

СЕМ. CLIMACIACEAE Kindb. —
КЛИМАЦИЕВЫЕ

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

Растения крупные, растущие небольшими группами или образующие рыхлые дерновинки, зеленые или желто-зеленые. *Стебель* внизу простертый по субстрату или растущий внутри лесной подстилки, густо покрытый ризоидным войлоком; затем стебель приподнимается до прямостоячего, и иногда (у хорошо развитых растений) на самой верхушке согнутый до почти горизонтального; в прямостоячей части стебель древовидно ветвящийся; в основании восходящей части обычно развивается симподиальный побег, также растущий сначала простерто, затем восходящий и далее повторяющий тот же цикл; иногда столоновидные побеги развиваются из верхних частей растения; или, у *Limnohypnum*, стебель простертый, неправильно перисто ветвящийся. Стебель всесторонне черепитчатый или рыхло облиственный, с центральным пучком, без гиалодермиса; *парафиллии* зеленые, многочисленные, густо окутывающие стебель и веточки, расположены продольными рядами, в основании в одну клетку шириной, ветвящиеся, с продолжающимся ростом, или, у *Limnohypnum*, парафиллии отсутствуют; проксимальные листья зачатков веточек треугольно-яйцевидные или поперечно расширенные, первый из них находится в латеральном положении по отношению к зачатку веточки. Веточки от далеко до горизонтально отстоящих, к верхушке оттянуто утончающиеся, густо всесторонне облиственные. *Листья* в простертой части стебля и ниже зоны ветвления плотно прилегающие, пленчатые, тупые, бесцветные. Листья в верхней части стебля и на веточках сходны между собой, прилегающие в сухом и прямо отстоящие во влажном состоянии, или сухие и влажные далеко отстоящие, в основании красные или не отличающиеся по цвету от других клеток пластинки, яйцевидно-ланцетные или продолговатые, коротко туповато заостренные или постепенно узко заостренные, в основании резко закругленные, сердцевидные до ушковидных, реже не закругленные, постепенно суженные к основанию; вогнутые, продольно складчатые или не складчатые; край плоский, до основания пильчатый, в верхушке крупно пильчатый, реже в верхушке слабо городчатый, ниже цельный; *жилка* простая, до 0.7–0.9 длины листа, на дорсальной стороне вверху пильчатая или гладкая; *клетки* в средней части листа удлинненно ромбоидальные, извилистые или прямые, вверху и

по краю более короткие, умеренно толстостенные, гладкие или, иногда, с выступающими на дорсальной стороне верхними углами, или по всей пластинке линейные, тонкостенные; в углах основания листа более крупные, бесцветные, вздутые, умеренно или резко отграниченные от клеток пластинки, или прямоугольные, более широкие поперек всего основания. *Двудомные* (у *Limnohypnum* гаметангии и спорофиты неизвестны). *Перихециальные листья* умеренно удлинненные, прямые, не складчатые, с короткой жилкой. *Коробочка* прямостоячая или наклоненная, на длинной ножке, симметричная, цилиндрическая, или горизонтально наклоненная, асимметричная, согнутая. *Крышечка* высоко коническая, иногда с коротким клювиком. *Колечко* не опадающее. *Колонка* часто выступает из урночки после сбрасывания крышечки. *Перистом* несколько редуцированный или сравнительно полно развитый; зубцы экзостомы во влажном состоянии прямостоячие или закрывающие устье коробочки, на дорсальной стороне папиллозные до основания или в нижней части поперечно исчерченные, выше папиллозные; эндостом с низкой или высокой базальной мембраной, узкими или широкими, узко перфорированными или расщепленными сегментами, без ресничек или с короткими ресничками. *Споры* мелкие, созревают ранней весной. *Колпачок* клубковидный, голый.

Семейство включает в себя три рода: широко распространенный *Climacium* и два монотипных рода: *Pleuroziopsis*, имеющий берингийский ареал, и *Limnohypnum*, известный из Японии и с российского Дальнего Востока.

1. Стебель неправильно перисто ветвящийся, растения не древовидные ... 3. *Limnohypnum*
— Стебель вначале стелется по субстрату или внутри него, затем образует прямостоячие побеги, древовидно ветвящиеся 2
2. Веточки с немногочисленными веточками второго порядка; коробочка б. м. симметричная, прямостоячая или слабо наклоненная 1. *Climacium*
— Веточки правильно перисто ветвящиеся; коробочка асимметричная, горизонтально наклоненная 2. *Pleuroziopsis*
♦
1. Plants not dendroid, irregularly pinnately branched; stems without subterranean stolons 3. *Limnohypnum*
— Plants dendroid, densely, irregularly branched; stems with subterranean stolons 2

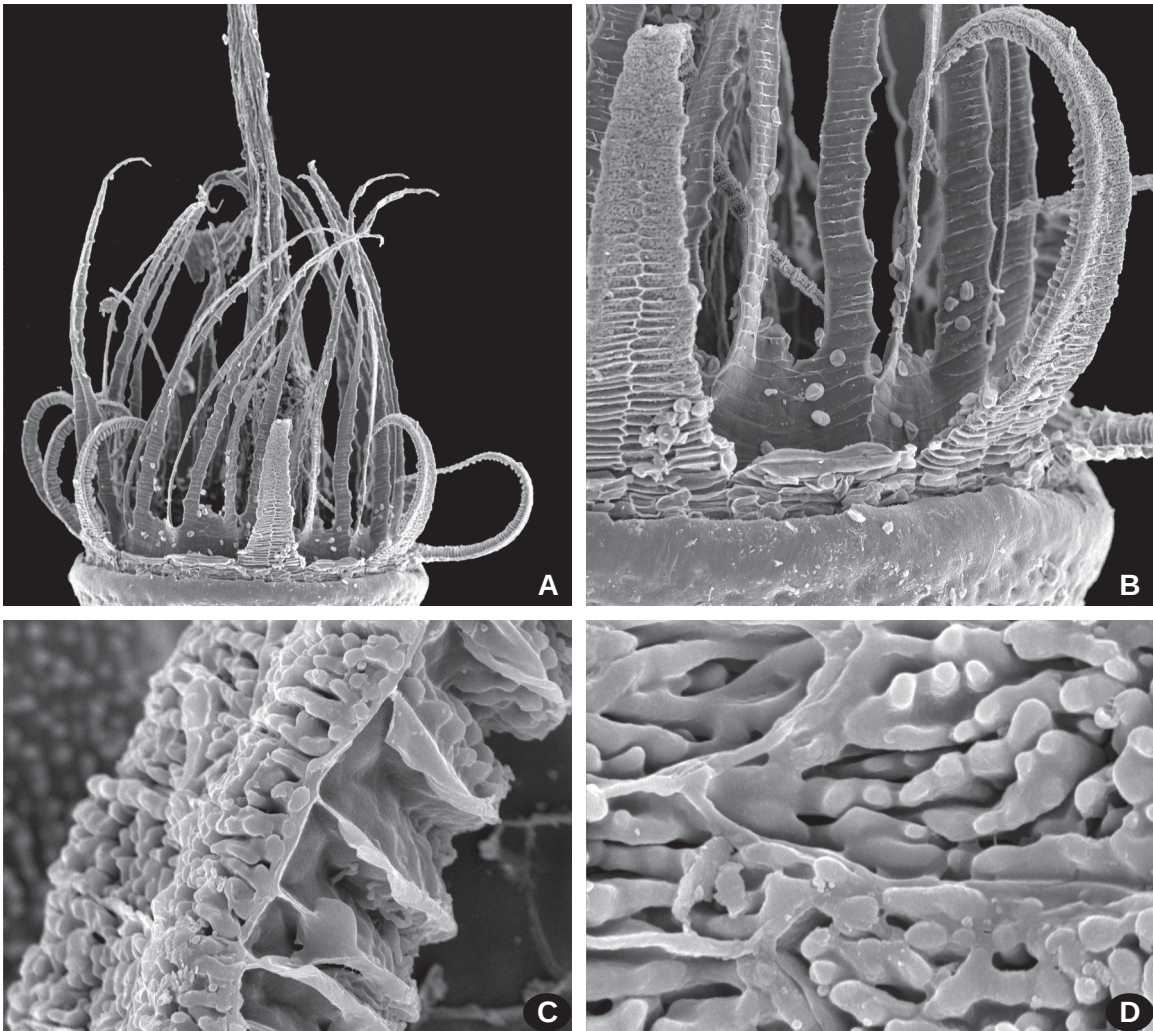


Рис. 181. *Climacium dendroides*: А – перистом и длинно выступающая колонка, $\times 36$; В – часть перистоста: некоторые зубцы обломаны, что позволяет видеть расщепленные почти до основания сегменты эндостоста на низкой базальной мембране без ресничек, $\times 145$; С – зубцы экзостоста в средней части, вид сбоку, позволяющий видеть часто расположенные вентральные трабекулы, $\times 1200$; D – орнаментация дорсальной поверхности зубца экзостоста в нижней части, $\times 2400$.

2. Branches with sparse secondary branchlets; capsules more or less symmetric, straight, erect or slightly curved, slightly inclined . 1. *Climacium*
 — Branches with numerous, regularly pinnate secondary branchlets; capsules strongly asymmetric, curved, horizontally inclined 2. *Pleuroziopsis*

Род 1. ***Climacium*** F. Weber & D. Mohr —
Климациум

Растения крупные, обычно растущие отдельными побегами или небольшими группами, зеленые или желто-зеленые. *Стебель* внизу простертый по субстрату или растущий внутри лесной подстилки, покрытый ризоидным войлоком и мелки-

ми чешуевидными листьями; затем стебель приподнимается до прямостоячего, и иногда на самой верхушке согнут до почти горизонтального; в прямостоячей части стебель древовидно ветвящийся; в основании восходящей части в результате симподиального ветвления начинает развиваться новый побег, также растущий сначала простерто, а затем восходящий до прямостоячего, и далее повторяется тот же цикл; иногда столоновидные побеги развиваются из верхних частей растения. Стебель всесторонне черепитчато облиственный; веточки от далеко до горизонтально отстоящих, к верхушке оттянуто утончающиеся, густо всесторонне облиственные, иногда дополнительно ветвящиеся; парафиллии зеленые, многочисленные, густо

окутывающие стебель в его прямостоячей части и веточки, расположенные продольными рядами, в основании, равно как и по всей длине, в одну клетку шириной, ветвящиеся. Листья в простертой части стебля и ниже зоны ветвления плотно прилегающие, пленчатые, тупые, бесцветные. Листья верхней части стебля и веточек сходны между собой, прилегающие в сухом состоянии и прямо отстоящие во влажном, в основании красные, яйцевидно-ланцетные или продолговатые, на верхушке острые или туповатые, в основании резко закругленные, сердцевидные до ушковидных, вогнутые, продольно складчатые; край плоский, до основания пильчатый, в верхушке крупно пильчатый; жилка простая, до 0.9 длины листа, на дорсальной стороне вверху гладкая или зубчатая; клетки в средней части листа удлинненно ромбоидальные, извилистые, вверху и по краю более короткие, умеренно толстостенные, гладкие, в углах основания более крупные, бесцветные, слабо, реже б. м. ясно отграниченные от соседних клеток. Перихециальные листья умеренно удлинненные, прямые, не складчатые, с короткой жилкой. Коробочка на длинной ножке, прямостоячая, симметричная, цилиндрическая, прямая, или слабо асимметричная, слегка согнутая, слегка наклоненная. Крышечка высоко коническая, иногда с коротким клювиком. Колонка часто выступает из урночки после сбрасывания крышечки. Перистом несколько редуцированный; зубцы экзостомы во влажном состоянии прямостоячие, в основании красно-бурые, узкие, на наружной стороне папиллозные до основания; эндостом с низкой базальной мембраной и узкими, узко перфорированными или расщепленными сегментами, без ресничек.

Тип рода — *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr. Род включает 3 вида. Название от κλίμαξ — лестница (греч.), по сходству [не вполне явному] узких и сильно перфорированных сегментов эндостомы с лестницей.

1. Веточные листья широко заостренные; жилка на дорсальной стороне гладкая или слабо зубчатая; побеги часто ортотропные, реже вверху полого согнутые до горизонтальных; коробочка прямостоячая, прямая.....

..... 1. *C. dendroides*

- Веточные листья узко заостренные, жилка на дорсальной стороне зубчатая; побеги, как правило, вверху полого согнутые до горизонтальных; коробочка слегка согнутая, наклоненная.....

..... 2. *C. japonicum*

♦

1. Branch leaves broadly acute; costae smooth or slightly scabrose on dorsal surface; stems erect, rarely slightly curved to horizontal; capsules erect, straight

1. *C. dendroides*
This widespread species ranges in the northern hemisphere from the high Arctic (Yukon, Greenland, Svalbard) to North Africa, Turkey, southern China, the southern U.S.A. and Mexico; it has also been reported from New Zealand and Australia. It occurs throughout Russia and is absent only from the Arctic Ocean islands and most xeric areas, e.g. in the Caspian Depression. The absence of records from some areas is usually due to the insufficient investigation of the local flora. It grows in wet meadows, swamps, and boggy forests on soil, rotten wood, and occasionally on aspen tree trunks. When best developed, *C. dendroides* can usually be recognized immediately by its well-developed, dendroid plants. Indeed, in most of Russia there is no other moss with such strongly dendroid plants. However, young or depauperate plants of *C. dendroides* — e.g., plants covered by silt in flood valley habitats — are scarcely branched and difficult to recognize. In such cases the presence of leaves with rounded, coarsely dentate apices, thick-walled, comparatively short leaf cells, and the presence of dense stem paraphyllia help in recognizing the species. For the differences between *C. dendroides* and *C. japonicum* see the discussion under that species.

- Branch leaves narrowly acute; costae dentate on dorsal surface; stems usually slightly curved to horizontal; capsules slightly curved, inclined .

..... 2. *C. japonicum*

This East Asian species is known in Russia from the Primorsky/Khabarovsk Territories, Amurskaya Province, the Kuril Islands, and Kamchatka. It has been reported from Sakhalin Island, but no collections from there were found in this study. It is also present in Japan, Korea, and China. In addition to the diagnostic characters given in the key it differs from *C. dendroides* in having more numerous branches that occasionally have 1–3 secondary branchlets, and slightly smaller spores. In most cases the curved stems of *C. japonicum* are distinctive enough to separate it from *C. dendroides*. Unfortunately, *C. dendroides* occasionally has a similar habit; the narrowly acute leaf apices of *C. japonicum* seems to be the most reliable character for separating it from *C. dendroides*.

1. *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr, Index Mus. Pl. Crypt. 2 [verso]. 1803. — *Leskea dendroides* Hedw., Sp. Musc. Frond. 228–229. 1801.
— Климациум древовидный. Рис. 182, 181.



Рис. 183. *Climacium japonicum*: $\mathcal{H}_{s3} \times 1.4$; $\mathcal{H}_{s1} \times 5.9$; $\mathcal{H}_{s2} \times 12.6$; $\mathcal{F} \times 25$; $\mathcal{P}_v \times 280$; $\mathcal{C}_s, m, b \times 288$.

Восходящий стебель до 7(–10) см дл. *Листья* 2.0–3.5×1.0–2.5 мм; жилка на дорсальной стороне гладкая или слабо зубчатая; *клетки* 20–55×9–11 μm . *Спорофиты* изредка. *Ножка* 2–3 см. *Коробочка* прямостоячая, прямая, 2–2.5 мм дл. *Споры* 15–20 μm .

Описан из Центральной Европы. Вид имеет широкое распространение в Голарктике, от высокой Арктики (Шпицберген) до Северной Африки, Турции, Гималаев, южного Китая, южных штатов США, а также отмечен для Новой Зеландии. В России отсутствует только на островах Северного Ледовитого океана, и, вероятно, в наиболее аридных районах, например, в Прикаспийской низменности. В остальных случаях отсутствие указаний на соответствующие районы объясняется, вероятно, недостаточной изученностью. Растет на сырых лугах, низинных болотах, в заболоченных лесах, на почве, валеже, иногда поднимается по стволам до двух метров над землей.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No Yo Ki Ud Pe Sv

Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko V1 Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che

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

Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

YG Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI Chw Chc Chs Chb

Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

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

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Нормально развитые, древовидные побеги *Climacium dendroides* не вызывают проблем с определением, поскольку такой характер роста на большей части территории России присущ только этому виду. Отличия от встречающегося на Дальнем Востоке второго вида *Climacium* обсуждаются в комментариях к нему. Вместе с тем, молодые или угнетенные растения *C. dendroides*, например, покрытые обильным наилом в пойменных местообитаниях, часто почти не ветвятся, и древовидный их облик не выражен. В таком состоянии *Climacium* можно узнать по широко заостренной, грубо пильчатой верхушке листа и толстостенным, относительно коротким клеткам в сочетании с густыми парафиллиями.

2. *Climacium japonicum* Lindb., Contr. Fl. Crypt. As. 232. 1872. — Климациум японский. Рис. 183.

Восходящий стебель до 7(–10) см дл. *Листья* 2.0–4.0×0.7–2.0 мм; жилка на дорсальной стороне зубчатая; *клетки* 25–60×9–12 μm . *Спорофиты* редко. *Ножка* 3–4 см. *Коробочка* наклоненная, слегка согнутая, 2–2.5 мм дл. *Споры* 13–18 μm .

Описан из Японии. Восточноазиатский вид, известный также в Корее и Китае. В России встречается в Приморье и Приамурье, а также на Курилах и Камчатке. Хотя вид приводился для Сахалина, ни одного достоверно определенного образца при ревизии обнаружено не было.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No Yo Ki Ud Pe Sv

Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko V1 Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che

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

Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

YG Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI Chw Chc Chs Chb

Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

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

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Помимо относительно легко наблюдаемых признаков, указанных в ключе, данный вид отличается от *C. dendroides* более многочисленными согнутыми веточками, которые часто сами имеют по 1–3 веточки второго порядка, а также немного более мелкими спорами. Внешний вид, как правило, достаточно показателен, и проверка с помощью лупы верхушки листа позволяет уверенно относить растения к данному виду.

Род 2. **Pleuroziopsis** Kindb. ex E. Britton —

Плеврозиопсис

Растения крупные, растущие отдельными побегами или небольшими рыхлыми группами, зеленые или желто-зеленые, блестящие. *Стебель* симподиально нарастающий, состоящий из ползучей нижней части, скрытой в лесной подстилке или моховом покрове; эта горизонтально растущая часть стебля со временем переходит к ортотропному росту, формируя древовидную часть стебля, б. ч. прямостоячую, но к верхушке дуговидно согнутую до горизонтальной; в прямостоячей части стебель не ветвящийся, выше древовидно ветвящийся; в основании восходящей части обычно развивается новый побег, также растущий сначала простерто, затем восходящий и далее повторяющий тот же цикл. Стебель всесторонне черепитчато облиственный, вверху дважды перисто ветвящийся, веточки всесторонне расположенные, к верхушке оттянуто утончающиеся, густо всесторонне облиственные; наружный слой стебля образован мелкими толстостенными клетками, поверхность которых по всей длине стебля и веточек располагаются продольные ряды из более крупных гиалиновых клеток, от которых отходят бесцветные или буроватые ветвящиеся парафиллии (часто называемые ризоидами из-за отсутствия зеленой пигментации); проксимальные веточные листья вокруг зачатков веточек треугольно-яйцевидные. Простертая часть стебля обычно густо покрыта ризоидами. *Стеблевые листья* ниже зоны ветвления плотно прилегающие, пленчатые, бесцветные, широко овальные, тупые, быстро суженные к закругленному основанию, не складчатые; край плоский, цельный; *жилка* слабая, доходящая до середины



Рис. 184. *Pleuroziopsis ruthenica*: Hs1 $\times 2.2$; Hs2 $\times 12.6$; F $\times 37$; Stc $\times 700$; Pr $\times 370$; Cs, m, b $\times 370$.

листа; *клетки* пластинки листа линейные, извилистые, гладкие, в углах основания не дифференцированные. В пределах зоны ветвления стеблевые листья постепенно становятся более узкими, сходными с веточными. *Листья* в верхней части стебля и на веточках в сухом состоянии рыхло прилегающие, во влажном прямо отстоящие, яйцевидно-ланцетные или продолговатые, постепенно широко заостренные, к основанию немного суженные, низбегающие, вогнутые, б. м. складчатые; край плоский или отогнутый в нижней части, в верхней половине сильно и грубо пильчатый, ниже слабо пильчатый до цельного; *жилка* сильная, оканчивается немного ниже верхушки листа, на дорсальной стороне близ окончания пильчатая; *клетки* линейные, в верхней части листа иногда с выступающими на дорсальной стороне верхними углами, в углах основания листа крупные, вздутые, тонкостенные гиалиновые клетки образуют резко отграниченную ушковую группу. *Перихециальные листья* яйцевидные, заостренные. *Ножка* длинная, красно-оранжевая. *Коробочка* горизонтальная до поникающей, овально-цилиндрическая, согнутая, ниже устья не суженная. *Крышечка* высоко коническая, с острой верхушкой. *Перистом* сравнительно полно развитый, зубцы экзостомы в нижней части поперечно исчерченные, эндостом с высокой базальной мембраной, широкими и узко перфорированными сегментами, короткими или полностью редуцированными ресничками.

Тип рода – *Pleuroziopsis ruthenica* (Weinm.) Kindb. ex E. Britton. Род включает 1 вид. Название от *Pleurozium*, рода бокоплодных мхов, и суффикса -opsis, указывающего на сходство (греч.), впрочем, не слишком очевидное.

♦ This species has an amphiberian distribution, occurring along the Pacific coast of North America from Alaska to Washington, and in Asia from Japan, Korea, and SE China (records from western China are doubtful). In Russia it is known from the Primorsky/Khabarovsk Territories, Sakhalin Island, the Kuril Islands, Kamchatka and the Commander Islands. It grows most commonly in spruce/fir forests forming lush moss carpets with *Pleurozium*, *Hylocomium*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Dicranum majus*, and *Sphagnum* spp. Occasionally it occurs in moist, shady habitats from sea level to timber line in the mountains. Its plants have a remarkably distinctive aspect: strongly dendroid plants that resemble *Climacium* (especially the curved stem tips and horizontal growth of *C. japonicum*) and repeatedly pinnate branching that gives the plants a “fluffy” aspect. It was segregated into a separate family – the Pleuroziopsidaceae – by Ireland (1968) because of its curved capsules, perfect peristome, and peculiar habit. The family was also considered distinct in having longi-

tudinal lamellae on the stems/branches (Ireland, 1968). However, Norris & Ignatov (2000) found similar structures in *Climacium*, albeit poorer developed. Molecular phylogenetic analysis indicates a close relationship between *Climacium* and *Pleuroziopsis*, therefore only one family is recognized here.

1. ***Pleuroziopsis ruthenica*** (Weinm.) Kindb. ex E. Britton, Bryologist 9(3): 39. 1906 “*ruthenicum*”. — *Hypnum ruthenicum* Weinm., Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 18: 485–486. 1845. — **Плеврозиопсис русский**. Рис. 184.

Древовидная часть стебля 4–8 см дл., веточки 1.5–2.5 см дл., веточки второго порядка 4–7 мм. *Стеблевые листья* 3–4×1.5–2.5 мм, *клетки* 40–80×5–7 μm. *Веточные листья* 0.5–1.0×0.3–0.5 мм, *клетки* 30–40×5–7 μm. *Ножка* до 1.5 см. *Коробочка* до 3 мм дл. *Споры* 12–22 μm.

Описан с Аляски (о. Баранова, или Ситка в архипелаге Александра). Вид имеет амфиберингийский ареал, встречаясь в Северной Америке вдоль тихоокеанского побережья от Аляски до штата Вашингтон, в Азии – в Японии, Корее, северо-восточном Китае (указания на находки в западной части Китая сомнительны). В России встречается в Приморье и на юге Хабаровского края, Сахалине, Курилах, Камчатке и Командорах. Растет обычно в ельниках и пихтарниках, где вместе с *Pleurozium*, *Hylocomium*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Dicranum majus* и *Sphagnum* spp. формирует пышные моховые покровы; реже растет в других б. м. сырых и тенистых биотопах, от уровня моря до подгольцового пояса. Название связано с тем, что во времена описания вида эта территория входила в состав Российской Империи.

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

Вид имеет незабываемый облик: хотя выраженно древовидной формой роста он напоминает *Climacium* (особенно *C. japonicum*, верхушка древовидного побега которого изгибается и растет параллельно земле), но многократно ветвящиеся веточки делают растения “пушистыми”, особенно во влажных условиях, в которых он обычно встречается. Согнутые коробочки и полно развитый перистом *Pleuroziopsis*, наряду с заметно отличающимся обликом, послужил основанием для выделения его в самостоятельное семейство (Ireland, 1968). Еще одним важным основанием для такого заключения стали специфические продольные выросты на поверхности стебля и веточек (Ireland, 1968), впервые описанные Noguchi (1952). Norris & Ignatov (2000),



Рис. 185. *Limnohypnum mizushimae*: $\mathcal{H}_{s2} \times 1.8$; $\mathcal{H}_{s1} \times 5.5$; $\mathcal{F} \times 25$; $\mathcal{S}_{te} \times 288$; $\mathcal{C}_s, m, b \times 288$.

однако, выявили гомологичные структуры и у *Climacium*. Данные нескольких молекулярно-филогенетических анализов также подтверждают родство этих родов, так что отнесение их к одному семейству предпочтительнее.

Род 3. **Limnohypnum** Ignatov & Czernyad. —
Лимногипнум

Растения крупные, в очень рыхлых дерновинах, бледно- или желтовато-зеленые, иногда золотистые. *Стебель* простертый или плавающий в воде, неправильно перисто ветвящийся, слегка уплощенно облиственный, с центральным пучком, без гиалодермиса, склеродермис 2–3-слойный, слабо выраженный; парафиллии отсутствуют; проксимальные веточные листья вокруг зачатков веточек широко треугольные; ризоиды расположены ниже места прикрепления листа, красновато-коричневые, гладкие. *Стеблевые листья* сухие и влажные от прямо до далеко отстоящих, яйцевидно-ланцетные, постепенно суженные к верхушке или неясно оттянуто заостренные, низбегающие, слабо вогнутые, не складчатые; край плоский, почти цельный или у верхушки неясно городчатый; *жилка* простая или, редко, с боковыми ответвлениями, довольно тонкая, оканчивающаяся на 0.6–0.75(–0.9) длины листа; *клетки* линейные, б. м. тонкостенные, в середине листа 6–12:1, в верхней части листа более короткие, 3–7:1, в основании листа более широкие, образующие рыхлую клеточную сеть поперек всего основания, в углах основания слабо увеличенные. *Гаметангии и спорофиты* неизвестны.

Тип рода – *Limnohypnum mizushimae* (Sakurai) Ignatov & Czernyad. В роде 1 вид. Название от limne – озеро (лат.), *Hypnum* – название рода бокоплодных мхов, часто использовавшееся для бокоплодных мхов в целом.

♦ *Limnohypnum mizushimae* is a Japanese species known from Hokkaido and Honshu Islands. In Russia it has been found on Shikotan Island (South Kuril Islands) and in Kamchatka where it was collected in the flooded hollow of a sedge mire with thermal springs in the Paratun'ka River Valley. There its plants grew as individual shoots among *Calliergon richardsonii* and *Warnstorfia exannulata*, and on very wet soil among *Phragmites australis* on a low lake shore. *Limnohypnum mizushimae* has previously been placed in *Hygrohypnum* or *Leptodictyum*. However, in aspect it is not very similar to those genera. Rather the species looks more like a large *Plagiothecium* with more extensive branching and moderately long leaf costae. The sporophytes of *L. mizushimae* are unknown and unlike *Leptodictyum* species its stem and branch leaves are shortly acute in contrast to the long-

acuminate leaves of *L. riparium* and other East Asian species of that genus (Kanda, 1975). The placement of *Limnohypnum mizushimae* in Climaciaceae seems odd because it differs from *Climacium* and *Pleuroziopsis* in so many ways. However, there is molecular phylogenetic evidence from separate analyses (nuclear, chloroplastic, mitochondrial markers) that placed it in the Climaciaceae. This odd alignment – completely at odds with morphological evidence – may be explained by its hygrophytic ecology which has been found to drastically change moss morphology in a number of other evolutionary lineages.

1. **Limnohypnum mizushimae** (Sakurai) Ignatov & Czernyad., Arctoa 23: 190. 2014. — *Hygrohypnum mizushimae* Sakurai, J. Jap. Bot. 27: 281. f. 6. 1952. — *Leptodictyum mizushimae* (Sakurai) Kanda, J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2, Bot. 15: 243. 1975 [1976]. — Лимногипнум Мицусимы. Рис. 185.

Стебель 5–8 см дл.; веточки 3–10(–40) мм дл.. *Стеблевые листья* 2.5–4.0×0.9–1.9 мм, с наибольшей шириной на 1/3–1/4 длины листа; *клетки* в середине листа 90–130×8–12 μm, к краям более длинные, до 120–180 μm дл., у многих листьев вдоль края в 1–2 ряда очень длинные и узкие, 160–240×5–7 μm, в верхней части листа 65–100×8–14 μm.

Описан из Японии, встречается на Хоккайдо и Хонсю. В России этот вид был собран в двух местонахождениях на Камчатке и в одном на о. Шикотан (Южные Курилы). Рос в мочажине осокового болота с термальными источниками, отдельными побегами среди *Calliergon richardsonii* и *Warnstorfia exannulata*, а также на очень сырой почве в зарослях тростника по низкому берегу озера. Название вида в честь японского ботаника, бриолога Уары Мицусимы (Urara Mizushima, 1927–2010), автора обработки семейства Entodontaceae для Флоры Японии.

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

Limnohypnum mizushimae можно спутать с видами *Hygrohypnum* или *Leptodictyum* (в этом роде он был первоначально описан). Однако внешне он скорее напоминает крупные растения *Plagiothecium*, отличаясь от них более сильным ветвлением и б. м. длинной простой жилкой. В отличие от видов *Leptodictyum*, которые часто встречаются со спорофитами, *L. mizushimae* так и не был собран в фертильном состоянии; кроме того, его стеблевые и веточные листья более коротко заострены.

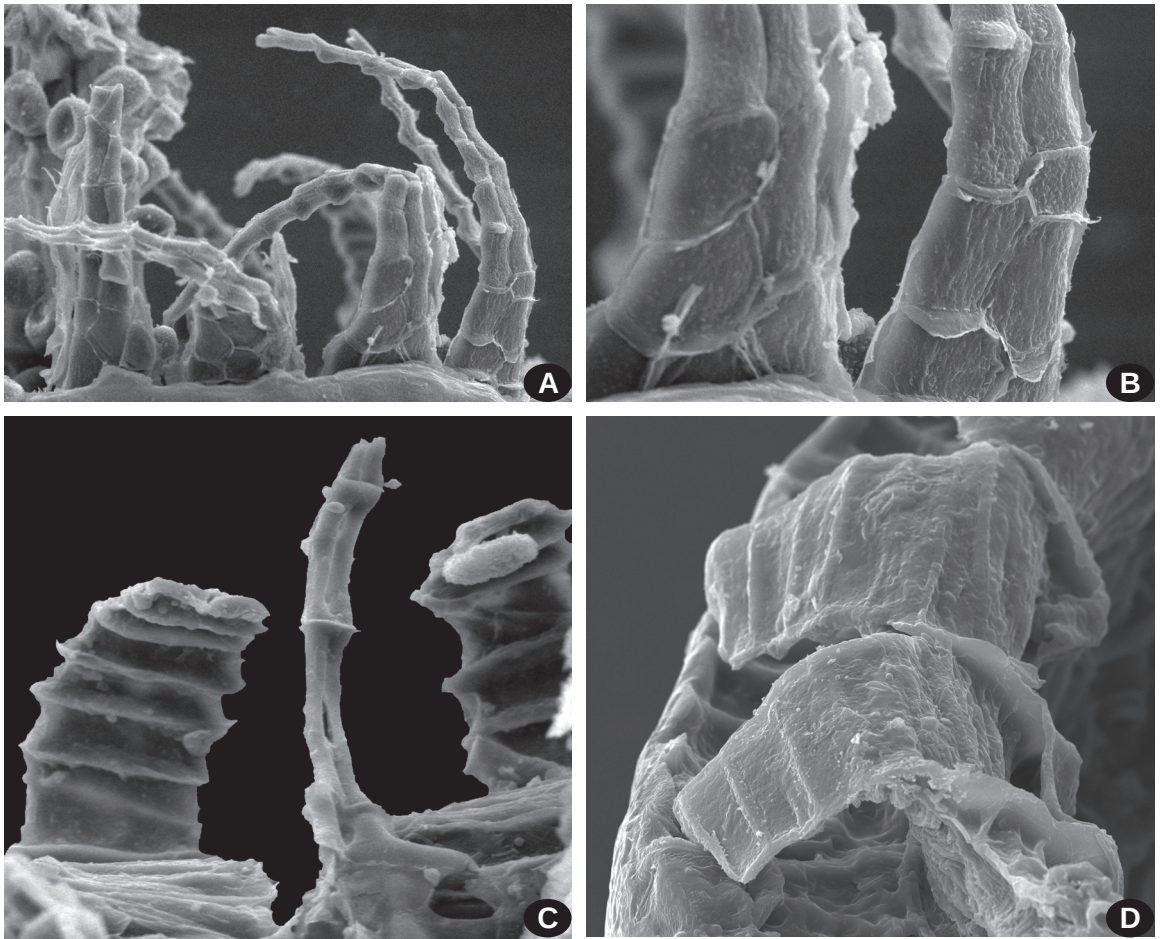


Рис. 186. *Antitrichia curtipendula*: А – общий вид перистомы, $\times 260$; В – дорсальная сторона зубцов экзостомы, $\times 640$; С – сегмент эндостомы и зубцы экзостомы с вентральной стороны, $\times 700$; зубцы экзостомы в нижней части с дорсальной стороны, $\times 250$.

СЕМ. ANTITRICHIACEAE Ignatov & Ignatova
— АНТИТРИХИЕВЫЕ

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

Растения крупные, ригидные, в рыхлых дерновинках, темно- или желто-зеленые, слабо блестящие. Дифференциация на первичный столоновидный стебель и вторичный стебель с густо расположенными крупными листьями умеренно выраженная. *Вторичный стебель* от простертого до восходящего или свисающего, в дистальной части почти прямостоячий, нередко ниже верхушки (как и веточки) внезапно согнутый, неправильно ветвящийся, густо всесторонне облиственный, с центральным пучком, без гиалодермиса; парафиллии отсутствуют, проксимальные веточные листья вокруг зачатков веточек от поперечно расширенных до яйцевидно-треугольных; ризоиды на стебле ниже места прикрепления листа и на дорсальной

стороне жилки. *Листья* в сухом состоянии б. м. прилегающие, во влажном отстоящие, на верхушках побегов односторонне обращенные, из яйцевидного основания б. м. быстро или постепенно заостренные, в основании сердцевидные, слабо вогнутые, слабо складчатые; край отогнут от основания почти до верхушки, в верхушке пильчатый, с книзу отогнутыми зубцами, в нижней части цельный; *жилка* простая, до 0.7–0.9 длины листа, в основании с 3–5 короткими боковыми ответвлениями до 0.05–0.2 длины листа; *клетки* в верхней и средней части листа удлинненно ромбидальные, извилистые, толстостенные, слабо пористые, в нижней части листа эллиптические, в расходящихся к краям косых рядах, в углах основания от округло-квадратных до поперечно эллиптических, многочисленные, образующие обширную, нерезко отграниченную группу. *Двудомный*. *Перихециальные листья* сильно удлиняющиеся

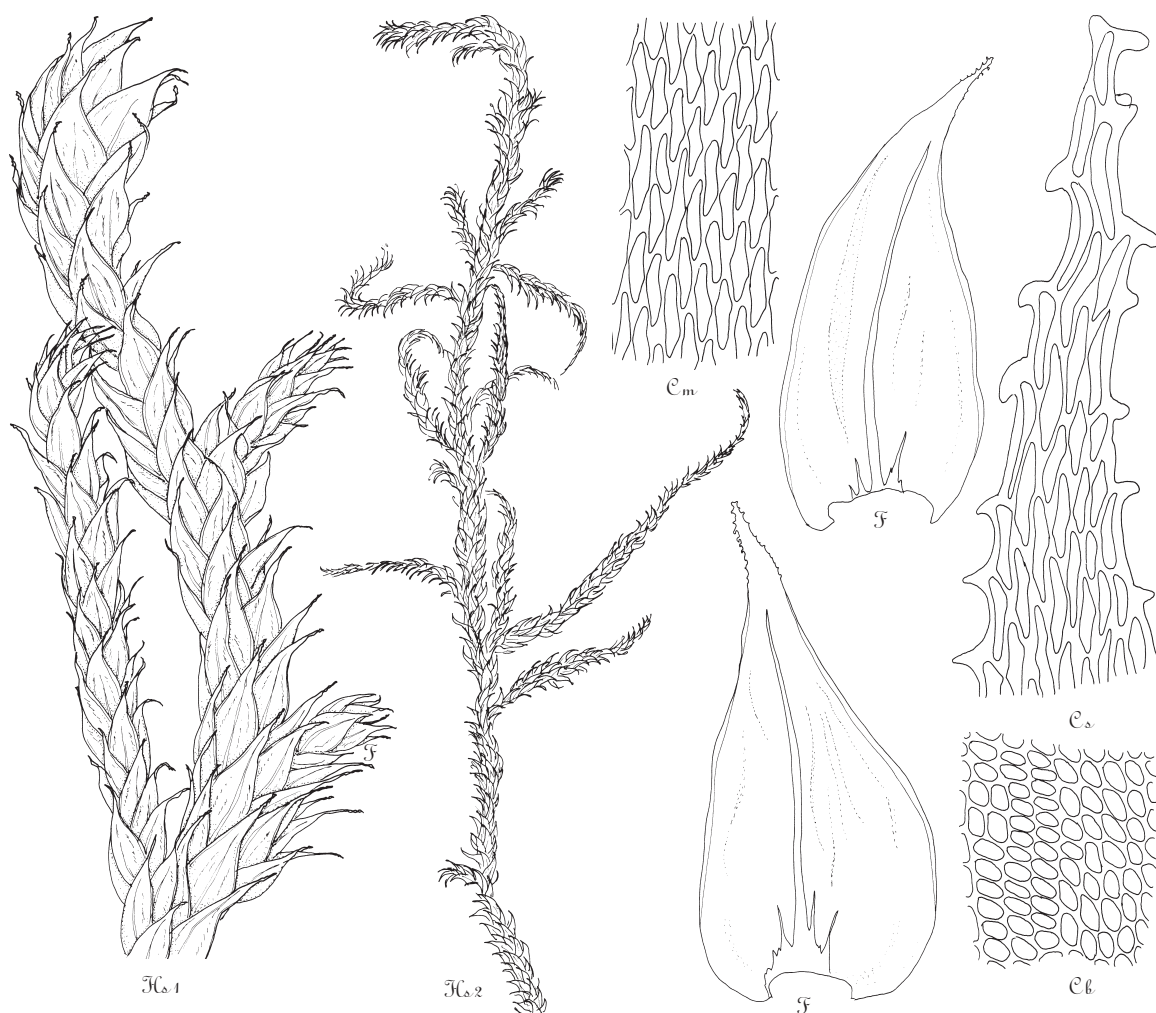


Рис. 187. *Antitrichia curtispindula*: Hs2 $\times 2.3$; Hs1 $\times 15$; F $\times 23$; Cs, m, b $\times 317$.

после оплодотворения, прямые, не складчатые, без жилки. *Ножка* в 3–4 раза превышает длину коробочки, дуговидно или коленчато согнутая. *Коробочка* поднятая над перихецием, прямостоячая или наклоненная, продолговато-овальная, б. м. прямая. *Крышечка* коническая, с клювиком. *Колечко* не опадающее. *Зубцы экзостомы* во влажном состоянии прямые до отогнутых, так что устье коробочки открыто, белые, хрупкие, на дорсальной стороне внизу гладкие или продольно морщинистые, вверху папиллозные; *эндостом* без базальной мембраны, сегменты линейные, короткие, реснички отсутствуют. *Споры* крупные. *Колпачок* клубковидный, голый.

Семейство включает единственный род.

Род 1. *Antitrichia* Brid. — Антитрихия

Тип рода – *Antitrichia curtispindula* (Hedw.) Brid.

Род включает 3 вида. Название от ἀντί — против,

τριχός — волос (греч.) [в данном случае – зубцы и сегменты перистомы] отражает наблюдение Бриделя о супротивном расположении зубцов и сегментов (что не соответствует действительности).

♦ In Russia *Antitrichia curtispindula* is rare, known only from a few collections from Leningrad and Kaliningrad Provinces, Karelia, and the Caucasus. In the Caucasus it is found from sea level to the timberline (up to 2300 m) of the Teberda Nature Reserve. It also occurs in Europe, Turkey, northeastern (Greenland, Newfoundland, Labrador) North America, two disjunct populations in the Kilimanjaro region of East Africa, and Taiwan. Plants from western North America often referred to *A. curtispindula* have – on the basis of molecular evidence (Hedenäs, 2008) – been recognized as *A. gigantea* (Sull. & Lesq.) Kindb. *Antitrichia curtispindula* is recognized in the field by its large-sized plants; often curved stems/branches; and shoot tips with large, secund leaves. Under a compound microscope its diagnostic features include upper leaf margins with recurved teeth and short, supplementary costae at base on either

side of the “main” costa; these microscopic features are unknown in any other Russian moss species.

1. **Antitrichia curtipendula** (Hedw.) Brid., Muscol. Recent. Suppl. 4: 136. 1819[1818]. — *Neckera curtipendula* Hedw., Sp. Musc. Frond. 209. 1801. — **Антитрихия повисшая**. Рис. 187, 186.

Вторичный стебель 5–10 см дл., *веточки* 15–25 мм дл. *Листья* 2.5–3.0×0.8–1.3 мм, *клетки* 20–45×6–8 μm. *Перихециальные листья* после оплодотворения до 6×1.5 мм. *Ножка* 8–12 мм. *Коробочка* до 2.5 мм дл. *Споры* 20–30 μm.

Описан из Европы. Встречается на юге Гренландии, в Исландии, в большей части Западной Европы, в Турции, Северной, Восточной и Южной Африке (нередко), а также указан для Тайваня (сомнительное указание); распространен также на востоке Северной Америки. В России редок и известен, с одной стороны, по единичным сборам из Ленинградской и Калининградской областей и Карелии, а с другой – на Кавказе, где встреча-

ется практически от уровня моря до верхней границы леса (в Тебердинском заповеднике до 2300 м над ур. м.), но при этом везде довольно редок.

Mu **Krl** Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv

Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko Vl Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or

Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

YG Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI Chw Chc Chs Chb

Uhm YN HM Krm Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

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

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

В природе вид можно узнать по крупным размерам растений, нередко согнутым веточкам и стеблю, а также односторонне обращенным и более крупным листьям на верхушке стебля. Микроскопические признаки вида – книзу отогнутые зубцы по краю верхушки листа и “дополнительные” жилки в основании “основной” жилки – уникальны для флоры мхов России.

СЕМ. HYLOCOMIACEAE Fleisch. —
ГИЛОКОМИЕВЫЕ

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

Растения крупные или средних размеров, образующие обширные, рыхлые дерновинки, светло-желто-, темно-зеленые или буроватые, б. м. блестящие. *Стебель* восходящий до прямостоячего или дуговидный до горизонтального, правильно или неправильно, одиножды, дважды или трижды перисто ветвящийся, рыхло или плотно черепитчато облиственный, буро-зеленый или, нередко, красный, со слабым центральным пучком, иногда отсутствующим (*Hylocomium*), с хорошо развитым склеродермисом, без гиалодермиса; парафиллии многочисленные, ветвящиеся или полностью отсутствуют; проксимальные веточные листья зачатков веточек от яйцевидно-треугольных до узко треугольных; ризоиды на стебле ниже основания листа, но встречаются здесь крайне редко, а представлены у большинства видов на оттянутых концах веточек. *Стеблевые листья* черепитчатые, прилегающие, отстоящие или назад отогнутые, редко односторонне согнутые, яйцевидные, яйцевидно-треугольные или яйцевидно-ланцетные, заостренные или тупые, к основанию закругленные, часто сердцевидные или ушковидные, реже слабо суженные, вогнутые, не складчатые или б. м. сильно продольно складчатые; край плоский или узко отогнутый, пильчатый, реже цельный; *жилка* б. ч. двойная, короткая или до 1/3 длины листа, реже >1/2 длины листа (*Hylocomiadelphus triquetrus*), иногда простая, до 1/2–3/4 длины листа (*Hylocomiastrum pyrenaicum*); клетки пластинки листа линейные, реже удлинено ромбоидальные, гладкие или с мамиллозно выступающими верхними углами, в углах основания б. м. мелкие, квадратные, толстостенные, окрашенные, резко отграниченные, или широкие, прямоугольные, нерезко отграниченные, или не дифференцированы. *Двудомные*. *Перихециальные листья* умеренно удлиняющиеся после оплодотворения, из прилегающего основания быстро суженные в узкую, отогнутую, реже прямую верхушку, не складчатые, без жилки или с двойной жилкой. *Ножка* длинная. *Коробочка* наклоненная, продолговато-овальная, б. м. согнутая. *Крышечка* коническая или с клювиком. *Колечко* опадающее или не опадающее. *Зубцы экзостомы* во влажном состоянии согнутые и покрывающие устье коробочки, в основании красно-бурые, на дорсальной стороне поперечно исчерченные или с сетчатой орнаментацией; эн-

достом с высокой базальной мембраной, широкими, по килю перфорированными сегментами и ресничками, по длине равными сегментам. *Спores* мелкие. *Колпачок* клубковидный, голый.

В семействе около 10 родов, в России представлены 6.

1. Парафиллии имеются, многочисленные 2
— Парафиллии отсутствуют 4
2. Стебель правильно и густо дважды или трижды перисто ветвящийся; стеблевые листья прижатые; клетки листа с выступающими верхними углами 6. *Hylocomium*
— Стебель неправильно одиножды-трижды перисто ветвящийся; стеблевые листья отстоящие или отогнутые; клетки листа гладкие 3
3. Стеблевые листья в основании с мочковидными ушками 3. *Loeskeobryum*
— Стеблевые листья в основании без мочковидных ушек 5. *Hylocomiastrum*
4. Побеги б. ч. плотно черепитчато облиственные; листья тупые; группа клеток углов основания листа выпуклая, хорошо отграниченная, образована толстостенными окрашенными клетками 1. *Pleurozium*
— Листья острые, с всесторонне отстоящими или отогнутыми верхушками, или односторонне серповидно согнутые; клетки углов основания листа слабо дифференцированы 5
5. Жилка двойная, 0.1–0.4 длины листа; по крайней мере некоторые листья из б. м. прилегающего основания оттопыренно отогнутые; клетки листа гладкие 2. *Rhytidiadelphus*
— Жилка двойная, 0.5–0.75 длины листа; листья прямые, от основания отстоящие или далеко отстоящие; клетки в верхней части листа на дорсальной стороне с мамиллозно выступающими верхними углами 4. *Hylocomiadelphus*
- ♦
1. Paraphyllia numerous 2
— Paraphyllia absent 4
2. Stems flat, 2- to 3-pinnately branched, frond-like, usually with annual growth zones recurring in a step-like manner; upper leaf cells often prorate-spiculate 6. *Hylocomium*
— Stems terete, irregularly or 1- to 2-pinnately, rarely 3-pinnately branched, not frond-like, often arcuate; leaf cells smooth 3
3. Stem leaves auriculate at base 3. *Loeskeobryum*
— Stem leaves straight or rounded at base 5. *Hylocomiastrum*

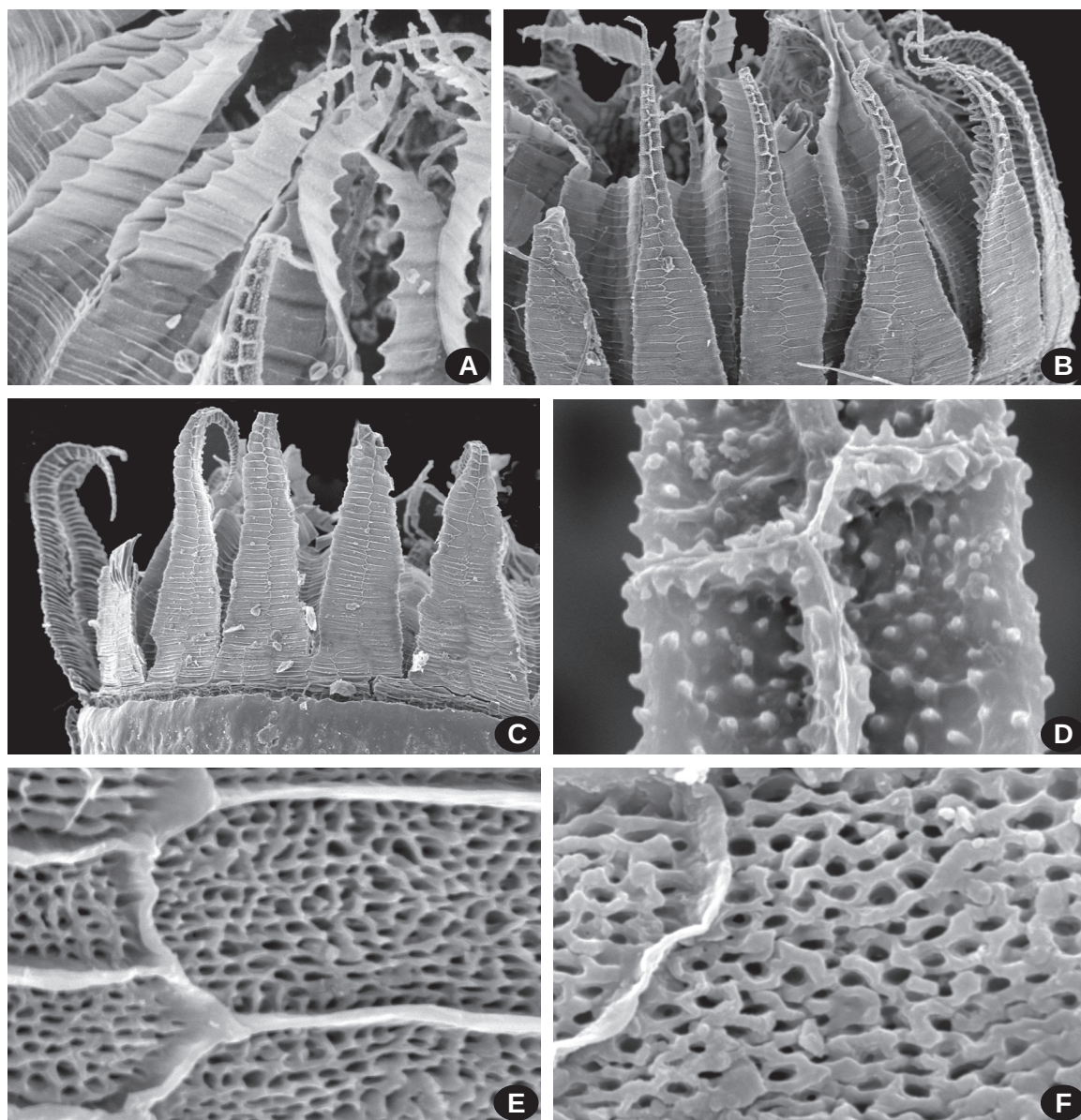


Рис. 188. *Pleurozium schreberi* (A,B,D,F) и *Hylocomiadelfus triquetrus* (C, E): A – фрагмент эндостомы, $\times 235$; B – перистом, $\times 110$, $\times 80$; D – зубы экзостомы на дорсальной стороне сверху, $\times 2000$; E – зубы экзостомы на дорсальной стороне снизу, $\times 2700$, $\times 2950$.

4. Leaves imbricate when dry; apices obtuse; alar cells strongly differentiated with thick-walled, dark-colored cells 1. *Pleurozium*
- Leaves erect-spreading to squarrose or falcate-secund when dry; apices acute; alar cells weakly differentiated with thin- or thick-walled, hyaline cells 5
5. Costae 0.1–0.4 the leaf length; stem leaves squarrose-recurved from a more or less sheathing base; leaf cells smooth 2. *Rhytidiadelphus*
- Costae 0.5–0.75 the leaf length; stem leaves clasping at base, wide-spreading to squarrose

above; upper leaf cells spinose-prorate on dorsal surface 4. *Hylocomiadelfus*

Род 1. *Pleurozium* Mitt. — Плеврозиум

Растения крупные, образующие рыхлые дерновинки или обширные покровы. Стебель восходящий до прямостоячего, одиножды перисто ветвящийся, при росте в рыхлых дерновинках многочисленные симподиальные побеги, густо вздуто черепитчато облиственный, вишнево-красный (заметный сквозь листья); парафиллии отсутствуют; веточки облиственны как и стебель. Листья при-

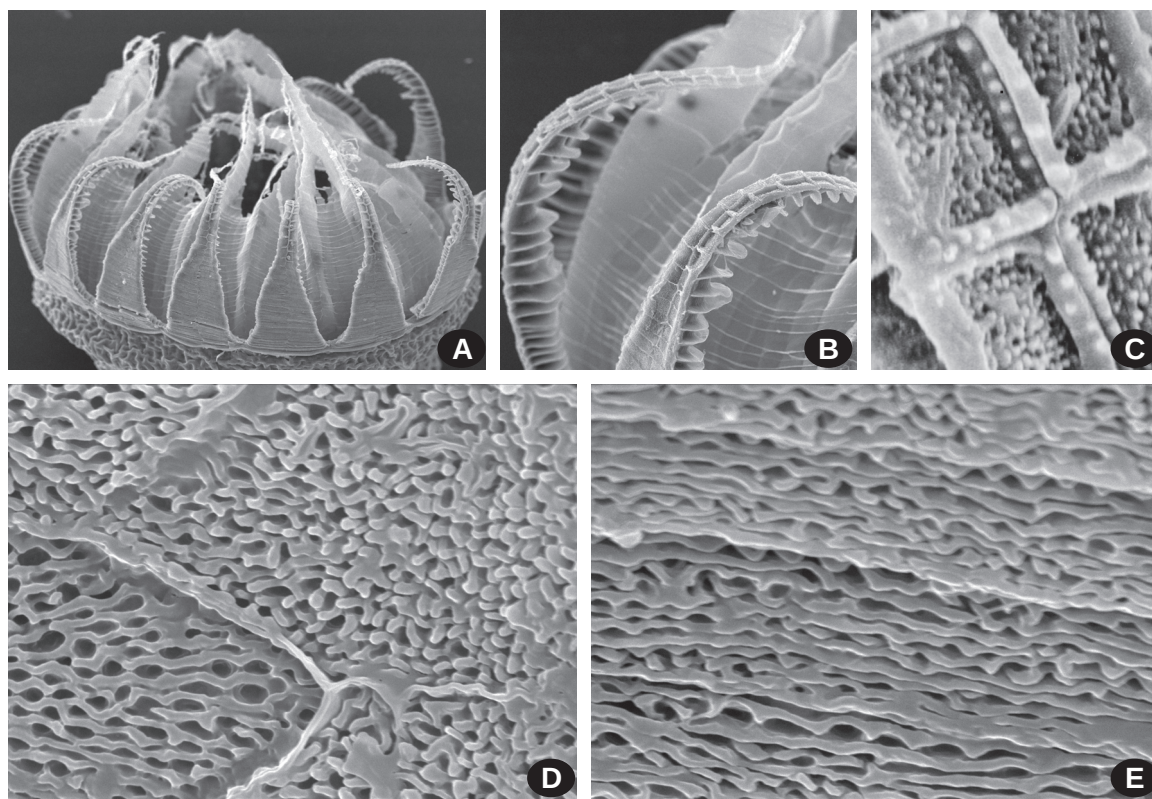


Рис. 189. Детали строения перистоста *Hylocomium splendens*: А – перистом, $\times 60$; В – зубцы экзостоста сбоку вверх, $\times 165$; С – Е – орнаментация зубцов экзостоста на дорсальной стороне в верхней (С, $\times 1800$), средней (D, $\times 3000$) и нижней (Е, $\times 3300$) частях.

легающие, яйцевидные, на верхушке широко закругленные, иногда с очень небольшой тупой верхушечкой, вогнутые, не складчатые или слабо складчатые; край листа внизу отогнутый, цельный и только на верхушке с немногими зубчиками; жилка двойная, короткая или неясная; клетки линейные, слегка извилистые, умеренно толстостенные, в основании короче и шире, с пористыми стенками, в углах основания коротко прямоугольные и квадратные, бурые, образуют небольшую выпуклую группу. Веточные листья сходны со стеблевыми, но мельче и уже. Крышечка коническая. Колечко не опадающее. Зубцы экзостоста внизу на дорсальной стороне с сетчатой орнаментацией.

Хотя родство *Pleurozium* с *Hylocomium* и *Rhytidadelphus* было отмечено еще Д. Де Нотари (De Notaris, 1867), в большинстве систем мхов в XX веке его относили к Entodontaceae, следуя М. Флейшеру и В.Ф. Бротерусу (Fleischer, 1923; Brotherrus, 1925). Изучение перистоста с помощью сканирующего электронного микроскопа (Buck, 1980; Rohrer, 1985) выявило сходство *Pleurozium* с *Hylocomium* и *Rhytidadelphus*, что в целом подтверждается результатами молекулярно-филогенетического анализа (Huttunen *et al.*, 2012), хотя

положение *Pleurozium* в семействе одно из наиболее изолированных. Отличия *Pleurozium* от прочих родов семейства Hylocomiaceae заключается в тупых, почти цельнокрайных листьях и хорошо дифференцированной группе клеток углов основания листа.

Тип рода – *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. Род включает единственный вид. Название его происходит от *πλευρά* – бок (греч.), и, вероятно, относится к веточкам, простертым вбок от вверх направленного стебля.

♦ *Pleurozium schreberi* is a remarkably widespread species found in nearly all zones of the Northern Hemisphere. It is also present in Mexico, Central/South America, Macaronesia, northern and northeast tropical Africa, and the Himalayas. It is a common species in most areas of Russia except for the Arctic Ocean islands and xeric regions. It has broad ecological tolerance and grows on litter in conifer forests, rotten logs, inclined tree trunks (especially birch), hummocks in bogs, acidic rocks, *etc.* It is less common in broad-leaved forests where it grows mostly on rotten logs and in planted steppe zone pine stands. Its absence from an area can usually be explained by insufficient collecting. *Pleurozium schreberi* can be recognized by its large-sized plants; imbricate leaf stance; obtuse leaves; and bright red stems that usually can be seen through the leaves.

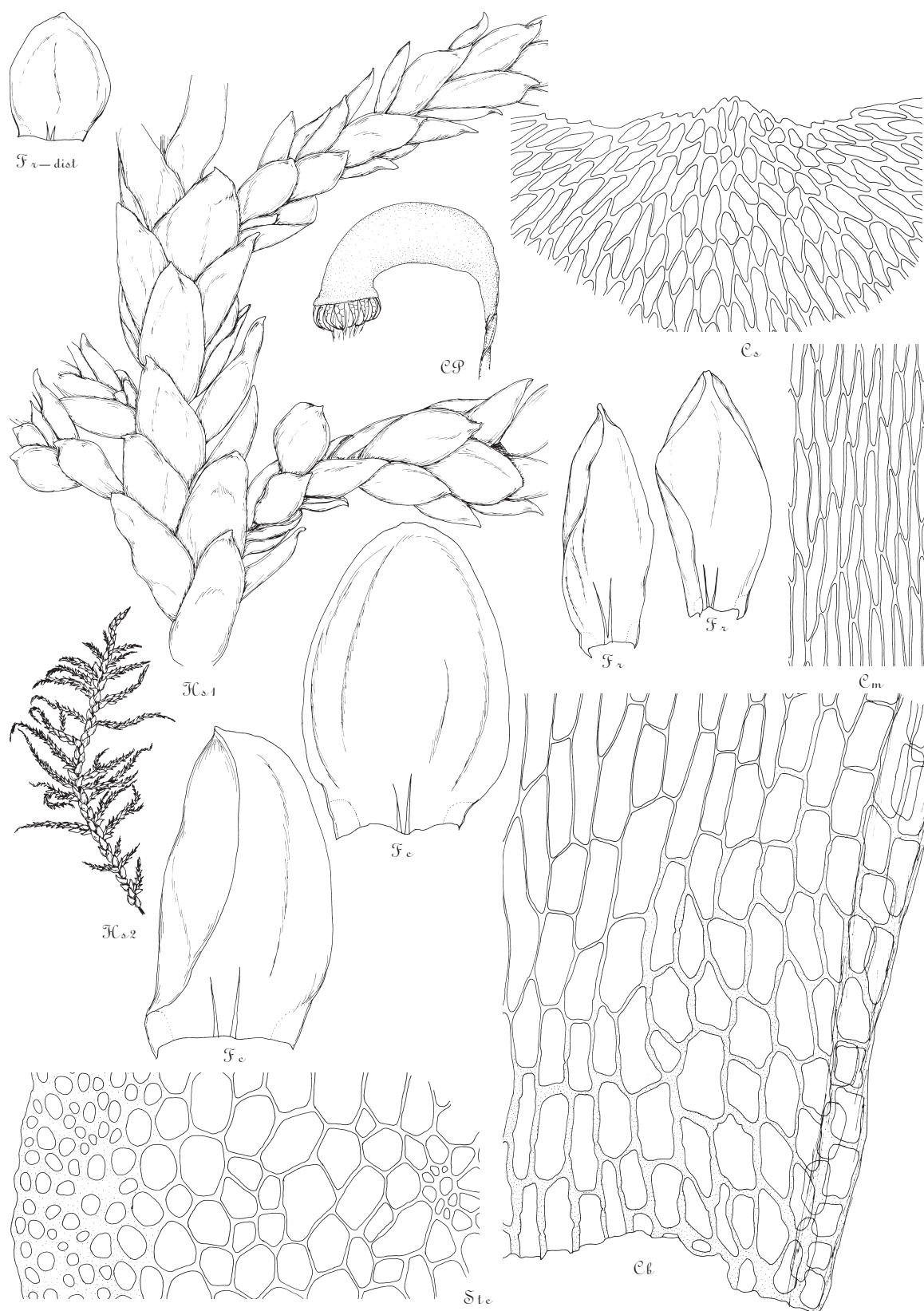


Рис. 190. *Pleurozium schreberi*: Hs2 $\times 1$; Hs1 $\times 13.5$; CP $\times 13.5$; F $\times 23$; Stc $\times 285$; Cs, m, b $\times 285$.

1. **Pleurozium schreberi** (Brid.) Mitt., J. Linn. Soc., Bot. 12: 537. 1869. — *Hypnum schreberi* Brid., Muscol. Recent. 2(2): 88–89. 1801. — **Плеврозиум Шребера**. Рис. 190, 188A,B,D,E.

Стебель 5–8(–12) см дл.; *веточки* до 8 мм дл. *Листья* 1.8–2.4×1.0–1.5 мм, *клетки* 50–80×7–8 μm. *Спорофиты* изредка. *Перихециальные листья* до 3 мм дл. *Ножка* красная, до 3 см. *Коробочка* 2.5 мм дл. *Споры* 15–20 μm.

Описан без указания местонахождения. *Pleurozium schreberi* встречается часто и массово от Арктики до гемибореальной зоны Голарктики, заходя в неморальную и степную зоны преимущественно в составе группировок хвойных пород и проникая далеко на юг в высокогорья Центральной и Южной Америки, в Евразии – до Гималаев, южных провинций Китая, Японии. В России обычен в большинстве областей; растет в напочвенном покрове хвойных лесов, но нередко также на валежнике, наклоненных стволах деревьев (особенно березы), на кочках на болотах, камнях кислых пород, тундре и др.; в зоне широколиственных лесов более редок и растет б.ч. на валежнике, а в степной зоне – в посадках сосны. Отсутствие вида в некоторых районах объясняется скорее недостаточной изученностью; его реальное отсутствие вероятно в прикаспийских аридных районах, а также на наиболее северных островах Северного Ледовитого океана. Название в честь немецкого ботаника Иоганна Христиана Даниеля фон Шребера (J.C.D. von Schreber, 1739–1810).

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

Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko Vl Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

YG Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI Chw Chc Chs Chb
Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm Irm Yc Yvl Yal Khn Kks Kam Kom
Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk
Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Вид легко узнать как морфологическим признакам, в частности, по крупным, плотно черепитчато облиственным растениям, б. м. правильному перистому ветвлению, тупым листьям и вишнево-красной окраске стебля, так и по его доминирующему положению в моховом ярусе хвойных лесов.

Род 2. **Rhytidiadelphus** (Limpr.) Warnst. —
Ритидиадельфус

Растения крупные, в рыхлых дерновинках или образующие обширные рыхлые покровы, зеленые или желто-зеленые. *Стебель* красный, простертый, восходящий или прямостоячий, б. м. правильно расставленно перисто ветвящийся или с очень редкими веточками, всесторонне рыхло или густо облиственный; веточки округло или несколько уплощенно облиственные; симподиальные по-

беги многочисленные или практически отсутствуют; парафиллии отсутствуют. *Стеблевые листья* из отстоящего или прилегающего, широко яйцевидного или треугольно-яйцевидного основания постепенно или б. м. резко суженные в оттопыренно отстоящую или оттопыренно отогнутую, ланцетную, желобчатую, прямую или иногда вбок согнутую верхнюю часть, иногда односторонне обращенные, в основании широко закругленные и сердцевидные, б. м. вогнутые, не складчатые или слабо продольно складчатые; край плоский, остро пильчатый далеко вниз, до расширенной части основания; *жилка* двойная, до 0.1–0.4 длины листа; *клетки* линейные, гладкие, б. м. тонкостенные, в основании листа короче и шире, с утолщенными пористыми стенками, желтые до оранжевых, в углах основания небольшая группа из более сильно утолщенных и интенсивнее окрашенных клеток или из более крупных, тонкостенных, нерезко отграниченная. *Веточные листья* значительно мельче, край пильчатый почти до основания. *Крышечка* коническая, острая. *Колечко* не отпадающее. *Зубцы экзостомы* на дорсальной стороне внизу поперечно исчерченные.

Тип рода – *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. Род включает 5 видов, распространенных в бореальных и отчасти умеренных районах Северного полушария. Название от *Rhytidium* – название рода мхов, который ранее считался родственным.

1. Листья складчатые; стеблевые и веточные листья односторонне обращенные; клетки в углах основания листа не дифференцированные ...
..... 1. *R. loreus*
- Листья не складчатые, не бывают односторонне обращенными; клетки в углах основания листа ясно дифференцированные 2
2. Жилка оканчивается на 1/3–1/2 длины листа; клетки в углах основания листа толстостенные; верхушка листа сравнительно короткая
..... 2. *R. japonicus*
- Жилка оканчивается не выше чем на 1/3 длины листа; клетки в углах основания листа тонкостенные; верхушка листа длинная 3
3. Стеблевые и веточные листья сходны между собой, густо расположенные, с далеко отстоящими или отогнутыми верхушками
..... 4. *R. squarrosus*
- Стеблевые листья густо или разреженно расположенные, с отогнутыми верхушками; веточные листья сильно отличающиеся, от осно-

- вания прямо отстоящие, с прямыми верхушками 4
4. Стеблевые листья густо расположенные, стебель между листьями не виден; основание стеблевых листьев яйцевидное или эллиптическое; край стеблевых и веточных листьев очень слабо пильчатый 5. *R. pacificus*
4. Стеблевые листья разреженно расположенные, стебель между листьями виден; основание стеблевых листьев треугольно-яйцевидное; край стеблевых и веточных листьев остро пильчатый 4. *R. subpinnatus*
- ♦
1. Leaves plicate; stem/branch apices falcate-secund; alar cells not differentiated 1. *R. loreus*
- This species is widely distributed in Europe (Central, West and North) and present in Macaronesia. In western North America it occurs from Alaska to California eastward to Idaho and Montana. In eastern North America it is known from Massachusetts, Quebec and the Canadian Maritime Provinces. It is a rare species in Russia found only on the Commander Islands (Bering and Medny Islands) where it grows from sea level to 300 m on litter and soil in mossy tundra and seashore meadows. *Rhytidiadelphus loreus* is distinguished by the combination of large-sized plants; falcate-secund stem/branch leaves; ovate, concave, plicate leaf bases; gradually narrowed, long-channeled leaf acumina; and undifferentiated alar cells. All other species of the genus differ in lacking falcate-secund leaves and having clearly differentiated alar cells.
- Leaves smooth; stem/branch apices not falcate-secund; alar cells clearly differentiated 2
2. Costae 1/3–1/2 the leaf length; alar cells thick-walled; leaves short-acuminate 2. *R. japonicus*
- This species – described from Japan – is also known from Korea and the Aleutian Islands. In Russia *R. japonicus* occurs in Kamchatka, the Commander Islands, Sakhalin Island, the Kuril Islands, southern Khabarovsk Territory and one locality in Primorsky Territory. It grows from sea level to 300 m in conifer forests as well as open sites on rocks, rock outcrops, cliff ledges, and on tree bases, rarely on soil or slopes. It is often present along the seashore. *Rhytidiadelphus japonicus* resembles *R. subpinnatus* in having differentiated stem and branch leaves: stem leaves with reflexed acumina, branch leaves erect-spreading, with straight acumina. However, the leaf acumina in *R. japonicus* are much shorter and the costae much longer than in *R. subpinnatus*. *Rhytidiadelphus japonicus* var. *kamchaticus* Czernyad. & Ignatov is a peculiar form of *R. japonicus* from Kamchatka that differs from the type variety in having appressed to imbricate stem leaves that are strongly concave and plicate. This variety resembles *Loeskypnum brevirostre* rather than *Rhytidiadelphus* but differs from *L. brevirostre* in having non-auriculate leaves and no stem paraphyllia. Kamchatka collections of var. *kamchaticus* do not differ in molecular markers from the common morphotype of *R. japonicus* from the Kuril Islands (Czernyadjeva *et al.*, 2010). Plants similar to var. *kamchaticus* have subsequently been collected on the shore of Tatarsky Strait in Khabarovsk Territory. It is likely the var. *kamchaticus* represents an ecological modification caused by its growth on open, windy cliffs along the seashore.
- Costae 1/3 the leaf length; alar cells thin-walled; leaves long-acuminate 3
3. Branch and stem leaves similar: both crowded with spreading to reflexed acumina 4. *R. squarrosus*
- This species is more widespread in Europe than *R. subpinnatus* where it is known from most countries, including Spain and Portugal. In eastern North America it occurs in Greenland, Labrador and Newfoundland. In western North America it occurs from Alaska to Oregon (although the Alaskan records may belong to *R. pacificus*, see Ignatov *et al.*, 2019b). It is also known from Australia and New Zealand. In European Russia it occurs in most areas of the forest and forest-steppe zones. In the Caucasus it is known only from old, doubtful records. All collections previously named *R. squarrosus* from Asiatic Russia are mis-determinations for either *R. subpinnatus* or in the Kuril Islands *R. pacificus*. *Rhytidiadelphus squarrosus* grows in disturbed habitats such as lawns, forest edges, along clearings and along forest roads. There is considerable difficulty in separating *R. squarrosus* and *R. subpinnatus* because of their great morphological variation and a partial overlap of their morphological characters. European and American taxonomists often disagree about the taxonomic status of *R. subpinnatus*: e.g., most American floras consider *R. subpinnatus* a variety or synonym of *R. squarrosus*; most Europeans recognize both at the species level. However, genetic markers indicate they are distinct at the species level (Vanderpoorten *et al.*, 2003; Korpelainen *et al.*, 2008).

- Stem and branch leaves dissimilar: stem leaves crowded or distant with reflexed acumina; branch leaves erect-spreading with straight acumina 4

- 4. Stem leaves crowded, stems hardly visible between the leaves; stem leaves ovate at base; stem/branch leaf margins faintly serrulate

..... 5. *R. pacificus*

This species was described from Kunashir Island (South Kuril Islands) in the southern Russian Far East. Previous collections from that region were attributed to *R. squarrosus*. In addition, the species is known on the basis of molecular markers (Ignatov *et al.*, 2019b) from one collection in Oregon, U.S.A. However, it may be more common in North America (Shevock, pers. comm.). Certainly, *R. pacificus* also occurs in Japan because Kunashir Island is visible from the Japanese island of Hokkaido and at least one illustration of *R. subpinnatus* (Noguchi, 1994) is a better fit for *R. pacificus* than *R. subpinnatus*. On Kunashir Island it grows on soil in boggy meadows and on seashore, grass covered dunes. In Oregon it was collected at 350 m in a coniferous forest (*Abies concolor*, *Tsuga heterophylla* and *Pseudotsuga*) on diffusely lit soil over rock outcrops. *Rhytidiadelphus pacificus* and *R. squarrosus* have crowded, more or less sheathing leaves with ovate bases and reflexed acumina; however, the branch leaves of *R. pacificus* are more similar to those of *R. subpinnatus* and *R. japonicus*: erect-spreading with non-sheathing bases and straight apices. *Rhytidiadelphus pacificus* differs from *R. subpinnatus* in having crowded, sheathing stem leaves with ovate bases rather than distantly arranged, non-sheathing stem leaves with and triangular bases. *Rhytidiadelphus japonicus* differs from *R. pacificus* in having distantly arranged stem leaves with shorter acumina, longer costae and thick-walled alar cells. In addition, the stem/branch leaf margins of *R. pacificus* are faintly serrulate, while the three other species have sharply serrate leaf margins.

- Stem leaves more or less distant, stems visible between the leaves in some places; stem leaves triangular-ovate at base; stem/branch leaf margins sharply serrate 4. *R. subpinnatus*

R. subpinnatus occurs in Europe from Scandinavia (where it is most common) to the Mediterranean countries, but is absent in Spain and Portugal. In western North America it is widespread from Alaska and the Northwest Territories south to Oregon and eastward to Montana. It occurs throughout eastern North America from Ontario, Wisconsin and Tennessee to the

Canadian Maritime Provinces. In European Russia this species is confined to the spruce zones. It is abundant in spruce forests with *Oxalis* and ferns, and in tall-grass communities (of *Aconitum*, *Cirsium heterophyllum*, etc.) both in the lowlands and in the upper forest zone of Ural Mountains. It extends northward to the Kola Peninsula, Arkhangelsk Province and the Republic of Komi; in the Caucasus it is known from old, dubious records. In Asiatic Russia it is sporadic in the boreal forest zone and in the mountains, but absent from the permafrost zones and rare in southern Siberia where it grows in tall-grass conifer and mixed forests. Its differences from *R. squarrosus*, *R. japonicus* and *R. pacificus* are discussed in comments under those species.

1. ***Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.) Warnst.**, Krypt.-Fl. Brandenburg, Laubm. 922. 1906. — *Hypnum loreum* Hedw., Sp. Musc. Frond. 294–295. 1801. — **Ритидиладельфус ремневидный**. Рис. 191.

Растения крупные, в обширных рыхлых дерновинках, желто-зеленые. *Стебель* б. ч. восходящий и затем вверх дуговидно согнутый, до 15(–30) см дл., правильно или редко перисто ветвящийся; веточки короткие, далеко отстоящие. *Стеблевые и веточные листья* в сухом и влажном состоянии отстоящие от стебля под углом около 45°, односторонне обращенные; стеблевые листья 3.2–4.4×0.9–1.4 мм, из яйцевидного, вогнутого, слегка складчатого основания постепенно суженные в длинную желобчатую верхушку; край плоский или внизу отогнутый, в верхней половине листа слабо пильчатый; *жилка* очень короткая до отсутствующей; *клетки* пластинки листа в средней части листа 40–80×6–8(–10) μm, с умеренно утолщенными, пористыми стенками, в углах основания листа не дифференцированные. *Веточные листья* сходны со стеблевыми, но немного мельче и более узкие. *Спорофиты* редко, в России неизвестны. [*Коробочка* эллиптическая, согнутая, 1.3–2.5 мм дл. Споры 14–18 μm].

Описан без указания местонахождения, по-видимому, из Европы. Распространен в Западной и Центральной Европе, на севере до Великобритании и Норвегии, известен с Азорских островов и Мадейры, в Северной Америке в основном на западе, от Калифорнии до Аляски, а также в Квебеке на востоке. В России этот вид был найден только на островах Беринга и Медный (Командорские о-ва), где рос на высоте от уровня моря до 300 м, в кустарниково-моховой тундре и на приморском лугу, на подстилке и на гумусированном субстрате.



Рис. 191. *Rhytidiadelphus loreus*: Hh ×1.6; Hs ×14; F ×22.5; Cs, m, b ×320.

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

R. loreus можно узнать по крупным размерам растений, серповидно согнутым и односторонне обращенным стеблевым и веточным листьям, из слегка складчатого яйцевидного основания постепенно суженным в длинную желобчатую верхушку, с не дифференцированными клетками в углах основания листа. У других видов рода листья не бывают односторонне обращенными, и клетки в углах основания листа б. ч. дифференцированные.



Рис. 192. *Rhytidiadelphus japonicus*: $\mathcal{H}_{s1} \times 2.9$; $\mathcal{H}_{s2} \times 11.2$; $\mathcal{F} \times 20$; $\mathcal{C}_s, m, b \times 320$.

2. **Rhytidiadelphus japonicus** (Reimers) T.J. Кор., Hikobia 6(1–2): 19. 1971. — *Rhytidiadelphus squarrosus* subsp. *japonicus* Reimers, Bot. Jahrb. Syst. 64(5): 559. 1931. — **Ритидиладельфус японский**. Рис. 192.

Растения крупные, в обширных рыхлых дерновинках, буровато-зеленые. *Стебель* восходящий, до 10(–15) см дл., расставленно перисто ветвящийся, б. м. рыхло равномерно облиственный; веточки до 15 мм, иногда с веточками второго порядка, часто на концах флагелловидно оттянутые. *Стеблевые листья* в сухом и влажном состоянии оттопыренно отогнутые, 2.1–3.8×1.6–3.2 мм, из широко яйцевидного или почти округлого основания внезапно суженные в короткую, отогнутую, полого желобчатую верхушку, не складчатые; край плоский, в верхней половине листа слабо пильчатый; *жилка* сравнительно длинная, достигающая середины листа; *клетки* в средней части листа 45–55×5–7 μm, с умеренно утолщенными, не пористыми стенками, в углах основания более короткие и широкие, толстостенные, пористые, образующие б. м. дифференцированную ушковую группу. *Веточные листья* далеко отстоящие, 1.5–2.8×0.7–2.0 мм, яйцевидные, коротко оттянуто заостренные, край более сильно пильчатый по сравнению со стеблевыми листьями. *Спорофиты* редко, с территории России неизвестны. [*Ножка* 3–4 см. *Коробочка* продолговатая, 2–2.5 мм дл.]

Описан из Японии, известен также из Кореи и с Алеутских островов. В России встречается на Камчатке и Командорских островах, Сахалине и Курилах, на юге Хабаровского края и в Приморье. Растет на высотах от уровня моря до 300 м, в хвойных лесах и на открытых местах, часто на берегу моря или близко от берега, на камнях и скальных выходах, полочках, скал, а также в основании деревьев, редко на почве на склонах.

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

Rhytidiadelphus japonicus сходен с *R. subpinnatus* и *R. pacificus* дифференцированными стеблевыми и веточными листьями: стеблевые листья у этих видов с оттопыренно отогнутой верхушкой, а веточные — прямые, прямо отстоящие. Однако у *R. japonicus* верхушки листьев значительно короче, а жилка длиннее, чем у *R. subpinnatus* и *R. pacificus*. Эти же два признака позво-

ляют отличить *R. japonicus* от *R. squarrosus*, который к тому же имеет одинаково оттопыренно отогнутые стеблевые и веточные листья. Очень своеобразная форма *R. japonicus* с Камчатки была описана как особая разновидность, var. *kamchaticus* Czernjad. & Ignatov, Arctoa 19: 172. 2010. Она отличается от типовой разновидности сильно вогнутыми, складчатыми, прижатыми до черепитчатых стеблевыми листьями с короткой отогнутой верхушкой, так что внешне растения больше похожи на *Loeskynum brevirostre* (Рис. 196), однако, в отличие от этого вида, у них листья в основании не мочковидные и парафиллии на стебле отсутствуют. По молекулярным маркерам камчатские растения оказались не отличающимися от типичных образцов *R. japonicus* с Курильских островов (Czernyadjeva *et al.*, 2010). Впоследствии похожие растения были собраны также на юге Хабаровского края, в Ботчинском заповеднике. Возможно, они являются экологической формой *R. japonicus*, растущей на открытых, сильно обдуваемых ветром приморских скалах.

3. **Rhytidiadelphus subpinnatus** (Lindb.) T.J. Кор., Hikobia 6(1–2): 19. 1971. — *Hylocomium subpinnatum* Lindb., Hedwigia 6(3): 41. 1867. — **Ритидиладельфус слабонеристый**. Рис. 193.

Растения среднего размера, в обширных, рыхлых дерновинках, зеленые, желто- или, чаще, темно-зеленые. *Стебель* б. ч. восходящий и затем сверху дуговидно согнутый, до 7(–12) см дл., правильно или редко перисто ветвящийся, б. м. рыхло или сверху более густо равномерно облиственный; веточки 5–15 мм дл. *Стеблевые листья* с рыхло прилегающим основанием и оттопыренно отстоящей верхушкой, 3.0–3.9×1.3–1.8(–2.3) мм, в основании широко сердцевидно-треугольные, выше быстро суженные в ланцетно-шиловидную, желобчатую верхушку; край плоский, по всей длине остро пильчатый; *жилка* до 0.4 длины листа; *клетки* в середине листа 45–70×8–9 μm, с умеренно утолщенными, не пористыми стенками, в углах основания короткие и широкие, бесцветные, образующие слабо отграниченную ушковую группу. *Веточные листья* до 2×1 мм, более постепенно заостренные по сравнению со стеблевыми. *Спорофиты* редко. *Ножка* около 3 см. *Коробочка* 2 мм дл. *Споры* 18–20 μm.

Описан из Финляндии. Встречается почти по всей Европе, от Скандинавии, где он наиболее част, до стран Средиземноморья, но отсутствует на Пиренейском полуострове. Он также широко распространен на востоке и западе Северной Америки, от Орегона до Аляски и от Северной Каролины до Квебека. В европейской России распространение *R. subpinnatus* б. м. ограничено ареалом ели. В большом количестве вид встречается в ельниках-кисличниках и подобных типах леса, а также сре-

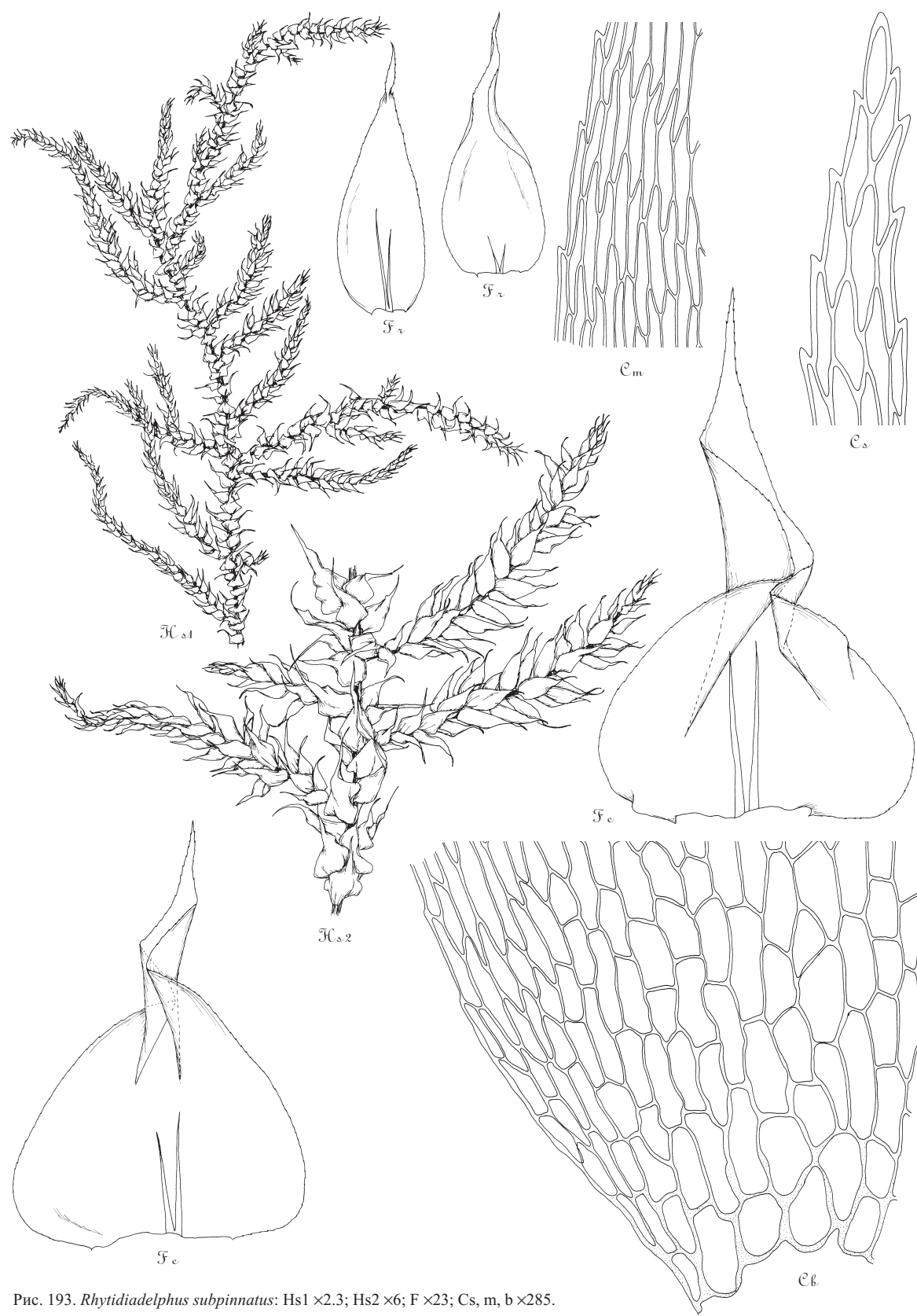


Рис. 193. *Rhytidiadelphus subpinnatus*: Hs1 $\times 2.3$; Hs2 $\times 6$; F $\times 23$; Cs, m, b $\times 285$.



Рис. 194. *Rhytidiadelphus squarrosus*: Hs1 $\times 2.3$; Hs2–3 $\times 6$; F $\times 23$; Stc $\times 285$; Cs, m, b $\times 285$.

ди высокотравья (*Aconitum*, *Cirsium heterophyllum* и т. п.), как на равнине, так и в верхнем горном поясе Урала, реже на вырубках, валежнике. На север этот вид доходит до Кольского полуострова, Архангельской области и республики Коми, на Кавказе известен только по единичным старым указаниям. В азиатской части России спорадически распространен в таежной зоне и в горах, но избегает районов распространения многолетней мерзлоты и редок на юге Сибири. Растет в крупнотравных хвойных и мелколиственных лесах, черневой тайге, на почве среди травы и на лесной подстилке.

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

Sm **Br** **Ka** **Tv** **Msk** **Tu** **Ya** **Iv** **Ko** **VI** **Rz** **Nn** **Ma** Mo Chu **Ta** **Ba** **Che**
Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
Cr **Krd** **Ady** St KCh **KB** **SO** In Chn Da

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

Отличия от *R. squarrosus*, *R. japonicus* и *R. pacificus* обсуждаются в комментариях к этим видам.

4. Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst., Krypt.-Fl. Brandenburg, Laubm. 918. 1906. — *Hypnum squarrosum* Hedw., Sp. Musc. Frond. 281. 1801. — **Ритидиадельфус оттопыренный**. Рис. 194.

Растения среднего размера, в рыхлых обширных дерновинках, светло- или желто-зеленые, блестящие. *Стебель* простертый, восходящий до прямостоячего, 6–10 см дл., неправильно ветвящийся, всесторонне густо облиственный, веточки немногочисленные, короткие, до 5 (–10) мм дл., к верхушке утончающиеся, облиственны как и стебель. *Стеблевые листья* 3–4×1.5–2 мм, из широко яйцевидного основания быстро суженные в назад отогнутую, ланцетную верхушку; край по всей длине остро пильчатый; *жилка* до 0.1–0.2 длины листа; *клетки* в середине листа 50–100×8–10 μm, тонкостенные, не пористые, в углах основания листа короткие и широкие, толстостенные, бесцветные, образующие умеренно отграниченную ушковую группу. *Веточные листья* около 2×1 мм, по форме мало отличаются от стеблевых. *Спорофиты* редко, сходны с предыдущим видом.

По сравнению с предыдущим видом, *R. squarrosus* более широко распространен в Европе, встречаясь почти во всех ее странах, включая Испанию и Португалию. В Северной Америке он известен из Гренландии, Лабрадора и Ньюфаундленда на востоке и приводился для западных штатов и провинций от Орегона и Аляски на западе, хотя последние указания, возможно, относятся к *R. pacificus* (Ignatov *et al.*, 2019b). Указывался также из Австралии и Новой Зеландии. В европейской России вид отмечен в большинстве областей лесной и лесо-

степной зоны. На Кавказе, как и предыдущий вид, известен б. ч. по старым указаниям. В азиатской части страны встречается на Дальнем Востоке: на Чукотке, Камчатке, Сахалине, Командорских и Курильских островах; отмечен также в Хакасии. Растет на лужайках, опушках, вдоль просек в лесах, иногда на газонах.

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

Sm **Br** **Ka** **Tv** **Msk** **Tu** **Ya** **Iv** **Ko** **VI** **Rz** **Nn** **Ma** Mo Chu **Ta** **Ba** **Che**
Ku **Be** **Orl** **Li** **Vr** Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
Cr **Krd** **Ady** St KCh **KB** **SO** In Chn **Da**

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

Отличия данного вида от предыдущего сложны. Хотя признаков для различения данной пары видов разными авторами указывалось довольно много, все они варьируют связанно между собой. Типичный *R. squarrosus* широко распространен в Северной Европе по нарушенным местам, газонам, морским побережьям (в местообитаниях, типичных для *Brachythecium albicans* и др.); учитывая, что в этом районе *R. subpinnatus* – редкий вид, естественно считать данные виды “хорошими”. Однако в пределах обширного ареала *R. subpinnatus*, местами, особенно там, где имеются открытые пространства (высокогорья Алтая, безлесные районы Аляски и др.), также образуются формы, морфологически очень сходные с *R. squarrosus*. То же самое можно наблюдать и в некоторых восточных районах европейской России на вырубках и вдоль лесных дорог. Такие морфотипы логичнее считать выщепляющимися из *R. subpinnatus* (обычного в этих районах), чем результатом заноса из Европы *R. squarrosus*; в западных же районах, где *R. squarrosus* растет на нарушенных местах и где *R. subpinnatus* редок, более логично предположить занос первого из центра его распространения в Северной Европе. Исследования с помощью генетических маркеров подтвердили их видовую самостоятельность (Vanderpoorten *et al.*, 2003; Korpelainen *et al.*, 2008), несмотря на часто сходное варьирование морфологических признаков.

5. Rhytidiadelphus pacificus Ignatov, Ignatova & Fedosov, Acta Mus. Siles. Sci. Nat. 68(1–2): 128. 2019. — **Ритидиадельфус тихоокеанский**. Рис. 195.

Растения среднего размера, в рыхлых дерновинках, светло-зеленые, слабо блестящие. *Стебель* восходящий, до 15 см дл., неправильно ветвящийся, веточки до 1.5 см дл. *Стеблевые листья* густо расположенные, со стеблеобъемлющим основанием, так что стебель между листьями не виден, с далеко отстоящими до назад отогнутых верхушками, 2.5–3.7×1.0–1.7 мм, из широко яйцевидного основания внезапно суженные в длинную верхушку, к основанию широко закругленные, не складчатые; край плоский, очень слабо пильчатый по всей

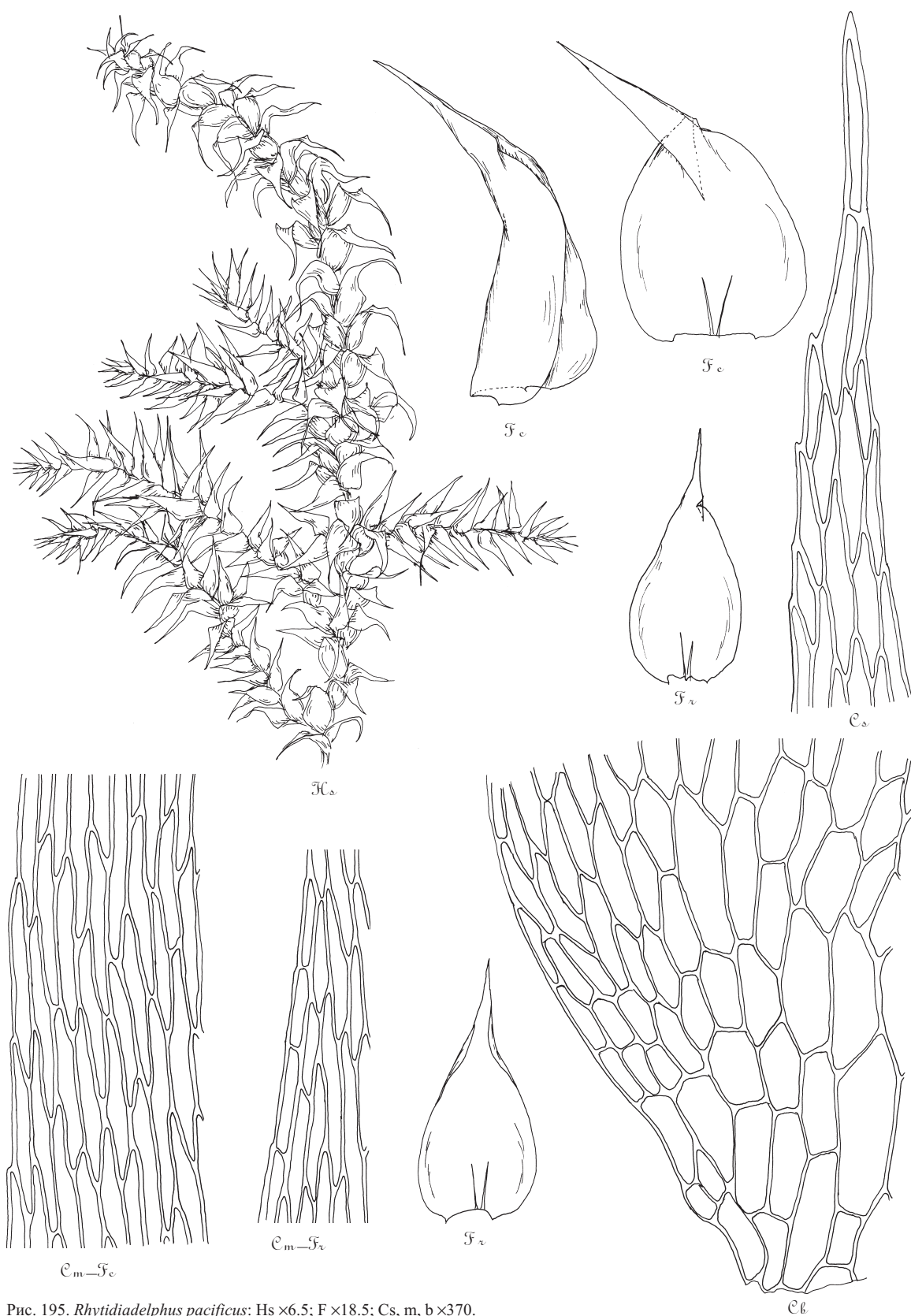


Рис. 195. *Rhytidiadelphus pacificus*: Hs $\times 6.5$; F $\times 18.5$; Cs, m, b $\times 370$.

длине; *жилка* оканчивается на 1/4 длины листа; *клетки* в середине листа 55–80×6–7 µm, с умеренно утолщенными, слабо пористыми стенками, в углах основания листа хорошо дифференцированные, прямоугольные, тонкостенные, 15–17 µm шир., образующие небольшую ушковую группу. *Веточные листья* сильно отличаются от стеблевых, прямо отстоящие, яйцевидно-ланцетные, 2.0–2.3 × 0.5–0.75 мм, со слабо пильчатыми краями. *Внутренние перихециальные листья* продолговатые, резко суженные в длинную верхушку, 1.5–2.0×0.5–0.6 мм, без жилки, в месте сужения тонко пильчатые. *Спорофиты* и мужские растения неизвестны.

Описан с российского Дальнего Востока (о. Кунашир, Южные Курильские острова). К этому виду отнесен также образец с запада Северной Америки, из штата Орегон в США. Вероятно, встречается также в Японии; по крайней мере, рисунок *R. subpinnatus* в “Иллюстрированной флоре мхов Японии” (Noguchi, 1994) больше соответствует *R. pacificus*, чем *R. subpinnatus*. На Кунашире *R. pacificus* растет на почве на заболоченных лугах и на дюнах с травяной растительностью, на берегу моря. Образец из штата Орегон был собран на высоте 350 м в хвойном лесу (*Abies concolor*, *Tsuga heterophylla* и *Pseudotsuga*), на покрытых почвой скальных выходах.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura
Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv
Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko V1 Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr VlG Kl As Or
Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da
YG Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI Chw Chc Chs Chb
Uhm YN HM Krm Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn
Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm Irn Yc Yvl Yal Khn Kks Kam Kom
Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk
Am Khm Khs Evr Prm Sah **Kur**

Rhytidadelphus pacificus похож на *R. squarrosus* густо облиственным стеблем, стеблевыми листьями, полностью закрывающими стебель своими основаниями, с отогнутой верхушкой; с другой стороны, его веточные листья больше похожи на *R. subpinnatus* и *R. japonicus*, поскольку они сильно отличаются от стеблевых листьев: прямо отстоящие, с прямыми верхушками. В то же время, *R. pacificus* имеет густо расположенные стеблевые листья, покрывающие стебель, тогда как у *R. subpinnatus* они разреженно расположены. От *R. japonicus* он отличается более длинной верхушкой листа, более короткой жилкой и более тонкостенными клетками пластинки листа. Кроме того, от всех трех этих видов *R. pacificus* отличается очень слабо пильчатыми краями стеблевых и веточных листьев.

Род 3. *Loeskeobryum* M. Fleisch. ex Broth. — Лёскеобриум

Растения крупные, в рыхлых подушковидных дерновинках, желто- или буро-зеленые, блестящие.

Стебель красный, простертый или дуговидно восходящий, всесторонне густо вздуто облиственный, б. м. правильно одиножды или дважды перисто ветвящийся, веточки облиственны как и стебель; симподиальные побеги многочисленные, в проксимальной части слабо ветвящиеся и, таким образом, древовидные; парафиллии густо покрывают стебель и веточки, относительно короткие, слабо одиножды или, реже, дважды перисто ветвящиеся. *Стеблевые листья* рыхло прилегающие, иногда в верхушке несколько отогнутые, широко яйцевидные, б. м. постепенно или резко суженные в треугольно-ланцетную, прямую или серповидно согнутую верхушку, в основании с мешковидными ушками, сильно вогнутые, продольно складчатые; край плоский, пильчатый почти до основания; *жилка* двойная, до 1/3–1/2 длины листа; *клетки* линейные, б. м. толстостенные, слегка извилистые, гладкие, в основании более широкие, очень толстостенные и пористые. *Веточные листья* несколько мельче стеблевых и относительно более узкие. *Крышечка* коническая, с коротким клювиком около 1/3 длины крышечки. *Перистом* полно развитый, зубцы экзостомы на дорсальной стороне внизу поперечно исчерченные.

Тип рода — *Loeskeobryum brevirostre* (Brid.) M. Fleisch. Род объединяет два вида, иногда рассматриваемые как разновидности одного, оба встречаются в В России. Название в честь немецкого бриолога Леопольда Лёске (L. Loeske, 1865–1935), βρύον — мох (греч.).

1. Стеблевые листья умеренно вогнутые, вверх не колпачковидные, б. м. постепенно суженные в серповидно согнутую верхушку, выраженно продольно складчатые 1. *L. brevirostre*
- Стеблевые листья сильно вогнутые, вверх колпачковидные, резко суженные в прямую верхушку, слабо продольно складчатые 2. *L. cavifolium*

1. Stem leaves moderately concave, not cucullate, clearly plicate, gradually acuminate with falcate acumina 1. *L. brevirostre*

This species is found throughout Europe: Scandinavia and Great Britain to the north, southward to Italy, Spain, Portugal and eastward to Poland and Ukraine. It is also known from the Caucasus (Georgia and Armenia), Turkey, North Africa, throughout eastern North America, and Central/South America. In European Russia there are historical collections of *L. brevirostre* from Vologda Province, and the



Рис. 196. *Loeskeobryum brevirostre*: Hs1 $\times 1$; Hs2 $\times 13.5$; F $\times 23$; Pr $\times 285$; Cs, m, b $\times 285$.

species was recently found in Kaliningrad Province; it also occurs in the Russian Caucasus (Krasnodar Territory, Adygea, and Kabardino-Balkaria). *Loeskeobryum brevirostre* grows mostly on rocks in forests, but in Vologda Province it was found on the base of an old fir tree. This species is recognized by its large-sized plants; stems that have dense paraphyllia; and leaves that are auriculate at base. *Rhytidiadelphus* and *Hylocomiadelphus* differ in having stems that lack paraphyllia. Stem paraphyllia are present in *Hylocomiastrum pyrenaicum*, but that species differs in having more gradually tapered stem leaves; leaves with single costae; and longer, more strongly branched paraphyllia. Its differences from *L. cavifolium* are given in the key.

- Stem leaves strongly concave, cucullate, scarcely plicate, abruptly acuminate with straight acumina 2. *L. cavifolium*

This species – described from Japan – is also known from Korea and China. There are historical records of *L. cavifolium* from the Russian Far East: Kamchatka (Möller, 1927) and southern Sakhalin (Sakurai, 1935). The record of *L. brevirostre* by Sugawara (1956) from southern Sakhalin is also probably *L. cavifolium* because previously the two species were often combined (e.g., Noguchi (1994) treated *L. cavifolium* as a variety of *L. brevirostre*). *Loeskeobryum cavifolium* was not re-collected during recent bryofloristic investigations of Kamchatka and Sakhalin. It is possible the species was extirpated in these localities due to the strong disturbance of the local vegetation. In a similar manner *L. brevirostre* was extirpated from central European Russia and some localities in the Caucasus. *Loeskeobryum cavifolium* grows on bare soil, soil covered rocks and occasionally on tree bases. The species description given in this flora is based on collections from China and Japan.

1. *Loeskeobryum brevirostre* (Brid.) M. Fleisch. in Broth., Nat. Pflanzenfam. (ed. 2) 11: 483. 1925. — *Hypnum rutabulum* var. *brevirostre* Brid., Muscol. Recent. 2(2): 162. 1801. — **Лёскеобриум короткоклювый**. Рис. 196.

Стебель до 10 см дл., веточки до 15 мм дл. *Стеблевые листья* 2.5–3.0×1.2–1.6 мм, умеренно вогнутые, не колпачковидные, б. м. постепенно суженные в серповидно согнутую верхушку, выражено продольно складчатые; *клетки* 25–50×5–8 μm, в основании до 10(–12) μm шир. *Ножка* 2.5–3 см. *Коробочка* 2 мм дл. *Споры* 15–20 μm.

Описан из Европы. Распространен б. ч. в районах с океаническим и субокеаническим климатом: довольно

обычен на востоке Северной Америки и в Западной Европе (на Украине на Карпатах), в Закавказье в Грузии и Армении, встречается также в Северной Африке. На территории России известен из нескольких далеко отстоящих друг от друга местонахождений: в Калининградской области, Тотемском р-не Вологодской области, в Краснодарском крае (район Абрау-Дюрсо), Адыгее и Кабардино-Балкарии. Растет обычно на камнях в лесах, в Вологодской области – в основании старой пихты.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No **Vo** Ki Ud Pe Sv

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

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

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

YG Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI Chw Chc Chs Chb

Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

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

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Loeskeobryum brevirostre – крупный мох с парафиллиями, густо покрывающими стебель; последний признак отличает его от *Hylocomiadelphus*, некоторые виды которого внешне весьма похожи. Густо покрыт парафиллиями стебель у *Hylocomiastrum pyrenaicum*, который, однако, отличается более постепенно суженными листьями с более длинной жилкой, а также более узкими и сильнее разветвленными парафиллиями. Отличия от *L. cavifolium* даны в ключе.

2. *Loeskeobryum cavifolium* (Sande Lac.) M. Fleisch. ex Broth., Nat. Pflanzenfam. (ed. 2) 11: 483. 1925. — *Hylocomium cavifolium* Sande Lac., Ann. Mus. Bot. Lugduno-Batavi 3: 308. 1867[1868]. — **Лёскеобриум вогнутолистный**. Рис. 197.

Стебель до 10 см дл., веточки до 15 мм дл. *Стеблевые листья* 3.0–4.0×1.4–1.5 мм, сильно вогнутые, колпачковидные, резко суженные в прямую верхушку, слабо продольно складчатые; *клетки* 50–65×5–6 μm, в основании до 8 μm шир. *Ножка* 1.0–2.5 см. *Коробочка* 1.8–2.2 мм дл. *Споры* 15–22 μm.

Описан из Японии, известен также из Кореи и Китая. Приводился по старым указаниям для российского Дальнего Востока. Для Камчатки он приводился Моллером (Möller, 1927). Для южного Сахалина он указывался Сакураи (Sakurai, 1935), а Сугавара привел для Сахалина *L. brevirostre* (Sugawara, 1956). Впоследствии при флористическом изучении Камчатки и Сахалина эти сборы не были повторены (возможно, этот вид исчез из-за сильного нарушения растительности в местах его произрастания, как и в европейской части России, и на Кавказе). Растет обычно на почве и покрытых почвой камнях в лесах, иногда в основаниях деревьев.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No **Vo** Ki Ud Pe Sv

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

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

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

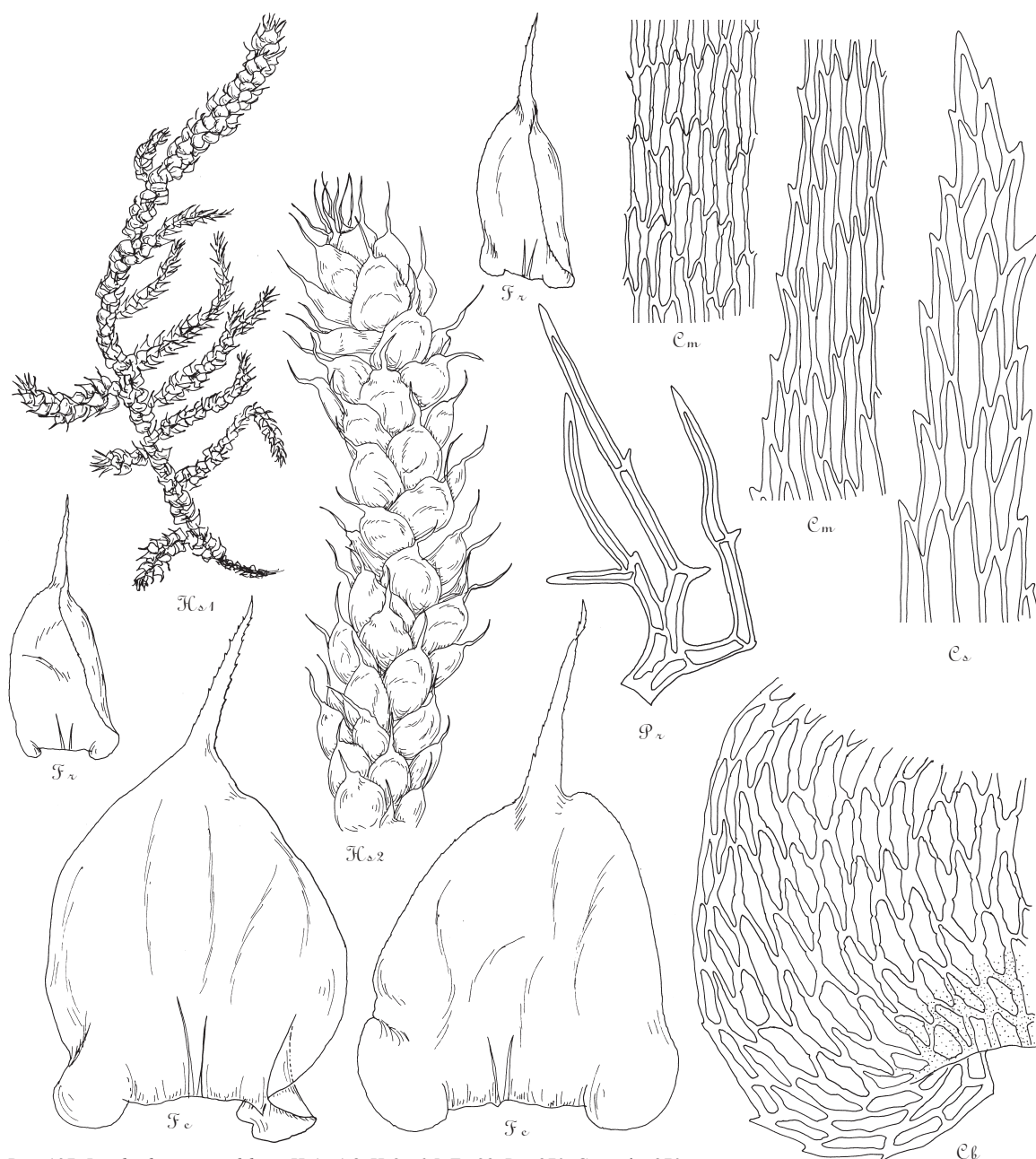


Рис. 197. *Loeskeobryum cavifolium*: Hs1 $\times 1.8$; Hs2 $\times 6.5$; F $\times 23$; Pr $\times 370$; Cs, m, b $\times 370$.

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

Loeskeobryum cavifolium иногда включали в *L. brevirostre* в качестве разновидности (Noguchi, 1994) или синонимизировали (Ignatov *et al.*, 2006). Во “Флоре мхов Китая” эти виды приводятся как самостоятельные (Jia *et al.*, 2005), что, вероятно, правильней. Устойчивость отличий между ними в форме стеблевых листьев, однако, нуждается в дополнительном изучении на более

обширном материале: в России оба вида известны по единичным сборам.

Род 4. *Hylocomiadelphus* Ochyra & Stebel — Гилокомиадельфус

Растения мощные, в рыхлых дерновинках или образуют обширные покровы, светло- или желто-зеленые, слабо блестящие. Стебель красный, восходящий до прямостоячего, правильно перисто ветвящийся, густо всесторонне облиственный (облиственность имеет б. м. хохолковый характер: ли-

стья на верхушке стебля скучены и несколько крупнее расположенных ниже); парафиллии отсутствуют; веточки горизонтально всесторонне отстоящие, на верхушке оттянутые. *Стеблевые листья* от основания отстоящие или далеко отстоящие, яйцевидно-треугольные, постепенно широко заостренные, в основании сердцевидные, слабо вогнутые, продольно складчатые; край плоский, пильчатый; *жилка* двойная, до 0.5–0.8 длины листа; *клетки* линейные, с мамиллозно выступающими верхними углами, в основании листа короткие, толстостенные, иногда оранжево окрашенные, в углах основания листа слабо дифференцированы. *Веточные листья* сходны со стеблевыми, но более мелкие. *Перихециальные листья* удлинённые, быстро суженные в узкую верхушку, цельнокрайные, с короткой неясной жилкой до 1/4 длины листа. *Ножка* гладкая. *Коробочка* горизонтально наклоненная, яйцевидная, с высокой спинкой, несколько угловатая в открытом состоянии. *Крышечка* высоко коническая. *Колечко* опадающее. *Зубцы экзостомы* на дорсальной стороне в нижней части с выраженной сетчатой орнаментацией; *эндостом* с узловатыми ресничками.

Тип рода – *Hylocomiadelphus triquetrus* (Hedw.) Ochyra & Stebel. Род включает 1 вид. Название от *Hylocomium* – название рода мхов, ἀδελφός – брат (греч.), отражает точку зрения о родстве с данным родом. Ранее его включали в род *Rhytidiadelphus*, но уже первые филогенетические исследования показали его не родственное положение с видами группы *R. squarrosus*. В связи с этим Игнатов и Игнатова (2004) предложили выделять последние в род *Rhytidiastrium*, оставив *R. triquetrus* единственным видом рода *Rhytidiadelphus*, который был предложен в качестве типа рода. Впоследствии обнаружилась более ранняя, не учтенная этими авторами типификация рода видом *R. squarrosus*, так что новое родовое название потребовалось для *R. triquetrus*, и его предложили Р. Охыра и А. Стебель (Ochyra & Stebel, 2009). Выделение *R. triquetrus* в особый род подтверждено молекулярно-филогенетическими данными (Ignatov *et al.*, 2019b), которые указывают в качестве ближайшей родственной группы тропический род *Meteoriella*.

♦ This genus was segregated from *Rhytidiadelphus* for a single species commonly known as *Rhytidiadelphus triquetrus*. It differs from *Rhytidiadelphus* in having subauriculate leaf bases; strongly prorate leaf cells; and long, double costae that extend to 3/4 the leaf length. Molecular phylogenetic analysis found it was unrelated to *Rhytidiadelphus* but closely related to *Loeskeobryum* and the tropical genus *Meteoriella*. *Hylocomiadelphus* is widespread in the

boreal/hemiboreal zones of the Northern Hemisphere with scattered localities in the nemoral zone and extending as far south as the Himalayas. It occurs throughout European Russia except for the Arctic Ocean islands and most xeric, semi-desert areas. It is also widespread in Asiatic Russia, although it is absent from the Arctic regions of Taimyr and Yakutia. *Hylocomiadelphus triquetrus* is common and abundant in calcareous areas, but may be absent in areas with quartzite bedrocks, e.g. in some areas of the Middle Urals, or areas with acidic bedrocks. It grows on soil and litter in conifer/birch forests, rocks, rotten logs, bases of tree trunks, and occasionally on tree trunks. In mountain areas it is present above timberline.

1. **Hylocomiadelphus triquetrus** (Hedw.) Ochyra & Stebel, Bryoph. Pol. Carpathians 306. 2008. — *Hypnum triquetrum* Hedw., Sp. Musc. Frond. 256–257. 1801. — *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., Krypt.-Fl. Brandenburg, Laubm. 920. 1906. — **Гилокомиадельфус трехгранный**. Рис. 198, 188С, F.

Стебель до 10(–15) см дл., веточки до 17 мм дл. *Стеблевые листья* 3.0–5.0×1.8–2.6 мм; *клетки* 60–110×6 μm. *Веточные листья* до 2.5×1.0 мм. *Спорофиты* нечасто. *Перихециальные листья* 3.3–4.1×0.7–1.2 мм. *Ножка* 1.5–3.0 см. *Коробочка* 2.0–2.5 мм дл. *Споры* 18–23 μm.

Описан из Европы. Широко распространенный вид в бореальной и гемибореальной зонах Голарктики, в меньшей степени в неморальной зоне. За пределами Голарктики встречается в Гималаях. В европейской России известен практически из всех областей, за исключением островов Северного Ледовитого океана и наиболее аридных территорий. В азиатской части он также широко распространен, хотя к северу становится более редким, не указан для арктической части Таймыра и Якутии. Обилие вида в целом коррелирует, по-видимому, с кислотностью почв. Так, в таежных районах, где широко представлены выходы карбонатных пород, это обычно массовый вид; в то же время в отдельных районах Урала, подстилаемых кварцитами (например, на большей части заповедника “Басеги”) данный вид полностью отсутствует во всех типах хвойных лесов. Растет на почве в лесах и на опушках, на камнях, валушках, в основании стволов, иногда поднимается по стволам осины на несколько метров над землей. В горных районах встречается также в альпийском поясе.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No Yo Ki Ud Pe Sv

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

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

Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

YG Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI Chw Chc Chs Chb

Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

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

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

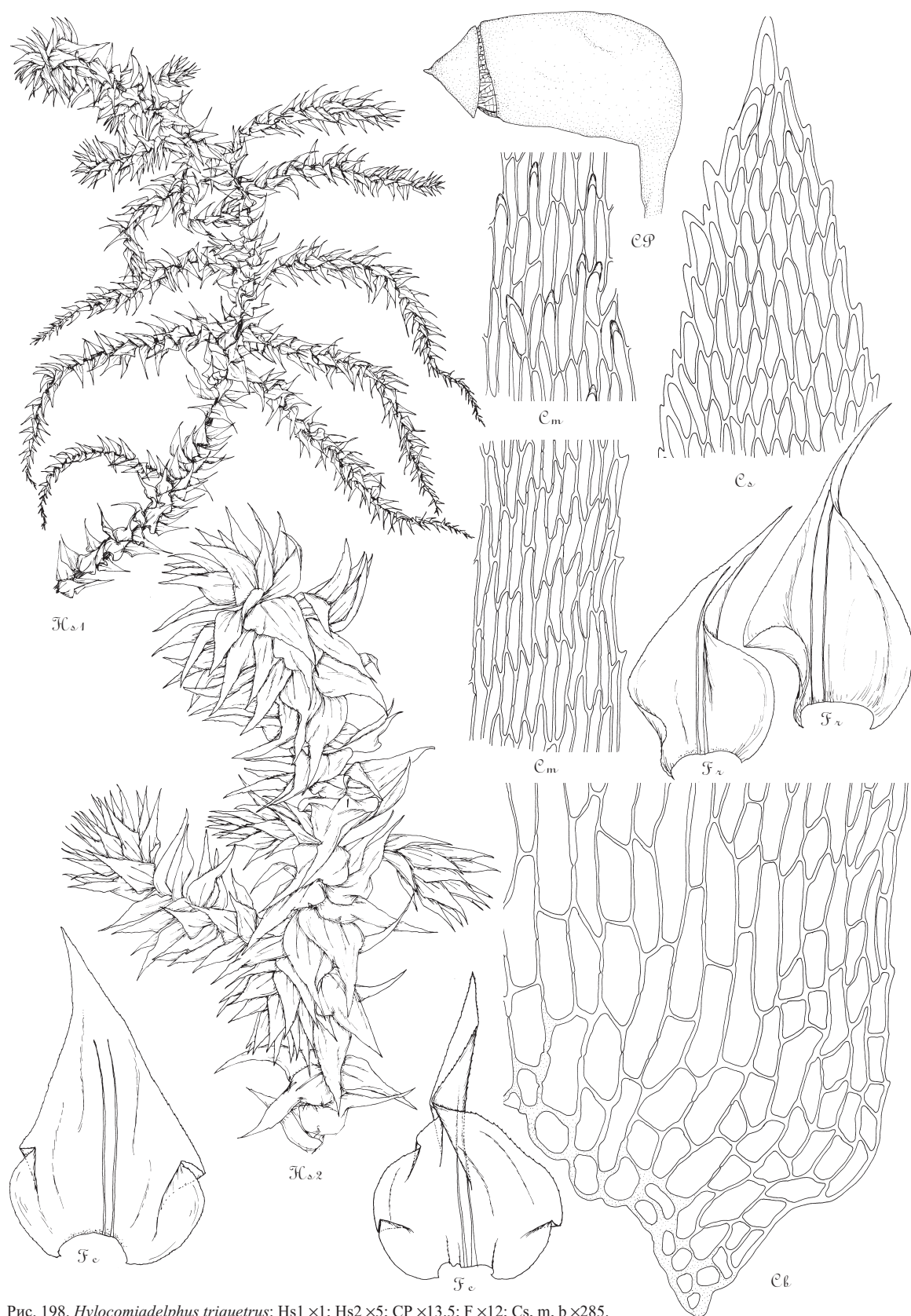


Рис. 198. *Hylocomiadelphus triquetrus*: Hs1 $\times 1$; Hs2 $\times 5$; CP $\times 13.5$; F $\times 12$; Cs, m, b $\times 285$.

Вид легко узнать в природе – это один из самых крупных видов во флоре мхов России, листья его характерно хохолково скучены на верхушке стебля, широко треугольно заостренные, жесткие, глубоко продольно складчатые, веточки дуговидные, стебель красный.

Род 5. **Hylocomiastrum** M. Fleisch. ex Broth. —

Гилокомиаструм

Растения крупные. *Стебель* одиножды, дважды или трижды перисто ветвящийся, густо или расставленно облиственный; симподиальные побеги вначале растут ортотропно, но вскоре дуговидно изгибаются, переходя к плагиотропному росту; парафиллии многочисленные, густо покрывающие стебель, разветвленные от основания на линейные доли б. ч. 1–2 клетки шириной, клетки парафиллиев удлинённые, гладкие. *Листья* рыхло прилегающие, яйцевидные или яйцевидно-треугольные, заостренные, коротко низбегающие, умеренно или сильно вогнутые, продольно складчатые; край плоский или на значительном протяжении отогнутый, пильчатый; *жилка* двойная или простая, до 1/3–3/4 длины листа; *клетки* линейные, гладкие, в углах основания почти не дифференцированы. *Веточные листья* несколько мельче стеблевых, более узкие. *Крышечка* коническая, острая. *Колечко* не опадающее. *Перистом* полно развитый. *Зубцы экзостомы* на дорсальной стороне внизу поперечно исчерченные или с сетчатой ornamentацией.

Hylocomiastrum долгое время объединяли с *Hylocomium* и *Loeskeobryum*, поскольку эти три рода имеют стебель, покрытый густыми парафиллиями. Попер (Rohrer, 1985) указал следующие отличия *Hylocomiastrum* от *Hylocomium*: ветвление неправильно/правильно перистое; листья сильно/слабо складчатые; крышечка коническая/с клювиком; колечко не опадающее/ опадающее.

Тип рода – *Hylocomiastrum pyrenaicum* (Spruce) M. Fleisch. ex Broth. Род включает 3 вида, 2 из которых имеют дизъюнктивные голарктические ареалы, а третий, *H. himalayana* (Mitt.) Broth. – эндемик Восточной Азии. Название означает “сходный с *Hylocomium*”.

1. Стебель одиножды, дважды или трижды перисто ветвящийся; растения крупные, но очень ажурные из-за тонких ветвей, темно-зеленые, не блестящие; жилка двойная, до 1/3–1/2 длины листа 1. *H. umbratum*
- Стебель одиножды (иногда – дважды) перисто ветвящийся; растения мощные, беловато-зеленые, б. м. блестящие; жилка простая, до 1/2–3/4 длины листа 2. *H. pyrenaicum*

♦

1. Plants large, delicate due to thin branches, dark-green, dull; stems (uni-)bi- or tripinnate; costae double, extending 1/3–1/2 the leaf length

..... 1. *H. umbratum*

This species has a disjunct distribution. It is frequent in southern Fennoscandia and the South/Middle Urals; rare in the mountains of Central Europe, the Caucasus, southern Siberia, Russian Far East, Japan, China, Korea, and North America. In the Middle Urals it occasionally dominates in fir and fir/spruce forests on the ground layer with tall ferns in areas with acidic, quartzite bedrocks. It also occurs in lowlands of the southern and middle taiga zones. Asiatic records of the species come from middle forest, mountain zones. *Hylocomiastrum umbratum* is recognized in the field by its large-sized – but delicate – dark-green plants and arcuate, bi- or tripinnate stems.

- Plants robust, thick, whitish-green, slightly glossy; stems uni(bi-)pinnate; costae single, extending 1/2–3/4 the leaf length

..... 2. *H. pyrenaicum*

Hylocomiastrum pyrenaicum occurs mainly in mountain areas of Eurasia and North America. It is distributed from the northern tundra zones to Spain, Turkey and Sichuan Province of China in the south. In Russia *H. pyrenaicum* occurs sporadically in European and Asian areas. It is most frequent in low alpine mountain zones where it grows in dwarf shrub communities, alpine lawns, and near rock outcrops. In forests it grows on litter, rotten logs, bases of tree trunks, rocks and rock outcrops. The species is extremely rare in lowland forests where its presence is unexpected and difficult to explain; most of these collections were made in conifer forests (e.g., in Moscow and Vologda Provinces). It is similar to *Loeskeobryum brevirostre* in having robust plants with thick, arcuate stems, but differs from that species in having single rather than double costae and leaves slightly narrowed at base rather than auriculate.

1. **Hylocomiastrum umbratum** (Hedw.) M. Fleisch. ex Broth., Nat. Pflanzenfam. (ed. 2) 11: 487. 1925. — *Hypnum umbratum* Hedw., Sp. Musc. Frond. 263–264, pl. 67, f. 10–13. 1801. — *Hylocomium umbratum* (Hedw.) Bruch, Schimp. & W. Gümbel, Bryol. Eur. 5: 175. 488 (fasc. 49–51 Mon. 6. 2). 1852. — **Гилокомиаструм** теневой. Рис. 199.

Растения темно-зеленые до буроватых, не блестящие, образующие рыхлые, ажурные покровы. *Стебель* до 10 см дл., одиножды, дважды или трижды перисто ветвящийся. *Стеблевые листья*

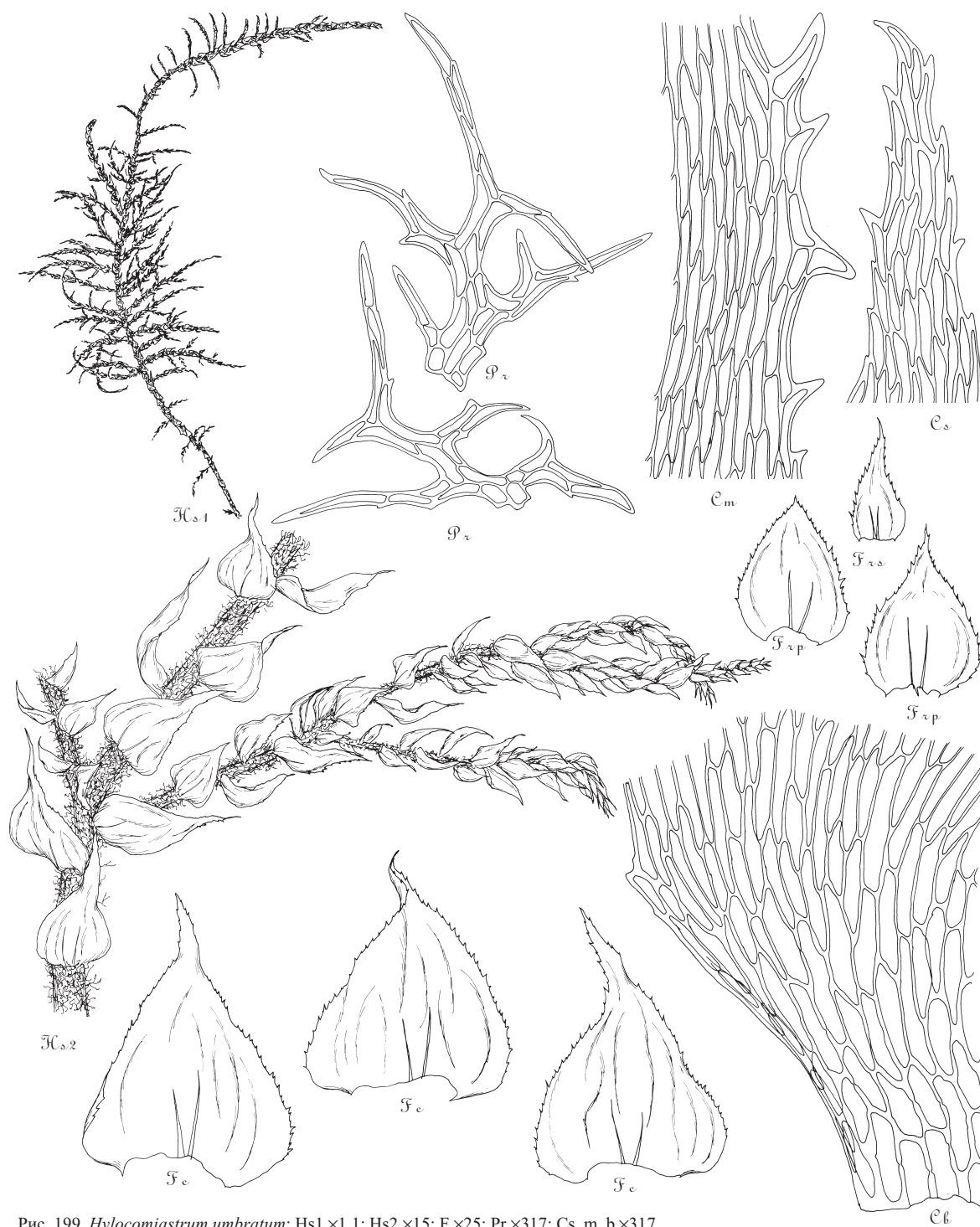


Рис. 199. *Hylocomiastrum umbratum*: Hs1 $\times 1.1$; Hs2 $\times 15$; F $\times 25$; Pr $\times 317$; Cs, m, b $\times 317$.

расставленно расположенные, прямо отстоящие, 1.5–2×1.2–1.5 мм, широко яйцевидные или яйцевидно-треугольные, постепенно коротко заостренные, в основании широко сердцевидные, продольно складчатые; край плоский или местами узко

отогнутый, трубо пыльчатый на большей части своей длины; *жилка* двойная, доходит до $1/3-1/2-(2/3)$ длины листа, оканчивается шипиком; *клетки* $40-65 \times 5-6$ мм, толстостенные, гладкие, в углах основания листа короче, но не образуют ясно диффе-

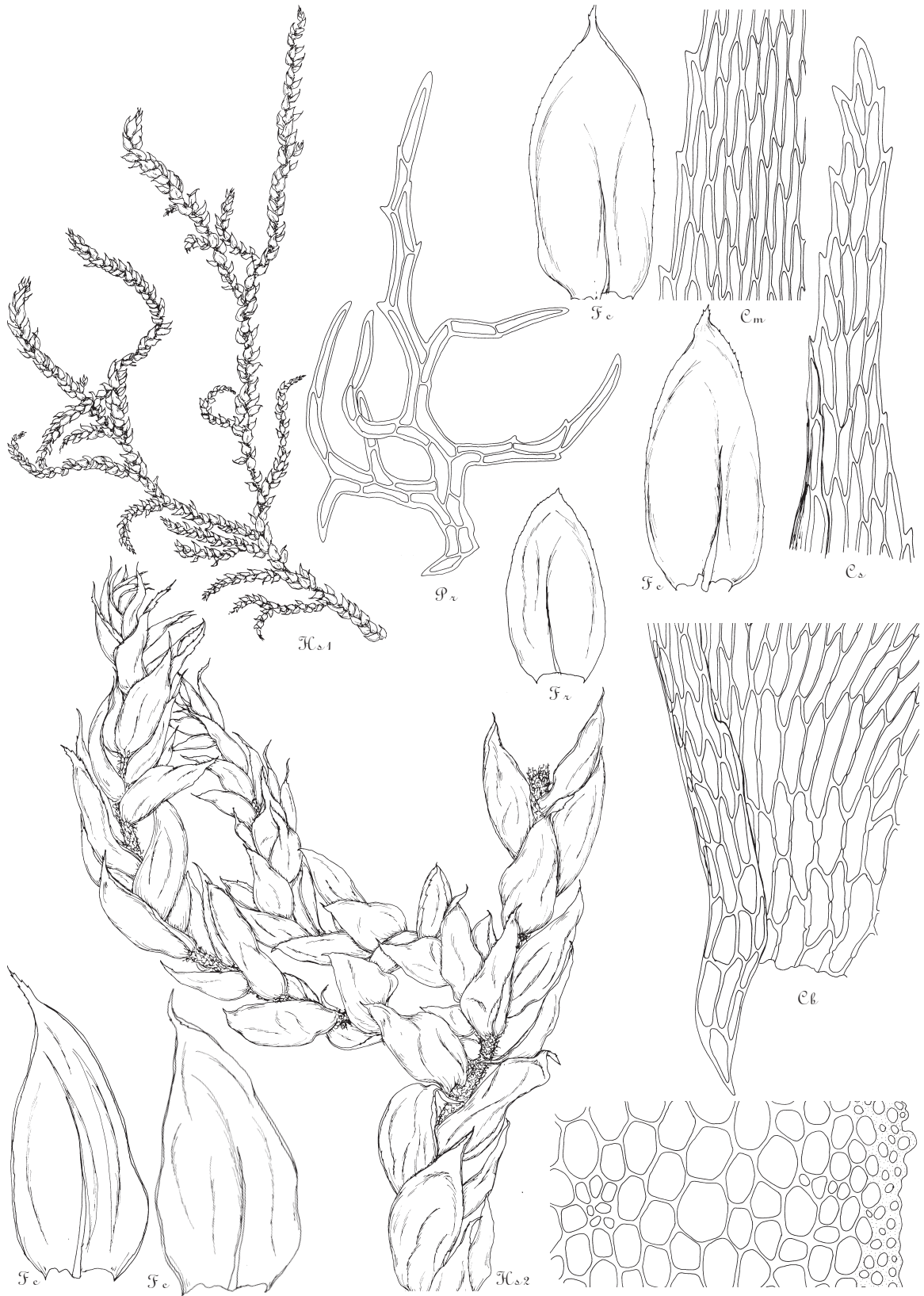


Рис. 200. *Hylocomiastrum pyrenaicum*: Hs1 $\times 2.1$; Hs2 $\times 15$; F $\times 23$; Stc $\times 285$; Pr $\times 285$; Cs, m, b $\times 317$.

Stc

ренцированной группы. *Веточные листья* значительно мельче стеблевых. *Спорофиты* очень редко. *Ножка* до 3 см. *Коробочка* 2–2.5 мм дл. *Зубцы экзостомы* на дорсальной стороне внизу с сетчатой орнаментацией. *Споры* 12–17 μm .

Описан без указания местонахождения. *Hylocomiastrum umbratum* имеет дизъюнктивное голарктическое распространение. Он относительно часто встречается в южной Фенноскандии и на Среднем и Северном Урале, в других же районах это редкий вид: в горах Центральной Европы, Кавказа, Южной Сибири, российского Дальнего Востока, Японии, Китая, Кореи, Северной Америки. На Среднем Урале, где вид особенно част, он доминирует в пихтарниках и елово-пихтовых лесах с крупными папоротниками, характерных для среднегорного пояса в районах с почвами, подстилаемыми кислыми породами, а именно кварцитами (что, по-видимому, сильно меняет состав мхов и, в частности, обуславливает полное отсутствие *Hylocomiadelphus triquetrus*). В равнинных регионах популяции вида находятся в пределах подзон южной и средней тайги. Местами, например, на юго-западе Тверской области, в Центрально-лесном заповеднике вид, помимо ненарушенных темнохвойных лесов, и кисличников, и папоротниковых, растет также и на полянках, и вдоль тропинок. Находки в горах Азии ограничены средним горным поясом, где представлены леса, сходные с лесами южно- и среднетаежного типа.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ **Km Kmu Ura**
 Kn **Le** Ps No **Vo** Ki Ud **Pe Sv**
 Sm Br Ka **Tv** Msk Tu Ya Iv **Ko** V1 Rz Nn Ma Mo Chu **Ta Ba Che**
 Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
 Cr Krd **Ady St KCh KB SO** In Chn Da
 YG Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI Chw Chc Chs Chb
Uhm YN HM Krn Tas **Ev** Yol Yyi Yko Mg Kkn
 Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm Irn Yc Yvl Yal Khn Kks **Kam Kom**
 Al **Alt Ke Kha Ty Krs** Irs Irb **Bus** Bue Zbk
 Am Khm Khs Evr **Prm Sah Kur**

Вид можно узнать в природе по темно-зеленой окраске растений и дуговидным, дважды или трижды перисто ветвящимся побегам, что делает его одним из наиболее ажурных мхов.

2. *Hylocomiastrum pyrenaicum* (Spruce) M. Fleisch. ex Broth., Nat. Pflanzenfam. (ed. 2) 11: 487. 1925. — *Hypnum pyrenaicum* Spruce, Musci Pyren. 4. 1847. — *Hylocomium pyrenaicum* (Spruce) Lindb., Musci Scand.: 37. 1879. — **Гилокомиаструм пиренейский**. Рис. 200.

Растения мощные, образующие рыхлые дерновинки или обширные покровы, светло-зеленые, блестящие. *Стебель* неправильно или правильно одиножды перисто ветвящийся, до 7 см дл. *Стеблевые листья* прямо отстоящие, 2.0–2.6×0.9–1.4 мм, яйцевидные, б. м. резко суженные в узкую короткую верхушку, к основанию суженные, не низбегающие, сильно вогнутые, глубоко продольно

складчатые; край внизу отвороченный, в верхней части грубо пильчатый; *жилка* простая, до 1/2–3/4 длины листа; *клетки* 30–70×5–7 μm , извилистые, гладкие, в основании листа толстостенные, пористые, в углах основания почти не дифференцированы. *Веточные листья* сходны со стеблевыми, лишь немного мельче и уже. *Спорофиты* изредка. *Ножка* до 2 см. *Коробочка* до 2 мм дл. *Зубцы экзостомы* на дорсальной стороне внизу поперечно исчерченные. *Споры* 14–18 μm .

Описан из Пиренейских гор на территории Франции. *Hylocomiastrum pyrenaicum* в целом горный вид, который встречается во многих горных системах Евразии и Северной Америки от тундровой зоны на юг до Испании, Турции, в Китае до Сычуаня, в Японии до Сикоку. В России наиболее част в субальпийском поясе гор, где растет в на почве и камнях в ерниках и на лужайках близ скальных выходов; в верхнем лесном поясе в горах встречается также на скальных выходах, изредка на валежинах и в основаниях стволов. В равнинных районах известны очень редкие находки в хвойных лесах, например, в Московской и Вологодской областях.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ **Km Kmu Ura**
 Kn **Le** Ps No **Vo** Ki Ud **Pe Sv**
 Sm Br Ka Tv **Msk** Tu Ya Iv Ko V1 Rz **Nn** Ma Mo Chu Ta **Ba Che**
 Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
 Cr **Krd Ady St KCh KB SO** In Chn **Da**
YG Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI Chw Chc **Chs Chb**
Uhm YN HM Krn **Tas Ev** Yol **Yyi** Yko **Mg Kkn**
 Sve Krg Tyu Om Nvs **To** Krm Irn Yc **Yvl Yal** Khn Kks **Kam Kom**
 Al **Alt Ke Kha Ty Krs** Irs **Irb Bus Bue Zbk**
Am Khm Khs Evr **Prm Sah Kur**

По крупным, вздуто облиственным, дуговидным побегам и многочисленным парафиллиям данный вид похож на *Loeskeobryum brevirostre*, от которого отличается наличием простой жилки, а также отсутствием мочковидных ушек в основании листа.

Род 6. *Hylocomium* Bruch, Schimp. & W. Gümbel
 — **Гилокомиум**

Растения крупные, образующие обширные покровы (часто составляющие основу мохового яруса хвойных лесов), желто- или буровато-зеленые, блестящие. *Стебель* моноподиально дважды перисто ветвящийся, а также, у наиболее распространенной формы, ежегодно образующий новые годичные побеги, формирующие своеобразные этажи; на ранних стадиях они растут перпендикулярно плоскости побега предыдущего года, на ортотропном участке не ветвятся и плотно чешуевидно облиственны, затем изгибаются, продолжают рост в горизонтальном направлении и здесь густо дважды(-трижды) перисто ветвятся в одной плоскости, рыхло черепитчато или расставленно об-



Рис. 201. *Hylocomium splendens*: Hs2 $\times 1$; Hs1 $\times 13.5$; CP $\times 13.5$; F $\times 25$; Pr $\times 285$; Cs, m, b $\times 285$.

лиственны; парафиллии на стебле и веточках, густые, разветвленные, б. ч. 1–2 клетки шириной; клетки парафиллиев удлинённые, гладкие. *Стеблевые листья* от плотно прилегающих до прямо отстоящих, яйцевидные, внезапно суженные в извилисто-морщинистую короткую верхушку, к основанию закругленные, не низбегающие, слабо складчатые; край пильчатый, местами отогнутый; *жилка* двойная, 1/3–1/2 длины листа; *клетки* линейные, толстостенные, с выступающими верхними углами, в основании листа оранжевые, к углам основания более короткие и широкие, но не дифференцированы в отграниченную группу. *Веточные листья* заметно мельче стеблевых, яйцевидно-эллиптические, коротко заостренные. *Крышечка* высоко коническая, с коротким клювиком. *Колечко* отпадающее. *Зубцы экзостомы* на дорсальной стороне в нижней части с орнаментацией, промежуточной между сетчатой и поперечно исчерченной (поперечные гребни часто анастомозирующие).

Тип рода – *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch, Schimp. & Gumbel. Род включает 1 вид. Название от ὕλη – лес; κομέω – приуроченный, связанный (греч.), по обилию вида в лесных биотопах.

♦ *Hylocomium splendens* is very common in the arctic and boreal zones of the Northern Hemisphere. It is also present far to the south in mountainous areas where it grows in forested and alpine zones, e.g., in East Africa and South America, as well as Australia and New Zealand. It occurs throughout Russia and is fairly common in the Arctic and taiga zones in conifer and mixed conifer/broadleaved forests. In steppe zones it grows in planted pine forests and woodland belts. It is absent only from the most xeric areas, e.g., the Caspian Depression, and from some Arctic Ocean islands. *Hylocomium splendens* grows on litter, rotten logs, occasionally on tree trunk bases, cliff ledges, soil covered rocks, and hummocks in bogs. Morphologically it is stenotypic in lowland forests, but in the north and alpine mountain zones plants with monopodial branching and obtuse stem leaves that lack the characteristic narrow, flexuose apiculi are frequently encountered. This expression is often treated at the varietal level (*H. splendens* var. *obtusifolium* (Geh.) Paris) or as a separate species (*H. alaskanum* (Lesq. & James) Austin). However, transfer planting experiments (Ross *et al.*, 2001) demonstrated that cultivation under variously different climatic conditions and/or nutrition could induce considerable variation in plant growth form. Nevertheless, even after 14 years of cultivation some differences in plant morphology were maintained. Molecular phylogenetic data indicates there is no correlation between the different morphologies and the variation in studied molecular markers. This supports the view that these taxa are merely environmentally induced morphs (Ignatov *et al.*, 2019).

1. *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch, Schimp. & W. Gumbel, Bryol. Eur. 5: 173 (fasc. 49–51. Monogr. 5). 1852. — *Hypnum splendens* Hedw., Sp. Musc. Frond. 262–263, pl. 67, f. 6–9. 1801. — **Гилокомиум блестящий**. Рис. 201, 189.

Стебель до 15 см дл., веточки первого порядка до 20 мм дл. *Стеблевые листья* 2.0–2.7×0.8–1.2 мм; *клетки* 35–60×5–6 μm. *Спорофиты* редко. *Ножка* 1.5–2 см. *Коробочка* 2.0–2.5 мм дл. *Споры* 12–15 μm.

Описан из Европы. Вид очень обычен в арктической и бореальной зонах Северного Полушария, а также в высокогорьях далеко к югу, в частности, в Восточной Африке (где нередок, причем как в верхнем, так и в среднем горном поясе) и Южной Америке. Известен также из Австралии и Новой Зеландии. На территории России обычен как в Арктике, так и зоне хвойных и отчасти хвойно-широколиственных лесов. В степной зоне встречается в сосновых посадках, в лесополосах и лесокультурах. Области, в которых *Hylocomium* полностью отсутствует, в России немногочисленны: он не был найден только в засушливых степных и полупустынных районах юго-востока европейской части: Волгоградской и Астраханской областях и Калмыкии. Растет на лесной подстилке, валежнике, иногда в основании стволов, на скалах и валунах, а также на кочках на сфагновых болотах.

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

В лесной зоне вид мало изменчивый, но в северных и высокогорных условиях часто встречаются популяции, растения которых ветвятся преимущественно моноподиально; у таких растений стеблевые листья обычно не имеют длинно оттянутого извилистого остроконечия. Они иногда рассматриваются как особый вид или как разновидность, *Hylocomium alaskanum* (Lesq. & James) Austin или *H. splendens* var. *obtusifolium* (Geh.) Par. соответственно. Эксперименты по пересадке растений (Ross & al., 2001) показали, что изменение климатических условий и богатства питания в значительной степени влияет на характер роста, однако даже после 14-летнего культивирования лесных популяций в тундре и наоборот определенные различия в характере роста между ними сохранялись. Молекулярно-филогенетические данные, однако, показывают отсутствие корреляции между морфологическими признаками и варьированием молекулярных маркеров, из чего следует, что эти отличия вызваны отличиями условий произрастания растений (Ignatov *et al.*, 2019b).