленным. Косые ряды клеток в средней части листа у жилки и отсутствие многоклеточных зубцов на дорсальной стороне жилки отличают этот вид от *T. neckeroides*. Отличия от *T. subserratum* обсуждаются в комментарии к этому виду.

5. **Thamnobryum subserratum** (Hook. ex Harv.) Nog. & Z. Iwats., J. Hattori Bot. Lab. 36: 470. 1972 [1973]. — *Neckera subserrata* Hook., Icon. Pl. 1: pl. 21: f. 7. 1836. — *Thamnium subserratum* (Hook.) Besch., Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 7, 17: 382. 1893. — **Тамнобриум почтипильчатый.**

Растения среднего размера до крупных, зеленые или темно-зеленые, слабо блестящие. Вторичные стебли 3-5(-7) см дл., расставленно или почти перисто

ветвящиеся, веточки 5-20 мм дл., иногда с веточками второго порядка. Часть стебля ниже зоны ветвления равна или, реже, немного короче олиственной части, хорошо выраженная. Листья в олиственной части стебля 1.7-2.5×0.8-1.5 мм, от слабо до умеренно вогнутых, ниже верхушки плоские, яйцевидные, наиболее широкие на 1/4-1/2 длины листа, широко заостренные; жилка на дорсальной стороне гладкая или едва пильчатая; клетки пластинки в средней части 10-20×5-7 μm, клетки средней части листа близ жилки в косых рядах, вытянутые под углом 45° по отношению к жилке. Однодомный, спорофиты с территории России неизвестны.

Вид до недавнего времени считался восточноазиатским, однако Мастратци (2003) выявил его в Европе, а также пришел к выводу об его идентичности с ширококораспространенным североамериканским видом *T. alleghaniense* (Müll. Hal.) Nieuwl. При таком широком понимании *T. subserratum* является, вероятно, наиболее широко распространенным видом рода: он встречается в Индии, Шри-Ланке, Гималайском регионе, Индокитае, Борнео, на Филиппинах, в Китае, Корее, Японии, на востоке Северной Америки, а также в Европе (Швеция, Австрия, Латвия). В России известен всего по двум образцам с Кунашира и из Приморского края. Учитывая находку в Латвии, старые указания *T. alopecuroides* из Калининградской и Ленинградской областей могли относиться и к этому виду, но проверить это предположение можно лишь найдя соответствующие коллекции. На Кунашире вид был собран на камнях в высокотравье близ горячих источников, в Приморье он растет на скалах вдоль ручья в долинном смешанном лесу.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ

Kn Le Ps No Vo Km Kmu Ki Ud Pe Sv

Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko Vl Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che

Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or

Krd Ady St KCh SO KB In Chn Da

Ura YG Tan SZ NI Ynw Ykh Yne VI Chw Chc Chs Chb

Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

Sve Krg Tyu Nvs To Om Krm Irn Yc Yvl Yal Khn Kks Kam Kom

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Chi

Am Khm Khs Evr **Prm** Sah **Kur**

Наибольшие проблемы возникают с отличиями между *T. subserratum* и *T. subseriatum*: оба вида сходны по строению клеточной сети, б. м. сильно вогнутым листьям и однодомности. Однако листья *T. subserratum* вогнуты все-таки не столь сильно, как у

*T. subseriatum* и ниже верхушки плоские, а не килеватые, как у последнего вида. Тан (Tan, 1989) указал еще ряд дополнительных признаков, отличающих *T. subserratum* от *T. subseriatum*: у первого жилка оканчивается часто за более чем 5 клеток ниже верхушки, тогда как у второго она почти достигает верхушки; дорсальная сторона жилки гладкая, а не пильчатая, с выдающимися зубцами, иногда соединенными пластинками, перхещиальные листья удлиненные, крупнее обычных листьев, а не коротко заостренные и мелкие, незаметные среди веточных листьев, и, наконец, коробочка коротко эллиптическая, а не продолговатая.

ABOLINA, A.A. 2011. New moss records from Republic of Adygeya. 3. – *Arctoa* **20**: 256.

IGNATOVA, E.A. & M.S. IGNATOV 2011. The genus *Thamnobryum* (Neckeraceae, Bryophyta) in Russia. – *Arctoa* **20**: 137-151.

KÖCKINGER, H., M. SUANJAK, A. SCHRIEBL & C. SCHRÖCK 2008. Die Moose Kärntens. Klagenfurt, 319 pp.

MASTRACCI, M. 2003. *Thamnobryum neckeroides* (Bryopsida: Neckeraceae): lectotypification, synonymies, diagnostic characters, habitat and distribution. – *J. Bryol.* **25**(2): 115-120.

TAN, B.-C. 1989. *Thamnobryum subserratum* and *T. subseriatum* (Musci) in Asia. – *Brittonia* **41**(1): 41-43.