

ПОРЯДОК ENCALYPTALES Dixon

В.Э. Федосов

Растения среднего размера, в рыхлых или б. м. густых дерновинках, сизо-зеленые, буровато-зеленые или желто-зеленые. Стебель с центральным пучком или без него, с толстостенными наружными клетками, прямостоячий, густо облиственный, простой или с единичными веточками. Листья ригидные, в сухом состоянии согнутые до скрученных, влажные прямо отстоящие до горизонтально отстоящих, от языковидных до продолговатых и шпатлевидных, коротко широко заостренные или широко закругленные, тупые или острые; край плоский или отогнутый; жилка простая, сильная, оканчивается в верхушке листа или немного ниже ее, или выступает гиалиновым или в основании окрашенным волоском, на поперечном срезе с вентральной стороны с клетками с широким просветом в 2–4 слоя и дорсальным стереидным пучком; пластинка листа однослойная; клетки в верхней части изодиаметрические, с обеих сторон папиллозные или мамиллозные, в основании крупнее, б. м. прозрачные, прямоугольные, с тонкими продольными и б. ч. сильно утолщенными и окрашенными поперечными стенками (кроме *Bryobrittonia*). Вегетативное размножение у немногих видов с помощью бурых папиллозных выводковых нитей, собранных в пучки на ризоидных подставках в пазухах листьев. Однодомные или двудомные. Перихиальные листья сходны со стеблевыми. Спорофит верхушечный, одиночный. Ноожка прямая, немного короче или в 2–4(–10) раз длиннее коробочки. Коробочка прямостоячая, прямая, урnochка коротко или длинно цилиндрическая, гладкая или продольно или спирально бороздчатая. Крышечка резко или постепенно суженная в длинный кловик. Колечко не отпадающее или, реже, отпадающее. Перистом разнообразно устроенный (рис. 91–92), с супротивным расположением элементов; он может быть двойным с одинаково развитыми экзостомом и эндостомом, сросшимися в основании или до середины длины, или экзостомом короткий, приросший к эндостому, или экзостомом полностью редуцирован и простой перистом образован только эндостомом, или перистом полностью редуцирован; кроме того, в образовании перистома принимают участие дополнительные слои (НПС2–НПС4), которые образуют предперистом в виде невысокого воротничка в основании зубцов, или же предперистом прирастает к зубцам по всей длине, так что цельные (и выглядящие как простые)

зубцы оказываются образованными 4–5 слоями клеток, средние из которых не разрушаются и, таким образом, образуется вторично нематодонтный перистом (*E. longicollis*); у видов с развитым двойным перистомом (*E. procera*, *E. streptocarpa*) сегменты эндостома срастаются в высокую базальную мембрану (рис. 91 В), или свободные почти до основания; у видов с сильно или полностью редуцированным экзостомом сегменты эндостома красноватые, жесткие, имеющие вид зубцов (рис. 92 С), но без срединной линии на их наружной поверхности. Споры крупные, реже мелкие, с разнообразной орнаментацией, различающейся у многих видов на проксимальной (обращенной к центру тетрады) и дистальной (обращенной к внешней поверхности тетрады) сторонах. Колпачок узко колокольчатый, полностью покрывающий коробочку и долго сохраняющийся.

Порядок включает одно семейство.

СЕМ. ENCALYPTACEAE Schimp. — ЭНКАЛИПТОВЫЕ

Семейство включает два рода.

1. Клетки пластинки листа мамиллозные на обеих сторонах; клетки основания листа с одинаково утолщенными продольными и поперечными стенками 1. *Bryobrittonia* [с. 178]
- Клетки верхней части листа густо папиллозные на обеих сторонах; клетки основания листа с сильно утолщенными, часто окрашенными поперечными и тонкими продольными стенками 2. *Encalypta* [с. 180]
- ◆
1. Leaf cells mammillose
..... 1. *Bryobrittonia* [с. 178]
- Leaf cells densely papillose
..... 2. *Encalypta* [с. 180]

Род 1. *Bryobrittonia* Williams – Бриобриттония

Растения в рыхлых дерновинках, темно-, желто- или буровато-зеленые, во влажном состоянии с золотистым блеском (сходным с таковым *Timmia*). Стебель с центральным пучком. Листья сухие внутрь согнутые или скрученные, влажные далеко или горизонтально отстоящие, узко продолговато-эллиптические до яйцевидно-эллиптических, коротко заостренные, туповатые; край пильчатый от мамилл краевых клеток, во влажном состоянии б. м. плоский, в сухом сильно внутрь завороченный; жилка оканчивается на несколько клеток ниже верхушки листа, на дорсальной стороне гладкая, блестящая, на срезе с нескольки-

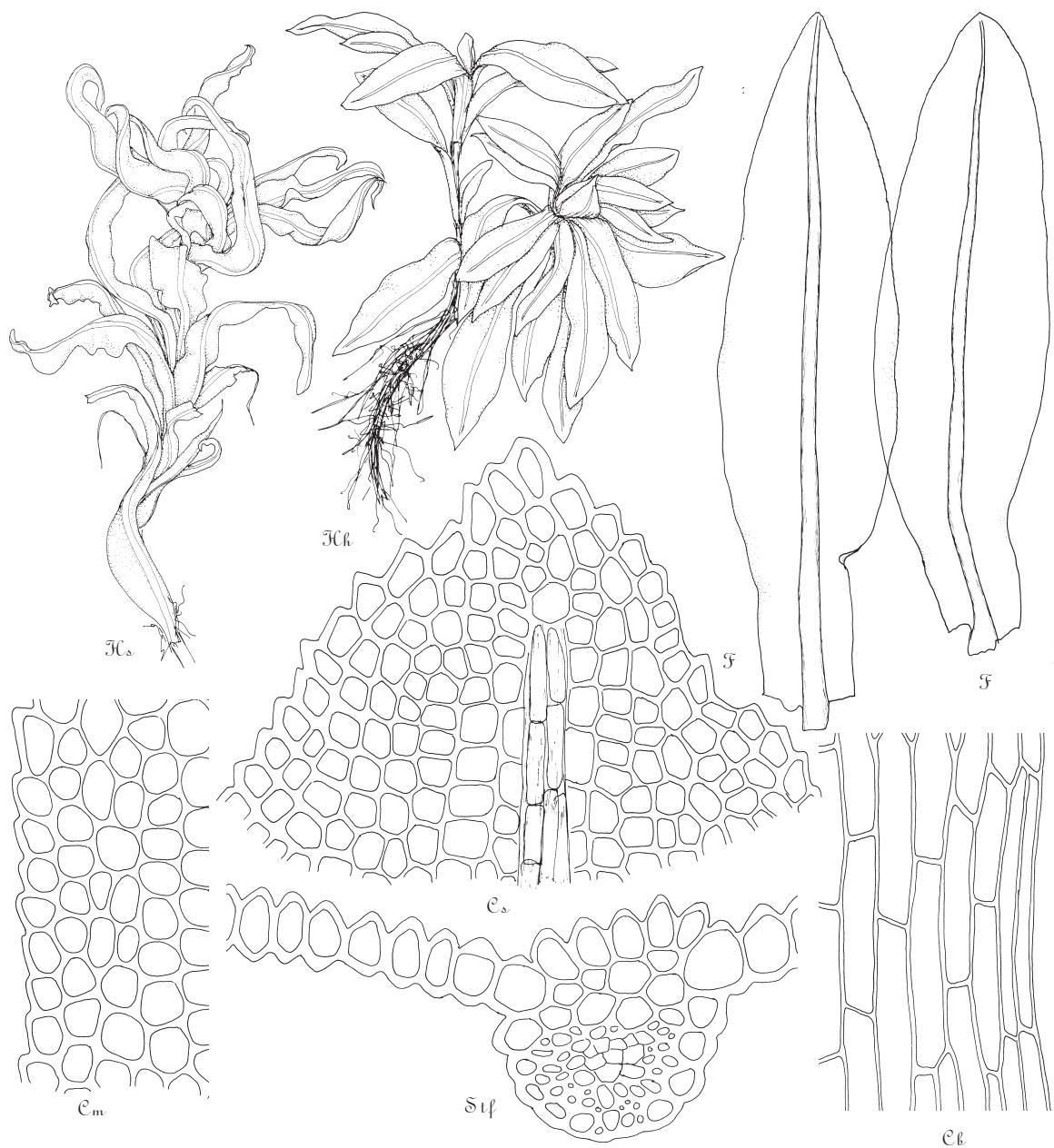


Рис. 90. *Bryobrittonia longipes*: Hs ×12; Hh ×5.4; F ×20; Stf ×285; Cs, m, b ×285.

ми рядами клеток с широким просветом с вентральной стороны, хорошо развитым пучком сопроводителей, крупным дорсальным стереидным пучком и б. м. четко дифференцированным дорсальным эпидермисом; клетки пластинки в верхней части б. м. округлые, полого мамиллозные, на вентральной стороне мамиллы несколько выше; в основании гладкие, прямоугольные. Специализированные органы вегетативного размножения отсутствуют. Двудомный, спорофиты очень редко. Коробочка узко цилиндрическая, продольно борозд-

чатая. Крышечка с длинным, нерезко ограниченным клювиком. Колечко отпадающее. Перистом двойной; зубцы экзостома в числе 16, оранжевые, сросшиеся почти до 1/3, в сухом состоянии их верхушки дуговидно отогнуты книзу; эндостом беловатый, сегменты сросшиеся с зубцами внизу, в сухом состоянии прямостоячие. Споры мелкие. Колпачок полностью покрывает коробочку, длительно сохраняющийся, дымчато-бурый, по нижнему краю надорванный и разделенный на лопасти неправильной формы.

Тип рода – *Bryobrittonia pellucida* Williams (= *B. longipes*). Род включает единственный вид, распространенный в холодных районах Северного полушария. Назван в честь Элизабет Гертруды Бриттон (E.G. Britton, 1858–1934), одной из основательниц американской бриологической школы.

◆ *Bryobrittonia longipes* is sporadic in permafrost area in Siberia, occurring also in mountain area of southern Siberia, reaching Urals in NE European Russia. It grows at banks of both brooks and big rivers, on alluvial deposits, especially on more or less calcareous substrates. Golden luster on leaves in wet state allows species recognition in the field: this aspect is similar to that in *Timmia*, but leaves of *Bryobrittonia* are broader and are shortly tapered or rounded at apex. Sporophytes are very rare in Russia.

1. ***Bryobrittonia longipes* (Mitt.) D.G. Horton, Brittonia 30: 19. 1978. — *Encalypta longipes* Mitt., J. Proc. Linn. Soc., Bot. 8: 29. 1864. — Бриобриттония длинноножковая.** Рис. 90.

Стебель до 2.5 см дл. Листья 3–7×1.0–2.0 мм, клетки 14–23 μm . Ножка 2–3 см дл. Коробочка 2–3 мм дл. Споры 13–18 μm .

Вид описан из Скалистых гор с территории Канады. Распространен на северо-западе Северной Америки и в ее арктической части, включая Гренландию. В Европе известен со Шпицбергена, Северного и Полярного Урала. В Сибири спорадически встречается в арктических районах и в зоне вечной мерзлоты, заходя на юг до Алтая, Саян, Забайкалья. Хортон (Horton, 1983) указывает местонахождение в районе г. Кирова без ссылки на источник информации. Типичные местообитания вида – почвенные обнажения по берегам ручьев и небольших речек.

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

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

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

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

Krd Adt St KCh KB SO In Chn Da

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

Uhm YN HM Krm **Tas Ev Yol Yyi** Yko Mg Kkn

Sve Krg Tyu 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

Внешне *Bryobrittonia* сходна с видами рода *Timmia* и растет в сходных с ними местообитаниях по берегам рек, речек и даже совсем небольших ручьев. Однако, в отличие от тиммий, *Bryobrittonia* имеет более широкий и закругленный лист, растет низкими дерновинками и имеет листья, при подсыхании характерно широко заворачивающиеся в верхней части, а также крайне редко встречается с коробочками. Из микроскопических признаков надежным является наличие мамилл на обеих сторонах листа (у *Timmia* только на вентральной, за исключением *T. sibirica*, но у этого вида клетки также папиллозные). Коробочка и перистом *Bryobrittonia* очень

сходны с таковыми *Encalypta streptocarpa* и *E. procera*, в связи с чем Ниохольм (Nyholm, 1998) поместила *Bryobrittonia pellucida* в род *Encalypta*. Мамиллы на обеих сторонах листа характерны также для *Dichodontium pellucidum*, вида, растущего в сходных местообитаниях, который, однако, отличается более мелкими размерами, часто присутствующими выводковыми телами, не дифференцированными клетками на поперечном срезе жилки, а также более узко треугольно заостренным листом.

Род 2. **Encalypta** Hedw. – Энкалипта

Растения мелкие, среднего размера или сравнительно крупные, образующие жесткие, рыхлые или густые дерновинки, ярко-, сизо-, оливково- или голубовато-зеленые, с возрастом становящиеся ржаво-коричневыми или бурьими. Стебель простой или слабо вильчато ветвящийся, густо облиственный, с б. м. дифференцированным центральным пучком или без него, в основании б. м. войлочный. Листья сухие в нижней части б. м. прилегающие к стеблю, выше – внутрь загнутые до закрученных, с б. м. волнистым краем, часто килеватые до сложенных вдоль жилки, влажные б. м. отстоящие, яйцевидные, продолговатые, от языковидных до обратнояйцевидных и шпателевидных, в средней части часто с заметным сужением, на верхушке широко закругленные, тупые, колпачковидные или коротко заостренные, реже длинно заостренные (*E. alpina*); край листа мелко городчатый от выступающих углов клеток и папилл, плоский или в средней части листа с обеих сторон б. м. отвороченный; жилка сильная, оканчивается в верхушке листа, ниже ее или выступает желтоватым острием или длинным гиалиновым или в основании окрашенным волоском, на вентральной стороне папиллозная, на дорсальной гладкая или б. м. папиллозная, на поперечном срезе с вентральной стороны с несколькими слоями клеток с широким просветом, б. м. мощным дорсальным стереидным пучком, состоящим из 1–6 слоев стереид, в пределах которого нерегулярно встречаются отдельные клетки с более широким просветом; клетки пластинки в верхней части изодиаметрические, округло-шестиугольные, относительно тонкостенные, непрозрачные, с обеих сторон густо папиллозные, папиллы б. м. ветвящиеся; в основании более крупные, удлиненно прямоугольные, бесцветные или красноватые, с тонкими продольными стенками и сильно утолщенными, окрашенными в оранжевый, реже в желтый или зеленоватый цвет поперечными стенками; на дорсальной стороне гладкие, редко с разветвленными папиллами (*E. affinis*), по краю основания

более узкие, образующие четко или нечетко отграниченнную, часто желтовато окрашенную кайму. В пазухах листьев у нескольких видов (*E. streptocarpa*, *E. procera*) развиты выводковые нити, состоящие из квадратных или коротко прямоугольных толстостенных клеток. Однодомные и почти всегда встречающиеся в коробочками, двудомный вид один, *E. streptocarpa*, образует коробочки очень редко. Андроцеи на коротких побегах немного ниже перихеиев. Коробочка коротко или длинно цилиндрическая, гладкая, продольно бороздчатая или спирально бороздчатая (sect. *Streptothecea*). Крышечка резко или постепенно суженная в длинный кловик, иногда почти равный длине коробочки. Колечко не отпадающее или, реже, отпадающее (sect. *Streptothecea*). Перистом у большинства видов простой, образованный эндостомом или сросшимися между собой эндостомом и экзостомом, причем последний чаще в той или иной степени редуцирован и выглядит как предперистом; в то же время, настоящий предперистом может быть развит у видов с двойным перистомом в виде воротничка в основании сросшихся зубцов экзостома (рис. 91В); редко (*E. longicollis*) перистом состоит из 3–4 слоев цельных клеток, то есть в сущности представляет собой вторично нематодонтный тип; у некоторых видов перистом отсутствует. Споры обычно сравнительно крупные, 20–50 μm , реже мелкие (9–15 μm , у *E. streptocarpa*) или очень крупные (до 95 μm , у *E. longicollis*), крупно или мелко папиллозные, изо- или гетерополярные, в последнем случае рисунок проксимального полюса образован радиально расходящимися ребрами (см. примечание, с. 185). Колпачок крупный, узко колокольчатый, в нижней части цилиндрический, полностью или почти полностью покрывающий коробочку, долго сохраняющийся и часто опадающий вместе с крышечкой; в верхней части гладкий или папиллозный, по нижнему краю цельный, бахромчатый или надорванный и разделенный на лопасти неправильной формы; бахромки часто отличаются по цвету от самого колпачка, иногда отпадают (особенно у видов секции *Diplolepis*).

Тип рода – *Encalypta ciliata* Hedw. Род включает 20–30 видов, распространенных на всех континентах. Наиболее распространены представители рода в горных районах севера Голарктики. Обстоятельная ревизия рода для Северной Америки, опубликованная Д.Г. Хортон (Horton, 1982, 1983), охватывает большинство голарктических видов рода и содержит многосторонние данные об их экологии, распространении и филогенетических

связях. Название от εύκαλύπτω – покрывающий, окружающий (греч.), отражает полное покрытие коробочки длительно сохраняющимся колпачком.

Род традиционно разделялся на пять секций (Brotherus, 1924), одна из которых, включающая *E. alpina*, объединена, согласно предложению Э. Нюхольм (Nyholm, 1998), с секцией *Diplolepis*.

Sect. *Streptothecea* (Kindb.) Broth. Перистом двойной, экзостом и эндостом сросшиеся в основании или до половины длины, нитевидные; ножка красная; коробочка спирально бороздчатая; крылечка высоко коническая; колечко отпадающее; споры изополярные; колпачок по нижнему краю надорванный или разделенный на малочисленные неравные доли неправильной формы; вегетативное размножение пазушными выводковыми нитями: *E. streptocarpa*, *E. procera*

Sect. *Diplolepis* (Kindb.) Broth. Перистом выглядит как простой, но эндостом и экзостом (а иногда также еще и предперистом) на всем протяжении сросшиеся; или же перистом полностью отсутствует; ножка красная; коробочка гладкая; крылечка плоско-выпуклая, резко суженная к коническому кловику; колечко не отпадающее; споры изополярные; колпачок по нижнему краю правильно бахромчатый; специализированные органы вегетативного размножения отсутствуют: *E. affinis*, *E. alpina*, *E. brevicollis*, *E. brevipes*, *E. longicollis*, *E. mutica*.

Sect. *Encalypta*. Перистом простой, образованный узко треугольными, “зубцеобразными” элементами эндостома, или отсутствует; ножка желтая; коробочка гладкая; крылечка плоско-выпуклая, резко суженная к коническому кловику; колечко не отпадающее; споры гетерополярные, скульптура их на дистальном полюсе представлена системой радиально расположенных гребней или крупными папиллами; коробочки гладкие; нижний край колпачка с правильными треугольными бахромками, более темными, чем сам колпачок (хорошо заметны у молодых коробочек); специализированные органы вегетативного размножения отсутствуют: *E. ciliata*, *E. microstoma*, *E. sibirica*.

Sect. *Rhabdothecea* Müll. Hal. Перистом двойной, с более короткими элементами экзостома, сросшимися с узко треугольными, “зубцеобразными” элементами эндостома, или простой, образованный эндостомом, или отсутствует; ножка красная; коробочка с б. м. выраженным продольными ребрами или гладкая; крылечка плоско-выпуклая, резко суженная в конической кловик; колечко не отпадающее; споры гетерополярные,

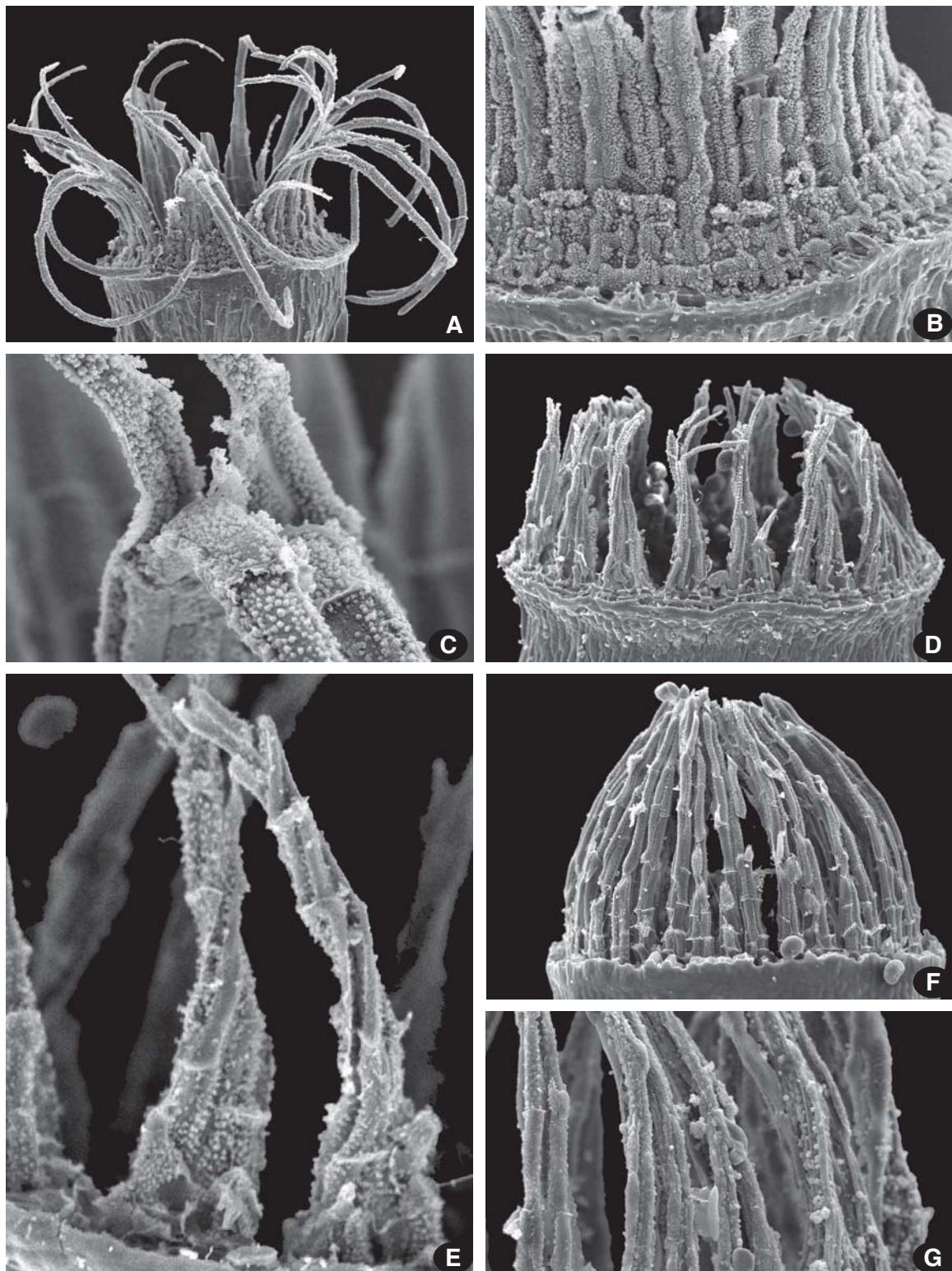


Рис. 91. *Encalypta procera* (A–C): А – перистом, $\times 62$; В – сросшиеся в основании сегменты эндостома с приросшими к ним зубцами экзостома и предперистомом, $\times 147$; С – расщепляющиеся (сросшиеся в нижней части, см. рис. А) зубцы экзостома и супротивные им сегменты эндостома, $\times 380$; *E. brevicollis* (D–E): Д – перистом, $\times 104$; F – сросшиеся зубцы и сегменты перистома, $\times 480$; *E. longicollis* (F–G): F – перистом, $\times 149$; сросшиеся зубцы и сегменты с неравномерным отложением материала ОПЛ, $\times 260$.

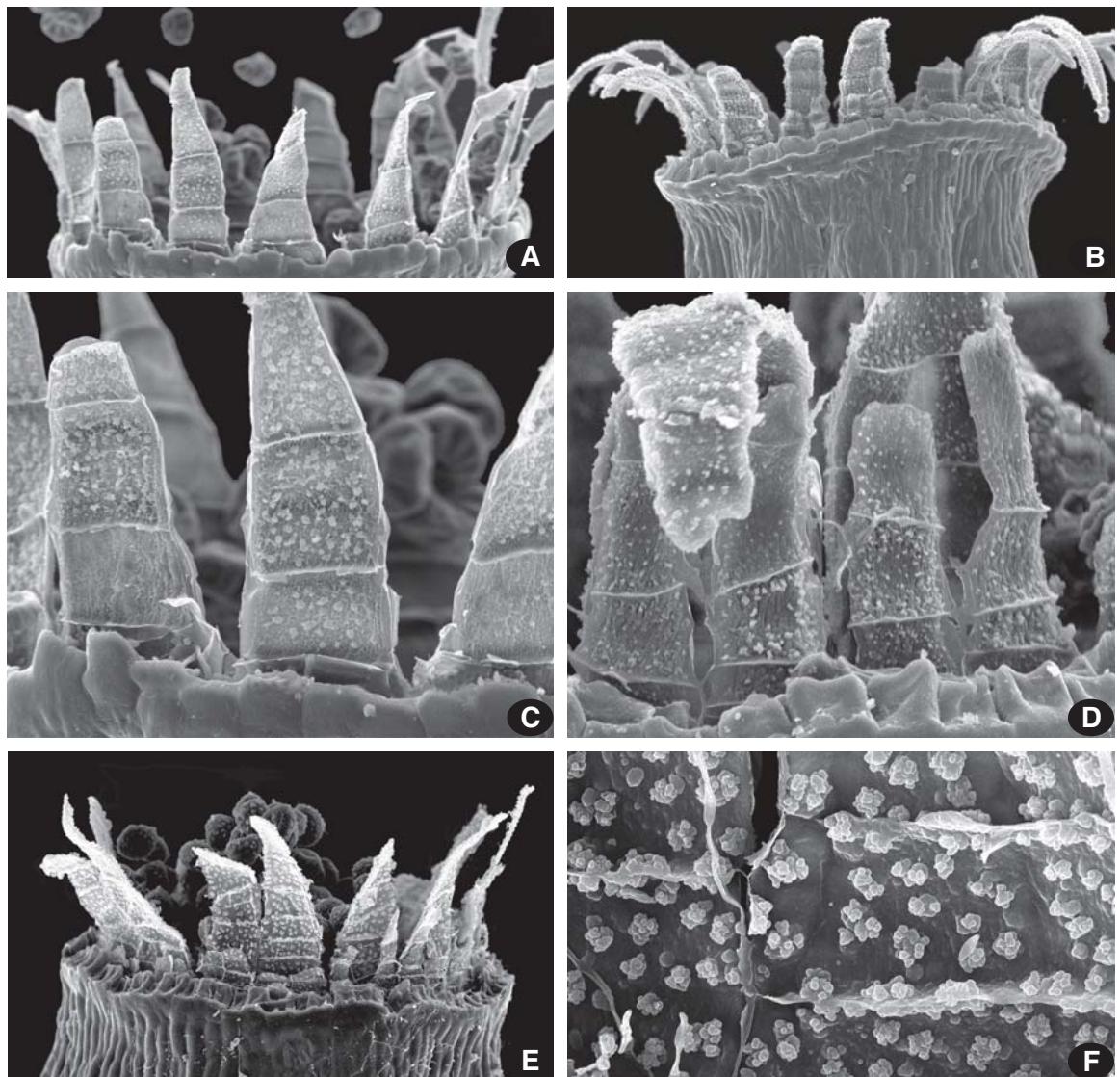


Рис. 92. *Encalypta ciliata* (A, C); *E. rhaftocarpa* (B, D); *E. trachymitria* (E–F): А, В – перистом, $\times 105$, $\times 129$; С – сегменты эндостома (экзостом полностью редуцирован), $\times 210$; D – сегменты эндостома с приросшими к ним в основанииrudimentами экзостома, $\times 760$; Е – перистом, почти лишенныйrudimentов экзостома, $\times 130$; F – основание перистома, $\times 1200$.

скульптура их на дистальном полюсе представлена крупными, полушиаровидными, густо расположеннымипапиллами; нижний край колпачка цельный и б. м. ровный, очень редко неправильно бахромчатый; специализированные органы вегетативного размножения отсутствуют: *E. rhaftocarpa*, *E. trachymitria*, *E. spathulata*, *E. pilifera*, *E. vulgaris*.

NB: Для определения видов рода важно изучение спор, в частности, определение того, к какому из двух основных вариантов строения они принадлежат, изополярному и гетерополярному (см. рис. 93–94). В первом случае скульптура спор на всех поверхностях одинаковая, б. м. гладкая или

покрытая мелкими рассеянными папиллами округлой или неправильной угловатой формы. Такие споры характерны для секций *Streptothecea* и *Diplolepis*. У гетерополярных спор поверхность, обращенная внутрь тетрады и соприкасающаяся с другими ее спорами (проксимальный полюс) покрыта радиально расходящимися бороздами и гребнями, а поверхность споры, обращенная от центра тетрады (дистальный полюс), образована крупными папиллами или правильной системой гребней. Такие споры характерны для секций *Encalypta* и *Rhabdotheca*. Радиальный рисунок проксимального полюса хорошо виден в случае,

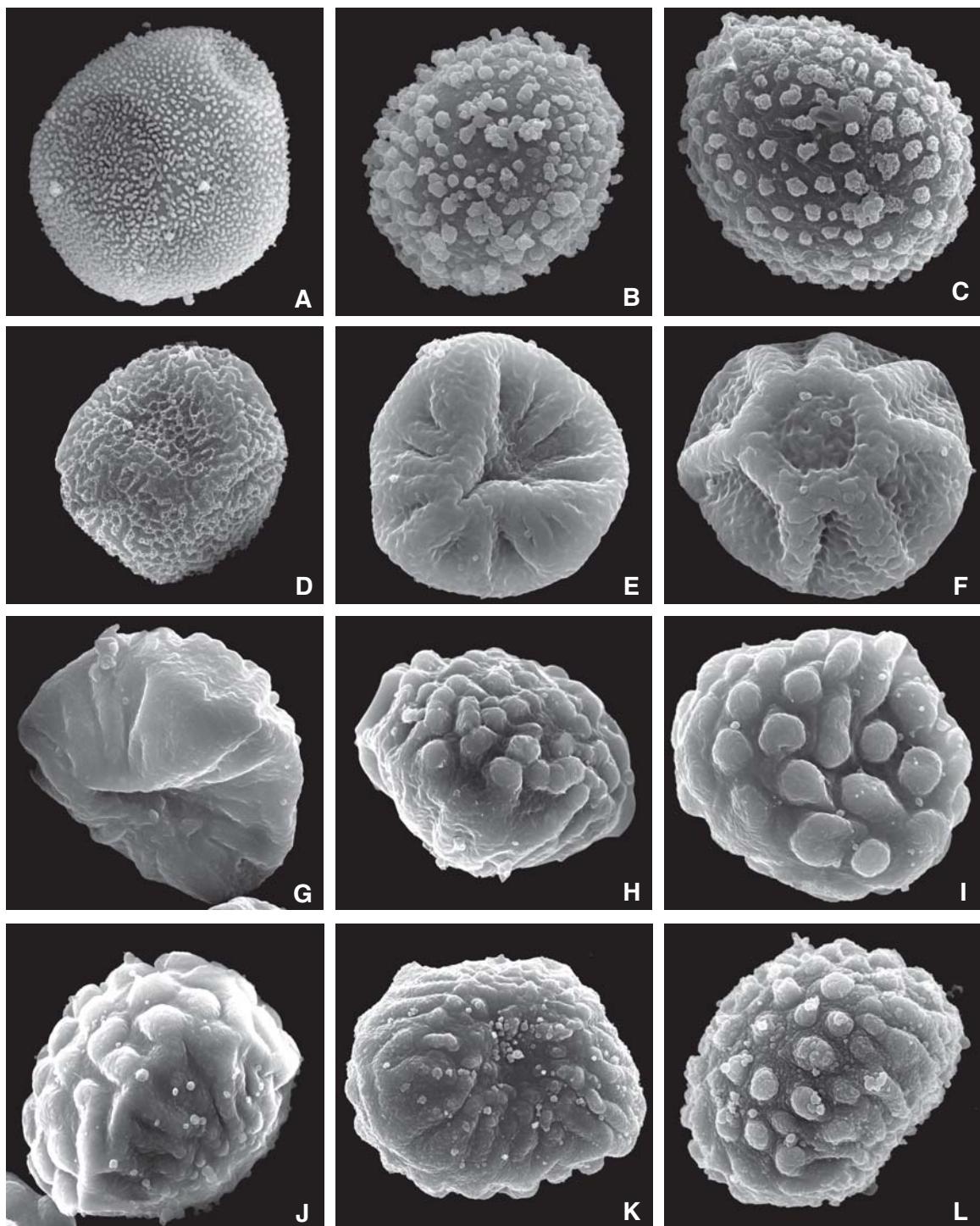


Рис. 93. Споры под сканирующим электронным микроскопом. *Encalypta procera* (A), $\times 2000$; *E. affinis* (B), $\times 1880$; *E. mutica* (C), $\times 1710$; *E. alpina* (D), $\times 1590$: изополярные споры; *E. ciliata* (E–F); *E. sibirica* (G–H); *E. rhaftocarpa* (I–J); *E. pilifera* (K–L): гетерополярные споры; E, G, K – проксимальный полюс, $\times 1950$, $\times 1450$, $\times 1368$; F, I, L – дистальный полюс, $\times 2100$, $\times 1650$, $\times 1335$; H, J – вид сбоку, $\times 1472$, $\times 1390$.

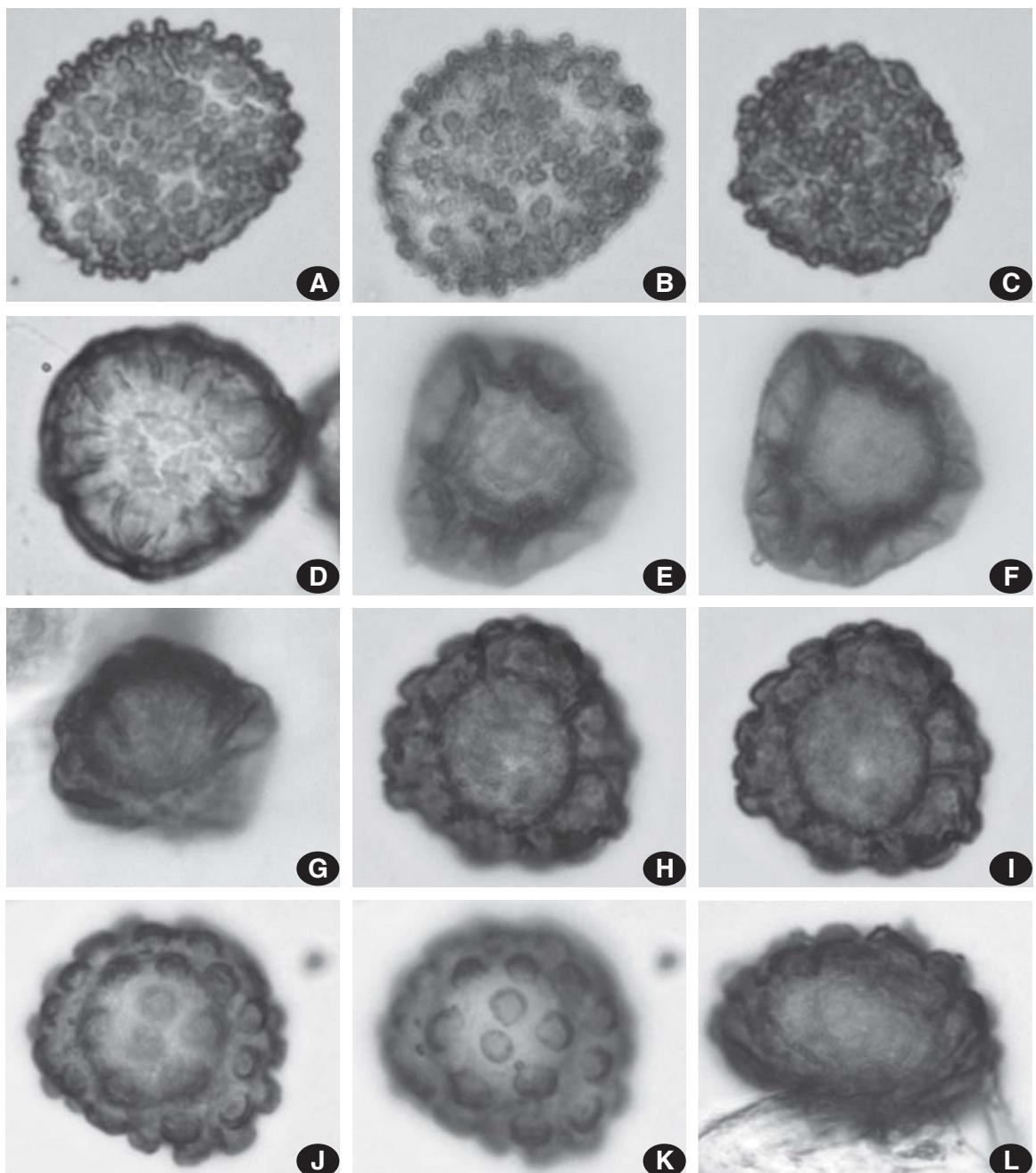


Рис. 94. Споры под световым микроскопом, $\times 1200$. *Encalypta mutica* (А–С): изополярные споры; *E. ciliata* (Д–Г): гетерополярные споры без папилл, со звездчатым рисунком; *E. rhaftocarpa* (Н–Л): папиллизованные гетерополярные споры. Д, Н–І – проксимальный полюс; Е–Ф, І–К – дистальный полюс; Г, Л – споры сбоку.

если он не маскируется скульптурой дистального полюса, если же дистальный полюс споры покрыт крупными и густо сидящими папиллами, рисунок проксимального полюса может быть трудно различим; в таком случае следует найти и изучить споры, лежащие “боком”, а не обращенные к фокальной плоскости одним из полюсов. В любом

случае, такой характер папиллизации почти всегда характерен для гетерополярных спор.

Если споры недоступны для изучения, в большинстве случаев виды можно определить по признакам строения колпачков и листьев, а также по наличию выводковых органов. В связи с этим помимо основного ключа приводится дополнитель-

тельный для растений, у которых отсутствуют зрелые коробочки и развитые споры.

1. В пазухах листьев обычно развиты многочисленные бурые выводковые нити, состоящие из толстостенных квадратных или коротко прямоугольных клеток; сравнительно крупные растения, часто встречающиеся без коробочек 2 (sect. *Streptothecea*)
- Выводковые нити в пазухах листьев отсутствуют, растения мелкие до крупных, обычно с коробочками 3
2. Двудомный, спорофиты образуются крайне редко; перихециальные листья тупые или коротко заостренные, без волоска; бороздки на коробочке расположены по кривой спирали; споры 9–15 μm ; европейская часть России 1. *E. streptocarpa*
- Однодомный, нередко со спорофитами; перихециальные листья обычно с волосковидным кончиком; бороздки на коробочке расположены по пологой спирали; споры 14–24 μm ; арктомонтанный циркумполярный вид 2. *E. procera*
3. Споры изополярные, округло-тетраэдрические, скульптура их однородна на всех поверхностях, представлена более или менее крупными, часто неправильной формы папиллами, до почти гладкой, но не радиально лучистая 4
- Споры гетерополярные, скульптура их проксимального полюса представлена б. м. выраженным радиально расходящимися лучами, дистального – правильными крупными полушиаровидными или б. м. вытянутыми папиллами, часто маскирующими скульптуру проксимального полюса (sect. *Rhabdothecea*) или меридионально и широтно направленными гребнями (sect. *Encalypta*) 10
4. Колпачок б. м. постепенно суживающийся к носику, нижний его край надорванный, расчлененный на неправильные доли; коробочка вытянутая, в зрелом состоянии со спиральными бороздками; перистом состоит из нитевидных зубцов и сегментов, б. м. срастающихся внизу друг с другом; в сухом состоянии зубцы отогнуты книзу 2 (sect. *Streptothecea*)
- Нижний край колпачка разделен на правильные треугольные лопасти, иногда рано отпадающие; коробочка б. м. гладкая, элементы перистома треугольные, сужающиеся кверху, образованные срастающимися зубцами и сегментами, в сухом состоянии прямостоячие, направленные вдоль продольной оси коробочки, или перистом отсутствует 5 (sect. *Diplolepis*)
5. Перистом развит 6
- Перистом отсутствует 8
6. Перистом мощный, достигает 1/5–1/3 длины коробочки, зубцы ярко-красные (до темно-красных), обычно полого согнутые и образующие высокий конус; споры 70–95 μm ; кальцефильный вид 3. *E. longicollis*
- Перистом нежный, редко достигает 1/5 длины коробочки, его элементы обычно прямые, вверх направленные; споры 20–50 μm ; преимущественно на бескарбонатных горных породах 7
7. Вытянутые клетки основания листа на дорсальной стороне обычно с рассеянными крупными разветвленными папиллами, часто расположеными на утолщенных поперечных клеточных стенах; жилка оканчивается ниже верхушки листа или выступает в виде короткого окрашенного остроконечия; край листа в его средней части обычно слегка отогнут; колпачок постепенно сужен в слабо дифференцированный конический носик; коробочки светлые, с узким красным кольцом по краю устья; споры 23–30 μm 4. *E. affinis*
- Вытянутые клетки основания листа на дорсальной стороне без разветвленных папилл, однако стеки вытянутых клеток, расположенных выше, могут быть б. м. густо покрыты простыми папиллами; по крайней мере в перихециальных листьях жилка выступает из верхушек в виде гиалинового волоска; края листа плоские; колпачок с резко дифференцированным цилиндрическим носиком; светлая окраска коробочек в основании постепенно переходит в пурпурную в средней и верхней ее частях; споры 30–42 μm 5. *E. brevicollis*
- 8(5). Все листья тупые, без гиалинового волоска 6. *E. mutica*
- Листья с гиалиновым или желтоватым или буроватым волоском или остроконечием ... 9
9. Листья длинно заостренные, постепенно переходящие в короткое желтоватое или буроватое остроконечие или, реже, бесцветный волосок; носик колпачка узко конический или цилиндрический, часто слегка изогнутый 7. *E. alpina*

- Листья на верхушке закругленные с б. м. длинным гиалиновым волоском; носик очень коротко конический 8. *E. brevipes*
- 10(3). Ножки молодых спорофитов желтые, позже буреющие; нижний край колпачка расчленен на правильные треугольные бахромки более темного цвета; зрелая коробочка бурая, гладкая, цилиндрическая 11 (sect. *Encalypta*)
- Ножки красные, нижний край колпачка цельный и б. м. ровный, без бахромок или (очень редко) с многочисленными мелкими лопастями неправильной формы, беловатыми или того же цвета, что и колпачок; зрелая коробочка обычно желтая, буроватая или красноватая, с б. м. выраженными продольными темно-красными ребрами 13 (sect. *Rhabdotheca*)
11. Перистом развит; край с одной стороны листа обычно б. м. отогнут; широко распространенный вид 10. *E. ciliata*
- Перистом отсутствует; край обычно с обеих сторон листа плоский; виды горных районов Кавказа и южной Сибири 12
12. Жилка выбегает из кончика листа в виде короткого желтоватого остроконечия; колпачок в верхней части густо папиллезный; клетки основания листа обычно с окрашенными продольными стенками; вид засушливых районов центральной Азии, в том числе южной Сибири 9. *E. sibirica*
- Жилка оканчивается в верхушке листа или немного ниже; колпачок б. м. гладкий; клетки основания листа обычно с гиалиновыми продольными стенками; редкий горный вид Европы и Кавказа 11. *E. microstoma*
- 13(10). Перистом развит 14
- Перистом отсутствует 15
14. Коробочка с мощными продольными ребрами красного цвета; перистом хорошо развит, красный, долго сохраняющийся, часто сrudиментами экзостома 12. *E. rhaftocarpa*
- Коробочка с оранжеватыми продольными полосами или без них, продольно складчатая, до почти гладкой; перистом слабо развит, белый, быстро отпадающий, обычно безrudиментов экзостома 13. *E. trachymitria*
15. Колпачок очень тонкий, прозрачный, попоперечно волнистый, его нижний край расчленен на узко треугольные беловатые бахромки 14. *E. spathulata*
- Колпачок гладкий или неровный, мелкобугорчатый, но не попоперечно волнистый, б. м.
- блестящий, обычно непрозрачный или слабо прозрачный, его нижний край цельный, б. м. ровный 16
16. Листья на верхушке без выступающего остроконечия, килеватые; жилка мощная, золотистая до темно-красной, оканчивается ниже верхушки листа, реже в ней; коробочка гладкая, светлая 15. *E. vulgaris*
- Листья на верхушке с гиалиновым или желтоватым волосковидным остроконечием, не килеватые или слабо килеватые; жилка слабее, зеленоватая, золотистая до красной или бурой; коробочка с продольным ребрами красного цвета 16. *E. pilifera*
- ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ БЕЗ ЗРЕЛЫХ КОРОБОЧЕК И СПОР**
1. В пазухах листьев развиты многочисленные бурые выводковые нити; сравнительно крупные растения, часто встречающиеся без коробочек 2
- Выводковые нити в пазухах листьев отсутствуют, растения мелкие до крупных, обычно с коробочками 3
2. Двудомный, перихециальные листья тупые или коротко заостренные, без волоска; центральный пучок слабо развитый; клетки пластинки листа 9–15 μm ; европейская часть России, Урал и Кавказ 1. *E. streptocarpa*
- Однодомный, перихециальные листья обычно с волосковидным кончиком; центральный пучок б. м. развитый; клетки пластинки листа 12–18 μm ; север европейской и азиатская часть России 2. *E. procera*
3. Листья длинно заостренные, оканчивающиеся желтоватым или буроватым остроконечием 7. *E. alpina*
- Листья на верхушках коротко заостренные, тупые или закругленные, с гиалиновым волоском или без него 4
4. Все листья на верхушке тупые, широко закругленные или коротко заостренные, без остроконечия или волосковидного кончика 5
- Листья на верхушке с гиалиновым или желтоватым остроконечием или волоском 8
5. Стебель (1–)2–5 см дл.; на утолщенных попоперечных стенках клеток основания листа имеются разветвленные папиллы 4. *E. affinis*
- Стебель короче 1 см; разветвленные папиллы на утолщенных попоперечных клеточных стенках основания листа отсутствуют 6

6. Ножки молодых спорофитов по всей длине бледные, желтоватые; колпачок темный, с бронзовым оттенком, со слабо ограниченным носиком и темными коричневыми бахромками 11. *E. microstoma*
- Ножки молодых спорофитов б. м. интенсивно окрашенные, коричневатые или красноватые; колпачок беловатый или золотистый, с дифференцированным носиком, с более светлыми, беловатыми до коричневатых бахромками или по нижнему краю цельный 7
7. Жилка на дорсальной стороне с разветвленными папиллами; колпачок по нижнему краю бахромчатый; редкий арктоальпийский вид 6. *E. mutica*
- Жилка на дорсальной стороне гладкая; колпачок по нижнему краю без бахромок; вид районов с засушливым климатом 15. *E. vulgaris*
- 8(4). Колпачок по нижнему краю с бахромками .. 9
- Колпачок по нижнему краю без бахромок *sect. Rhabdotheca* (без зрелых коробочек определение до вида невозможно)
9. Ножки молодых спорофитов по всей длине бледные, желтоватые 10
- Ножки молодых спорофитов б. м. интенсивно окрашенные 11
10. Колпачок гладкий; клетки основания листа всегда с гиалиновыми продольными стенками; широко распространенный вид 10. *E. ciliata*
- Колпачок в верхней части густо папиллезный; клетки основания листа обычно с окрашенными продольными стенками; южная Сибирь 9. *E. sibirica*
11. Листья 0.4–0.8 мм шир., колпачок сравнительно темный, с бронзовым оттенком 3. *E. longicollis*
- По крайней мере некоторые листья шире 0.8 мм; колпачки б. м. светлые 12
12. Носик очень короткий, коротко-конический, листья относительно более широкие, 2–4×1–1.6 мм 8. *E. brevipes*
- Носик более длинный, удлиненно-конический или цилиндрический, листья относительно более узкие, 2–5(–6)×0.8–1.5 или 1.5–3.5×0.5–1 мм 13
13. Колпачок очень нежный, полупрозрачный, в средней части слегка поперечно морщинистый 13. *E. spathulata*
- Колпачок не прозрачный, гладкий 14
14. Жилка выступает в виде короткого желтого или буроватого остряя; на утолщенных поперечных стенках клеток основания листа обычно имеются разветвленные папиллы; колпачок длинно конический, с не ограниченным носиком 4. *E. affinis*
- Листья (по крайней мере, перихециальные) с гиалиновым волоском; разветвленные папиллы на утолщенных поперечных стенках клеток основания листа отсутствуют; колпачок цилиндрический, с резко ограниченным носиком 5. *E. brevicollis*
- ◆
1. Filiform brown gemmae usually present in leaf axils; large plants; sporophytes rare or common 2 (sect. *Streptotheca*)
- Filiform gemmae absent; small to large plants; sporophytes common 3
2. Dioicous, sporophytes rare; perichaetial leaves not hair-pointed; capsules with steep, spiral furrows; spores 9–15 µm; Europe, Ural, Caucasus 1. *E. streptocarpa*
In Russia the western distribution of *E. streptocarpa* helps to differentiate it from *E. procera*: when sterile the two species are morphologically nearly indistinguishable. Unfortunately, the two species have overlapping ranges in the European North, Urals, and in Eastern Caucasus. Sporophytes of *E. streptocarpa* are known in Russia only from the eastern slope of the Subpolar Urals. Fortunately the moderately common sporophytes in *E. procera* help to delimit the range of the species. Although DNA markers will distinguish the two species, in practical terms this is of little help.
- Monoicous, sporophytes common; perichaetial leaves usually hair-pointed; capsules with weak, spiral furrows; spores 14–24 µm; Arctic-mountain, circumpolar species 2. *E. procera*
This species is widespread in Asian Russia in permafrost areas on calcareous substrates, but absent in the lowlands where rock outcrops are lacking. Sterile collections from areas where *E. streptocarpa* has not been confirmed are referred to *E. procera* by default.
3. Spores isopolar, rounded-tetrahedral, uniformly sculptured throughout, with papillae or almost smooth 4
- Spores heteropolar; with radially diverging ridges on one pole and large semicircular papillae on other pole (sect. *Rhabdotheca*) or with latitudinal and longitudinal ridges (sect. *Encalypta*) 10

4. Calyptrae gradually narrowed distally, and with irregular lobes at base; capsules spirally furrowed; peristome with filiform teeth, exostome and endostome not or only adherent at base, spreading outwards when dry
 sect. *Streptotheeca*
- Calyptrae gradually or abruptly narrowed distally, and with regular triangular lobes at base; capsules, smooth; peristome with triangular teeth, exostome and endostome completely adherent, straight when dry or peristome absent
 5 (sect. *Diplolepis*)
5. Peristome present 6
- Peristome absent 8
6. Peristome large, stout, 1/5–1/3 capsule length, bright to dark red; spores 70–95 µm; on calcareous rocks 3. *E. longicollis*
 A rare northern species known in Russia from calcareous areas in Taimyr, northern Yakutia, Chukotka, and from single locality in the mountains of southern Siberia. Also reported from the Caucasus. Its long, red to purplish, arching peristome teeth and large spores (over 70 µm) separate it from all other species of the genus.
- Peristome small, slender, mostly less than 1/5 of capsule length, pale orange to whitish; spores 20–50 µm; mostly on siliceous rocks 7
7. Dorsal leaf cells at base with large, forked papillae; leaves not hyaline hair-pointed; leaf margins at mid-leaf often slightly recurved; calyptrae gradually narrowed distally, without clearly defined rostra; capsules pale throughout with red rimmed mouths; spores 23–30 µm 4. *E. affinis*
 Primarily an Arctic/Subarctic species in Russia, also known from a few localities in the East Caucasus. It grows mostly on neutral to ultrabasic siliceous rocks. The species can be recognized in the field by its large plant size, long, erect leaves, and rather short (ca. 1/10 of capsule length), orange peristome. *Encalypta brevicollis* differs in having hair-pointed perichaetial leaves and *E. longicollis* differs in remarkably smaller size and having a longer (>1/5 of capsule length) peristome.
- Dorsal leaf cells at base without large, forked papillae; leaves (at least perichaetial leaves) hyaline hair-pointed; leaf margins plane; calyptrae abruptly narrowed distally with clearly defined rostra; capsules pale at base, gradually purple above, without red rimmed mouths; spores 30–42 µm 5. *E. brevicollis*
- A relatively rare, Arctic-alpine species in the high mountain areas of Siberia; it grows on acidic to ultrabasic siliceous rocks as well as soil. Moderately robust plants, calyptrae with fringed bases abruptly narrowed to rostra, smooth, gradually purple distally capsules and white peristomes help to identify the species in the field.
- 8(5). Plants small; leaf apices obtuse; costae ending below leaf apices 6. *E. mutica*
 The species in general is rather rare in the northern Russia, although in some areas in the Siberian Subarctic it is locally frequent, e.g., in Anabar Plateau. *Encalypta vulgaris* share with *E. mutica* eperistomate capsules and leaves with short costa, but it has dorsally smooth shiny costae and entire base of calyptrae, while in *E. mutica* costae are papillose, indistinct dorsally and calyptrae base is fringed.
- Plants medium-sized; leaf apices rounded, acute to acuminate; costae excurrent into a hyaline hair point or sharp, yellowish to brownish mucro 9
9. Leaf apices gradually acute to acuminate; with yellowish to brownish mucros; calyptrae rostra rather long, long-conic or cylindric, often slightly curved 7. *E. alpina*
 A widespread Arctic-montane, calciphilous species, that grows in abundance only in Arctic. The presence of gradually acute to acuminate, mucronate leaves help to identify this species.
- Leaf apices rounded; with hyaline hair points; calyptrae rostra very short, short-conic, straight 8. *E. brevipes*
 An Arctic-montane species with a scattered distribution in Russia, it is especially characteristic of habitats with late snow melting. It can be recognized in the field by the combination of its shortly beaked calyptrae that are fringed at base, short setae (about as long as urn), absence of a peristome, and long hair-pointed leaves.
- 10(3). Immature setae pale yellowish, mature setae brownish; calyptrae with triangular brownish lobes at base; mature capsules smooth, brownish 11 (sect. *Encalypta*)
- Immature and mature setae red; calyptrae entire or erose at base, rarely with small, irregular whitish fringes; mature capsules smooth and pale or strongly longitudinally ribbed 13 (sect. *Rhabdotheca*)
11. Peristome present; leaf margins usually recurved on one side; widespread species .. 10. *E. ciliata*
 A widespread species in southern areas of Russia, common in the Caucasus and in southern

- part of Siberia with a scattered distribution to the north and a few localities in the Arctic. Its medium-sized plants, fringed calyptae, yellow setae and orange peristome help to recognize the species in the field. The stellate ornamentation of its spores is quite characteristic for the *E. ciliata*-group. This group includes one widespread species (*E. ciliata*) and two rare species (*E. sibirica* and *E. microspora*) that differ from *E. ciliata* in lacking peristomes.
- Peristome absent; leaf margins usually plane; species locally distributed in the Caucasus or Southern Siberia 12
 - 12. Costae excurrent into short yellowish mucros; calyptae densely papillose above; basal leaf cells with mostly pale-orange longitudinal walls; xeric areas of central Asia, including Southern Siberia 9. *E. sibirica*
In Russia this species is narrowly distributed in the Lake Baikal area. *Encalypta sibirica* is the only Russian species in the genus, which has papillose calyptae with fringed bases.
 - Costae subpercurrent or percurrent; calyptae nearly smooth; basal leaf cells with usually hyaline longitudinal walls; rare montane European species 11. *E. microstoma*
All confirmed records for *E. microstoma* in Russia came from the high mountains of the Caucasus.
 - 13(10). Peristome present 14
 - Peristome absent 15
 - 14. Capsules with strong, red-colored, longitudinal ribs; peristome persistent, red, usually with rudimentary exostome teeth .. 12. *E. rhaftocarpa*
A widespread species in Russia, more common in the north than in the south. Its exact distribution is uncertain because populations previously considered an eperistomate form of *E. rhaftocarpa* are here treated as *E. pilifera*, a species with a more southern distribution.
 - Capsules with weakly defined, light to orange longitudinal ribs or uniformly colored longitudinal striolations; peristome fragile, white or orange, mostly without rudimentary exostome teeth 13. *E. trachymitria*
This species occurs sporadically throughout Russia. It differs from the closely related *E. rhaftocarpa* primarily in peristome structure (cf. Fig. 92).
 - 15. Calyptae very slender, transparent, undulate, not opaque and glossy, with whitish fringes at base; rare montane European species 14. *E. spathulata*
- This rare species is known in Russia from only four localities in its European part.
- Calyptae stout, not transparent, smooth or somewhat uneven, not undulate, opaque and glossy, entire or eroded at base 16
 - 16. Leaves carinate, costae strong, shiny, golden to dark red, subpercurrent or percurrent; capsules pale, smooth 15. *E. vulgaris*
A common species in the steppe zone of European Russia and the Caucasus, becoming rarer to the north, but extending to the Kola Peninsula. The distribution of *E. vulgaris* in Asia is unclear due to the presence of plants with characters transitional between *E. vulgaris* and *E. pilifera*. The presence of short, not excurrent costae and smooth capsules separate this species from *E. pilifera*, but these two characters sometimes do not correlate with each other, thus interpretation of specimens with smooth pale capsules and excurrent costae or with gametophytical characters of *E. vulgaris* and ribbed capsules is problematic.
 - Leaves concave or slightly carinate; costae weakly differentiated, not shiny, mostly green to yellowish, excurrent as a mucro or hair point (sometimes only in perichaetial leaves); capsules with orange or red longitudinal ribs ... 16. *E. pilifera*
A common species in Russia and the only *Encalypta* species in several xeric areas of Siberia. Also common in the Caucasus and known from scattered localities in other regions up to the Kola Peninsula and Taimyr Peninsula, beyond the Polar circle. Previous records of the 'eperistomate form of *E. rhaftocarpa'* have been referred to this species (Fedosov, 2012). Its ribbed, eperistomate capsules are diagnostic field features of the species.

SUPPLEMENTARY KEY FOR SPECIES WITHOUT DEVELOPED CAPSULES AND SPORES

1. Filiform brown gemmae usually present in leaf axils; large plants 2
- Filiform gemmae absent; small to large plants 3
2. Dioicous; perichaetial leaves not hair-pointed; central strand defined; upper laminal cells 9–15 μm ; Europe, Urals, Caucasus 1. *E. streptocarpa*
- Monoicous; perichaetial leaves usually hair-pointed; central strand well developed; upper laminal cells 12–18 μm ; European North, Asian Russia 2. *E. procera*
3. Leaf apices gradually acute to acuminate; costae excurrent as a yellowish or brownish mucro ... 7. *E. alpina*

- Leaf apices acute, obtuse or rounded; costae sub-
percurrent, percurrent, or excurrent 4
 - 4. Costae subpercurrent or percurrent; leaves ob-
tuse, rounded or rarely acute, not mucronate or
hair-pointed 5
 - Costae excurrent; leaves mucronate or hair-pointed
ed 8
 - 5. Stem (1–)2–5 cm long; dorsal leaf cells at base
with large, forked papillae 4. *E. affinis*
 - Stem 0.3–1 cm long; dorsal leaf cells at base with-
out large, forked papillae 6
 - 6. Immature setae pale yellowish; calyptae with tri-
angular, brownish lobes at base
..... 11. *E. microstoma*
 - Immature setae intensively colored, mostly red-
dish, calyptae with whitish fringes or entire at
base 7
 - 7. Costae on dorsal side obscured by subquadrate
papillose cells, similar to upper leaf cells; calyptae
fringed at base; Subarctic species
..... 6. *E. mutica*
 - Costae strong, shiny, golden to brown or dark
red, smooth at back; calyptae entire at base; xeric
species 15. *E. vulgaris*
 - 8(4). Calyptae fringed or split into irregular lobes at
base 8
 - Calyptae entire at base *sect. Rhabdotheca*
(mature capsules are required for species identi-
fication in this group)
 - 9. Immature setae pale yellowish 10
 - Immature setae intensively colored, mostly red-
dish 11
 - 10. Calyptae smooth throughout; basal leaf cells
with hyaline longitudinal walls; widely distrib-
uted species 10. *E. ciliata*
 - Calyptae densely papillose at base; basal leaf
cells with mostly colored longitudinal walls;
South Siberian species 9. *E. sibirica*
 - 11. Leaves 0.4–0.8 mm wide, calyptae dark bronze
..... 3. *E. longicollis*
 - At least some leaves wider than 0.8 mm; calyptae
light, golden 12
 - 12. Calyptae rostra short, widely conic; leaves rather
broad, 2–4×1–1.6 mm 8. *E. brevipes*
 - Calyptae rostra long-conic or cylindric; leaves
narrower 2–5(–6)×0.8–1.5 or 1.5–3.5×0.5–1 mm
..... 13
 - 13. Calyptae very slender, transparent, undulate, not
glossy 13. *E. spathulata*
 - Calyptae stout, opaque, smooth or uneven, not
undulate, usually glossy 14
 - 14. Costae percurrent or excurrent as a short mu-
cro; dorsal leaf cells at base with large, forked
papillae; calyptae long-conic with weakly de-
fined rostra 4. *E. affinis*
 - Costae excurrent as a hyaline hair-point (at
least in perichaetial leaves); dorsal leaf cells
at base without large, forked papillae; calyptae
cylindric, with well defined rostra
..... 5. *E. brevicollis*
- 1. Encalypta streptocarpa** Hedw., Sp. Musc.
Frond. 62. 10 f. 10–15. 1801. — *E. contorta* Hoppe
ex Lindb., Öfvers. Förh. Kongl. Svenska Vetensk.-
Akad. 20: 396. 1863. — Энкалипта завито-
плодная. Рис. 95.
- Растения в б. м. высоких дерновинках, сизо-
вато-зеленые или голубовато-зеленые, ниже буро-
ватые, часто инкрустированных карбонатным мате-
риалом. Стебель 1–5 см дл., со слабым централь-
ным пучком, внизу войлочный. Листья сухие за-
гнутые, извилистые или скрученные, (3.5–)4–8×
(0.9–)1.1–2.3 мм, продолговато-языковидные, на
верхушке закругленные или тупые, иногда волн-
истые; край плоский или вверху загнутый;
жилка заканчивается ниже верхушки листа или
в ней, на дорсальной стороне б. м. ограничена
от пластинки, в верхней части покрыта высокими
папиллами; клетки пластинки в верхней части
9–15 μm , в основании близ жилки 20–55(–60)
×10–15 μm , с оранжевыми поперечными стен-
ками; по краю основания образуют ясную 3–6-
рядную желтоватую кайму. Вегетативное раз-
множение с помощью бурых папиллезных вы-
водковых нитей, собранных в пучки на ризо-
идных подставках в пазухах листьев. Двудомный.
Перихециальные листья обычно с колпачко-
видной верхушкой и не выбегающей жилкой.
Ножка около 1.2 см, желтовато- или, позже,
коричневато-красная. Коробочка 3–4 мм дл., узко
цилиндрическая, спирально бороздчатая, светло-
желтая. Крышечка постепенно суженная в клю-
вик. Колечко отпадающее. Перистом двойной,
зубцы и сегменты в основании не более чем на 1/
3 длины срастаются между собой, зубцы узко ли-
нейные, папиллезные, в сухом состоянии отогну-
тые книзу, иногда срастающиеся основаниями;
сегменты несколько короче зубцов, в основании
до 1/3 сросшиеся между собой, выше свободные,
прямостоячие. Споры 9–15 μm , изополярные, с
морщинистой поверхностью, в световой микро-

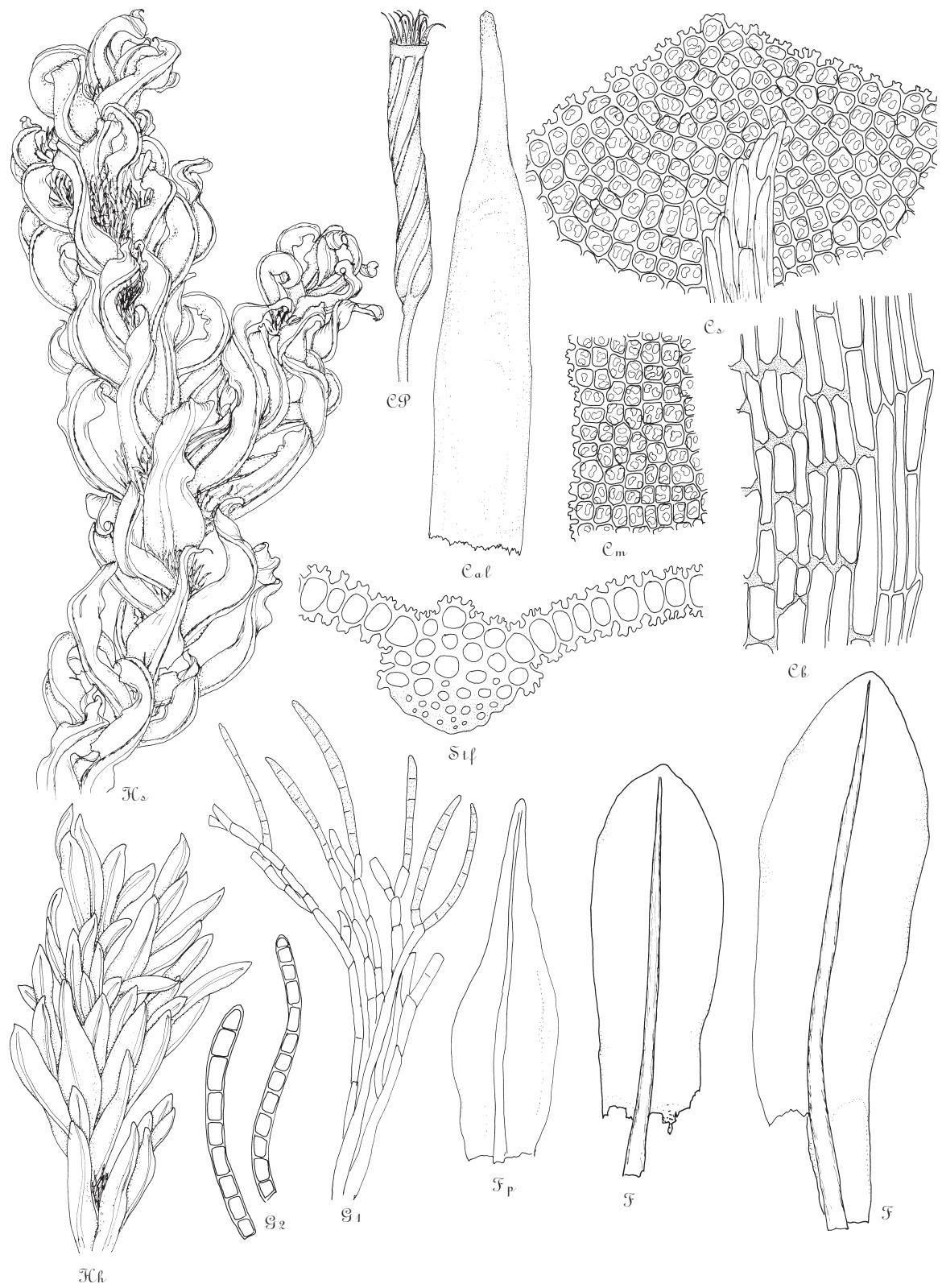


Рис. 95. *Encalypta streptocarpa*: Hs ×15; Hh ×6; CP, Cal ×13.5; Fp ×15; F ×25; G1 ×76; G2 ×122; Stf ×285; Cs, m, b ×285.

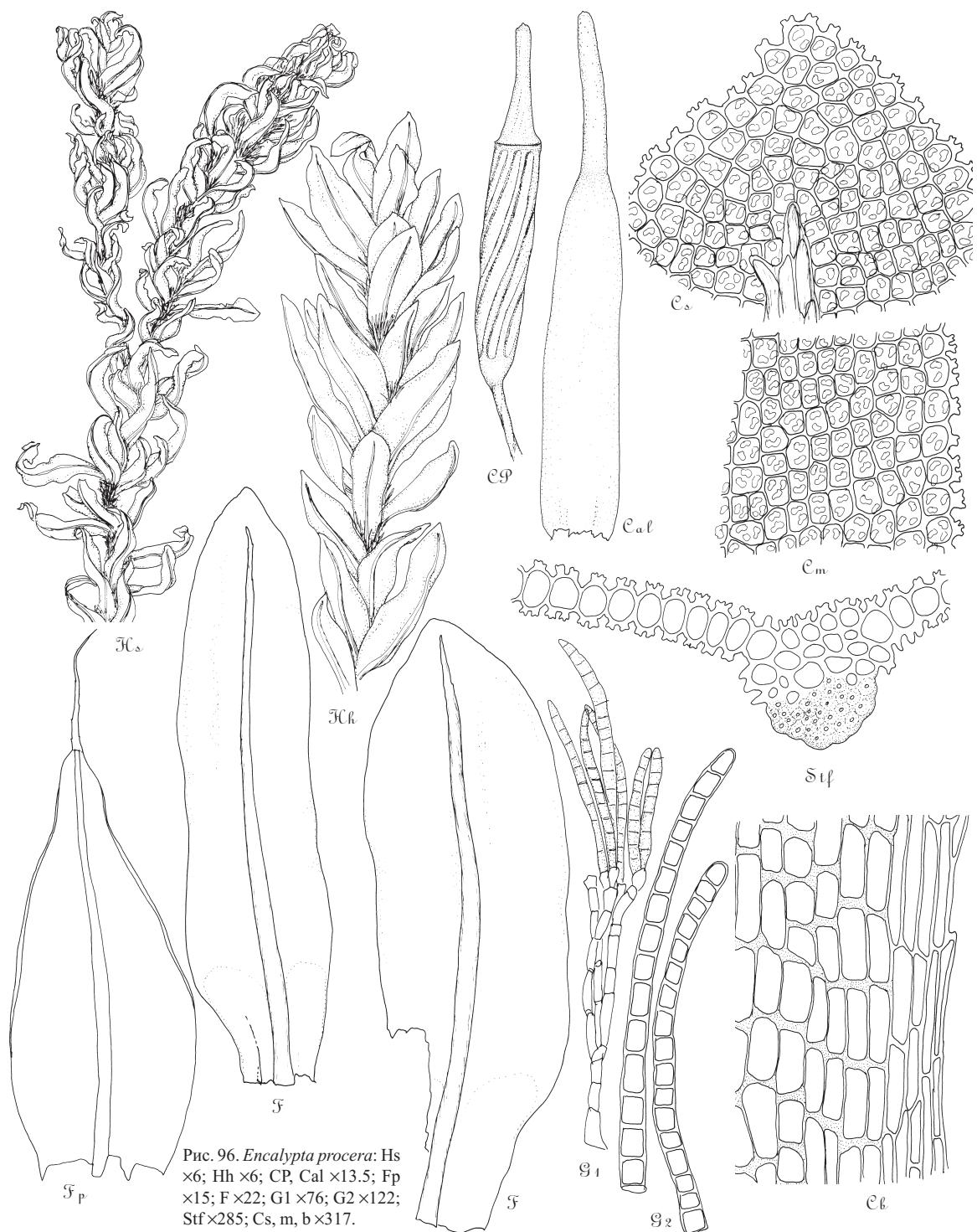


Рис. 96. *Encalypta procera*: Hs ×6; Hh ×6; CP, Cal ×13.5; Fp ×15; F ×22; G1 ×76; G2 ×122; Stf ×285; Cs, m, b ×317.

скоп выглядят гладкими. Колпачок с недифференцированным носиком, вверху папиллозный, ниже гладкий, золотисто-коричневый, по нижнему краю надорванный и разделенный на лопасти неправильной формы.

Вид описан из Центральной Европы и обычен в большинстве стран Западной Европы, известен также на Ближнем Востоке, Кавказе, Северной Африке и на Канарских островах. В России распространен в основном в европейской части, сравнительно обычен на северо-западе, спорадически встречаясь восточнее на

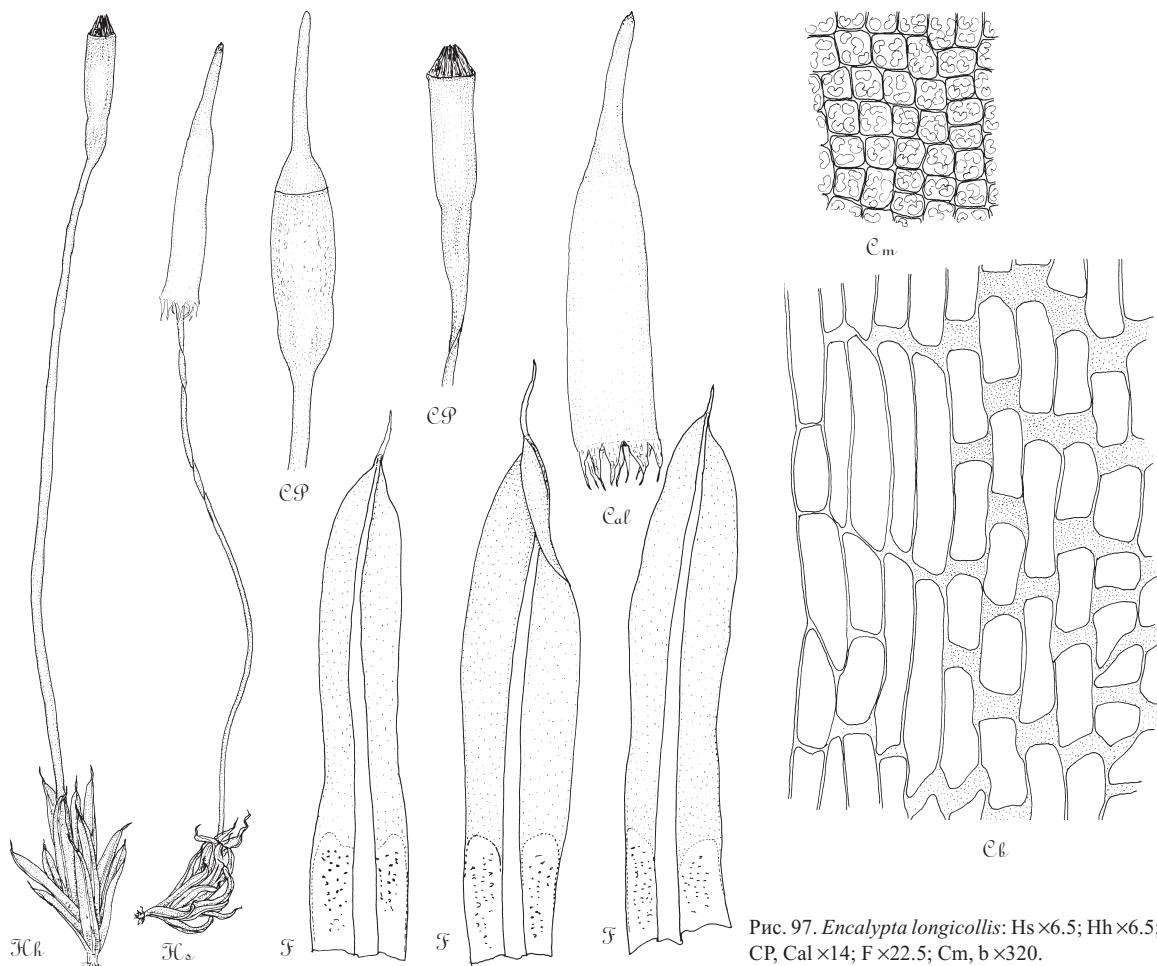


Рис. 97. *Encalypta longicollis*: Hs \times 6.5; Hh \times 6.5; CP, Cal \times 14; F \times 22.5; Cm, b \times 320.

равнине в местах выхода карбонатных пород, доходя до Урала и Кавказа. С коробочками встречается во многих странах Северной, Центральной и Восточной Европы, а также в Турции и Иране (Horton, 1983), но в России коробочки были найдены один раз, на Приполярном Урале в пределах Ханты-Мансийского автономного округа. Растет на известняках, в том числе на старых белокаменных постройках, оштукатуренных кирпичных стенах, на затененной почве по обочинам дорог в местах распространения карбонатных пород.

Mu Kr Ar Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv

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

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

Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

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

Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm 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

Encalypta streptocarpa отличается от *E. procera* двудомностью, а также признаками коробочки и перистома, но в стерильном состоянии, в каком *E. streptocarpa* почти

всегда встречается на территории России, уверенно отнести образцы к тому или иному виду можно далеко не всегда. Полезным признаком могут быть перихищальные листья, у *E. procera* заостренные и имеющие на верхушке волосок, а у *E. streptocarpa* – тупые и без волоска. Хортон (Horton, 1983) отмечает, что этот признак не всегда выдержан: в ряде популяций *E. procera* перихищальные листья тупые, без гиалинового волоска. Прочие признаки сильно перекрываются, но в ряде случаев можно пользоваться и ими: у *E. streptocarpa* центральный пучок в стебле часто очень слабый, а у *E. procera* всегда б. м. выражен; у *E. streptocarpa* клетки пластинки листа 9–15 μm , а у *E. procera* 12–18 μm .

2. *Encalypta procera* Bruch, Abh. Math.-Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. 1: 283. 11. 1832. — Энкалипта высокая. Рис. 91А-С, 93А, 96.

Растения в б. м. высоких дерновинках, зеленые или сизовато-зеленые, ниже буроватые, иногда в основании войлочные. Стебель (0.5–)1–5(–7) см дл., с центральным пучком, внизу войлочный. Листья сухие сильно скрученные, иногда волни-

стые, $3-6 \times 0.9-1.9$ мм, продолговато-языковидные, на верхушке закругленные или коротко и туповато заостренные; край плоский; *жилка* заканчивается ниже верхушки листа, в ней, или у верхних листьев коротко выступает, на дорсальной стороне б. м. отграниченнная от пластинки, вверху папиллозная; *клетки пластинки* в верхней части $12-18$ μm , в основании близ жилки $30-85(-90) \times 10-20$ μm , с оранжевыми поперечными стенками; по краю основания образуют неясную 3-4-рядную желтоватую кайму. *Вегетативное размножение* с помощью бурых папиллозных выводковых нитей, собранных в пучки на ризоидных подставках в пазухах листьев. *Однодомный. Перихециальные листья* с жилкой, б. м. длинно выбегающей в виде желтоватого или буроватого острия или волосковидного кончика, реже жилка оканчивается в верхушке листа. *Ножка* $1-1.6$ см, желтовато- или, позже, коричневато-красная. *Коробочка* $3-4$ мм дл., узко цилиндрическая, спирально бороздчатая, светло-желтая. *Крышечка* постепенно суженная в клювик. *Колпачок* отпадающее. *Перистом* двойной, около 1 мм дл., сегменты эндостома несколько короче зубцов эндостома, в нижних $1/3-1/2$ сросшиеся краями, выше свободные; зубцы узко линейные, папиллозные, в сухом состоянии отогнутые книзу, в основании до $1/2$ длины срастающиеся с сегментами. В основании эндостома имеется предперистом в виде невысокого воротничка (рис. 91). *Споры* $14-24$ μm , изополярные, с мелкими округлыми папиллами, в световой микроскоп выглядят гладкими. *Колпачок* $5-7$ мм дл., золотистый, с коническим, слабо или б. м. отчетливо ограниченным носиком, по нижнему краю надорванный и разделенный на лопасти неправильной формы.

Вид описан из Норвегии и имеет билатеральный ареал. Он широко распространен в Северной Америке, от Арктики (включая север Гренландии) до южных штатов. В Азии проникает на юг до Монголии и, возможно, Японии, откуда известны стерильные образцы, не позволяющие определить, относятся ли они к *E. procera* или *E. streptocarpa*. В Европе распространение *E. procera* ограничено северными районами. За пределами России он встречается в Скандинавии, Исландии, на Шпицбергене и о. Ян-Майен. В европейской части России на юг доходит до Карелии и республики Коми, указан для Ленинградской области. В азиатской части России широко распространен от островов Северного Ледовитого океана до гор юга Сибири, Приамурья, Сахалина и, вероятно Приморья (из последнего места известны только стерильные образцы). *Encalypta procera* неоднократно приводилась для Кавказа и южной половины Урала, однако все указания основывались на

стерильных образцах, которые мы по результатам предварительного молекулярно-филогенетического анализа относим к *E. streptocarpa*. Растет на скальных выходах, преимущественно кальций-содержащих пород, на камнях и мелкоземе, обычно в б.м. сырьих местах.

Mu Krl Ar Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv

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

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

Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

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

Отличия от *E. streptocarpa* даны в комментарии к этому виду. От остальных видов рода *E. procera* отличается наличием пазушных выводковых нитей, узкими и далеко отогнутыми в сухом состоянии зубцами эндостома и спирально бороздчатой коробочкой.

3. *Encalypta longicollis* Bruch, Abh. Math.-Phys.

Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. 1: 282. 10. 1832. — **Энкалипта длинношейковая.** Рис. 91F—G, 97.

Растения в рыхлых дерновинках или разреженных группах, близ верхушки ярко-зеленые с бурыми кончиками листьев. Стебель $0.5-1.5$ см дл., со слабо дифференцированным центральным пучком. Листья сухие внутрь согнутые, извилистые, $1.5-3.5(-4) \times 0.4-0.8$ мм, продолговато-ланцетные или узко языковидные, в средней части часто суженные, с коротко заостренной, тупой или закругленной верхушкой, с б. м. длинным гиалиновым или желтоватым волоском, реже без него; край листа плоский, реже с одной стороны узко отворчен в средней части; *жилка* оканчивается в верхушке или выбегает, на дорсальной стороне ограничена от клеток пластинки, более темная, густо покрытая крупными разветвленными папиллами почти от основания листа; *клетки пластинки* в верхней части $9-18$ μm , в основании $30-75 \times 12-20$ μm , с оранжевыми поперечными стенками; по краю основания образуют неясную, реже ясную 3-5-рядную желтоватую кайму. *Однодомный. Перихециальные листья* обычно несколько короче вегетативных, ланцетные до яйцевидных. *Ножка* $0.7-1.5$ см, оранжевая, позже красная. *Коробочка* $1.4-2.0$ мм дл., коротко цилиндрическая, в зрелом состоянии иногда почти воронковидная, с б. м. дифференцированной продольно морщинистой шейкой красноватого цвета и расширенная к устью, часто слегка суженная перед ним, гладкая или продольно морщинистая, золотистая, вокруг устья пурпурная.

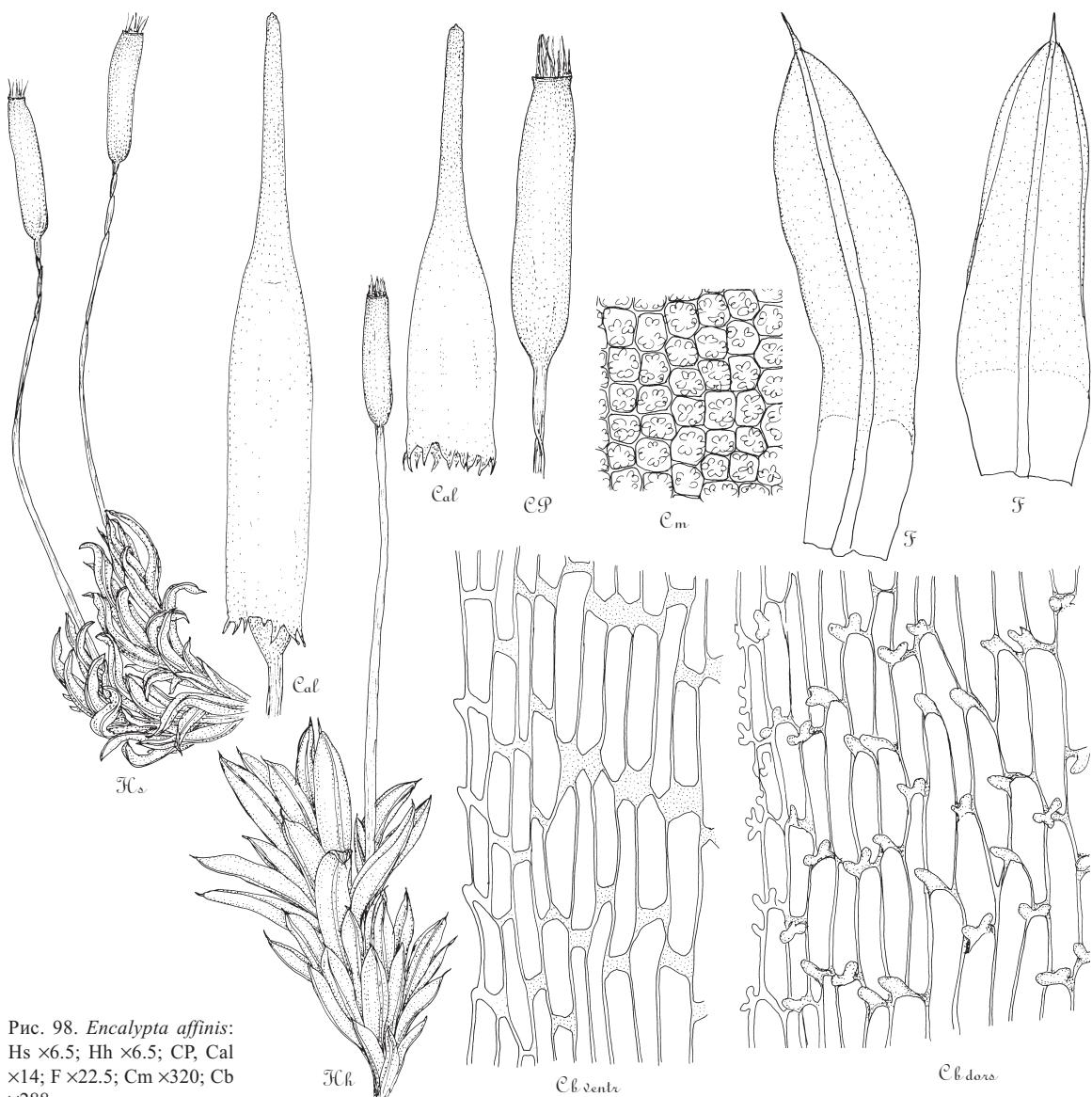


Рис. 98. *Encalypta affinis*:
Hs $\times 6.5$; Hh $\times 6.5$; CP, Cal
 $\times 14$; F $\times 22.5$; Cm $\times 320$; Cv
 $\times 288$.

Крышечка резко суженная в широкий и очень длинный, иногда достигающий длины коробочки клювик. *Колечко* не отпадающее. *Перистом* из 16 длинных (1/5–1/3 длины коробочки) пурпурных зубцов, слегка согнутых внутрь и б. м. смыкающихся верхушками, выглядящий как простой, однако в его образовании принимают участие 4–5 слоев клеток, которые остаются в значительной части цельными, то есть в сущности представляют вторично нематодонтный тип, образованный сросшимися на всем протяжении эндостомом, экзостомом и двуслойным предперистомом. *Споры* очень крупные, 65–86(–95) μm , изополярные, густо папиллизные или почти гладкие. *Колпачок* узко кони-

ческий, постепенно суженный к прямому или слегка согнутому носику, темно бронзово-золотистый до серовато-золотистого, по нижнему краю бахромчатый.

Вид описан из Альп, встречается в горах Центральной Европы, Швеции, на Шпицбергене, в Гренландии, в Северной Америке в Канаде на Ньюфаундленде, в Арктике и в Скалистых горах, а также на Аляске. В России вид встречается на Таймыре, в Якутии, на Чукотке; единичные находки имеются в горах юга Сибири (в Тыве), а также на Кавказе. Распространение вида связано с районами, где имеются обширные выходы карбонатных пород; несмотря на общую редкость, в таких районах вид довольно обычен. Растет на достаточно увлажненных почвенных обнажениях в каменис-

тых тундрах, по берегам ручьев в альпийском поясе гор, на задернованных скалах и отдельных глыбах; обычно на мелкоземе.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura
 Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv
 Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko Vl Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
 Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
 Krd Ady St **KCh** KB SO In Chn Da
YG Tan SZ NI Ynw Ykh Yne VI Chw Chc Chs Chb
 Uhm YN HM Krn **Tas** Ev **Yol Yyi** Yko Mg Kkn
 Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm Irrn 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 спороносящем состоянии вид уверенно отличается от всех остальных представителей рода мощным, пурпурным, куполообразном перистомом. Еще одним надежным диагностическим признаком вида являются крупные споры, имеющие более 70 μm в диаметре, тогда как у других видов рода в России они менее 50 μm . Дифференцированная и постепенно переходящая в ножку шейка также представлена в роде только у этого вида, хотя выражена она бывает не у всех образцов.

4. *Encalypta affinis* R. Hedw., Beitr. Naturk. 1: 121. pl. 4. 1805. — *E. macounii* Austin, Bot. Gaz. 2: 97. 1877. — Энкалипта близкая. Рис. 93В, 98.

Растения в высоких дерновинках, вверху ярко-зеленые, в основании бурые до черноватых, умеренно войлочные. Стебель (1—)2—5 см дл., без центрального пучка. Листья сухие б. м. прямые, прилегающие к стеблю, загнутые или слегка закрученные, (2.5—)3—5.5(—6) \times 0.8—1.5 мм, узко яйцевидные до языковидных, часто с незначительным сужением выше основания, с коротко заостренными, тупыми или колпачковидными верхушками; край листа в средней части обычно узко отогнут, реже плоский; жилка мощная, оканчивается в верхушке или коротко выбегает в виде желтоватого или буроватого остроконечия, реже заканчивается ниже верхушки листа, на дорсальной стороне ограничена от пластинки листа, более темная, почти от основания густо покрыта крупными разветвленными папиллами; клетки пластинки в верхней части 9—18 μm , в основании 40—100 \times 15—25 μm , с оранжевыми поперечными стенками; на дорсальной стороне обычно с разветвленными папиллами, по краю основания не дифференцированы или слабо дифференцированы. Однодомный. Перихиальные листья несколько длиннее стеблевых, из широко яйцевидного основания узко эллиптические, тупые. Ножка 1.0—1.5 см, красная или коричневатая, вверху желтоватая. Коробочка 2.2—4.0 мм дл., цилиндрическая, золотистая, позже красновато-коричневая, гладкая и однотонная, с узким

ярко-красным колечком вокруг устья. Крышечка резко суженная в длинный клювик. Колечко не отпадающее. Перистом двойной, эндостом по всей длине прирастает к экзостому, из 16 узко треугольных, по краям неправильно расщепленных зубцов, прямых или слегка внутрь согнутых, густо папиллизных, розоватых или светло-оранжевых. Споры 23—28(—30) μm , изополярные, покрыты мелкими, округлыми папиллами. Колпачок 5.0—7.5 мм дл., цилиндрический или конический, постепенно суженный к слегка согнутому, неясно отграниченному носику, по нижнему краю бахромчатый.

Вид описан из швейцарских Альп, встречается в горах Западной Европы до Пиренеев и Балкан, также известен на Кавказе в Азербайджане и Грузии, отмечен для Таджикистана. В Северной Америке ареал вида охватывает Гренландию, западные районы Канады и Аляску. В России вид встречается в Мурманской области, Карелии, на Северном и Приполярном Урале. На Кавказе отмечался в Дагестане. В азиатской Субарктике известен от плато Путорана до Чукотки, с единичными находками на Камчатке. Растет на почве в каменистых местообитаниях, сформированных бескарбонатными горными породами от нейтрального до ультраосновного состава: на полках и в расщелинах задернованных скал, между камнями курумов, в каменистых тундрах, в верхней части лесного, в подгольцовом и в нижней части гольцовского пояса. Согласно Д.Г. Хортон (Horton, 1983), вид предпочитает горные породы, богатые магнием.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km **Kmu Ura**
 Kn Le Ps No Vo Ki Ud **Pe Sv**
 Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko Vl Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
 Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
 Krd Ady St **KCh** KB SO In Chn **Da**
YG Tan SZ NI Ynw Ykh Yne VI Chw Chc Chs Chb
 Uhm YN HM Krn **Tas** Ev **Yol Yyi** Yko **Mg** Kkn
 Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm Irrn 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

Характерным признаком, позволяющим отличить *E. affinis* от всех остальных видов рода, является наличие разветвленных папилл на утолщенных поперечных стенках клеток основания листа с дорсальной стороны, которые, однако, присутствуют не у всех образцов этого вида. Полезными дополнительными признаками являются сравнительно крупные размеры растений и колпачок со слабо дифференцированным носиком. По микроскопическим признакам *E. affinis* не всегда может быть уверенно отграничена от других крупных видов рода. *Encalypta brevicollis*, наиболее близкий к *E. affinis* вид, отличается от него листьями с гиалиновыми волосками, более широкой, в верхней части пурпурно окрашенной коробочкой, отсутствием разветвленных папилл на поперечных стенках клеток основания листа, более выраженной каймой в основании листа, колпачком с четко ограниченным носиком, а также более

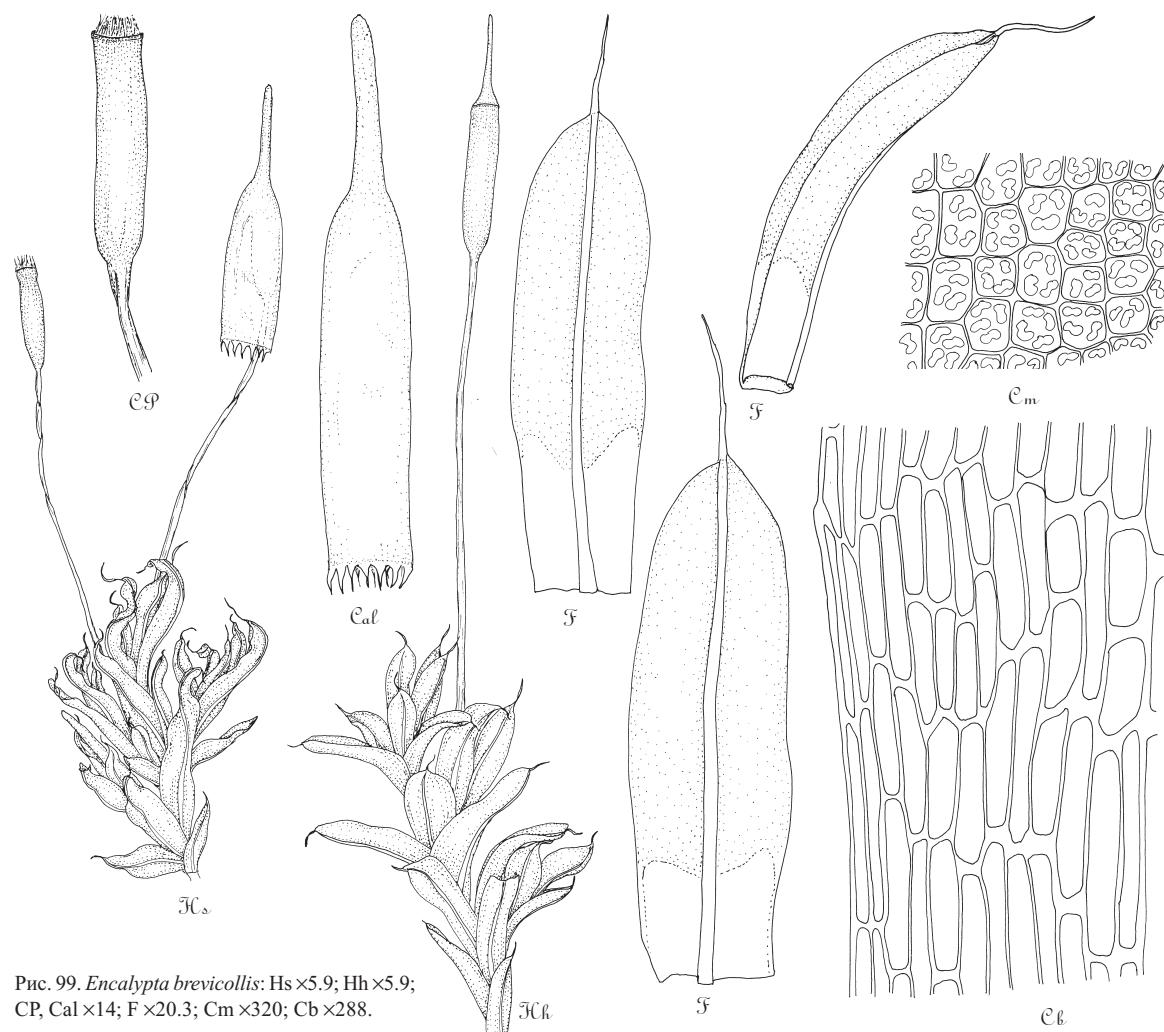


Рис. 99. *Encalypta brevicollis*: Hs $\times 5.9$; Hh $\times 5.9$; CP, Cal $\times 14$; F $\times 20.3$; Cm $\times 320$; Cb $\times 288$.

крупными спорами с густо расположенными крупными папиллами. *Encalypta procera* без коробочек и выводковых нитей сходна с *E. affinis*, но при этом у нее никогда не бывает разветвленных папилл на дорсальной поверхности жилки.

Характер верхушки листа у *Encalypta affinis* существенно варьирует в зависимости от условий местообитания. На сырой почве встречаются формы этого вида с жилкой, оканчивающейся ниже верхушки, и тупыми листьями. Д.Г. Хортон (Horton, 1983) относит такие растения к *E. affinis* subsp. *macounii* (Austin) Horton; в более сухих местообитаниях встречаются растения с жилкой, коротко выступающей в виде острия (*E. affinis* s.str.).

5. *Encalypta brevicollis* Ångstr., Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal. 12. 1844. — Энкалипта короткошейковая. Рис. 91D-E, 99.

Растения от среднего размера до сравнительно крупных, вверху светло- или ярко-зеленые, ниже

светло-бурые, слабо войлочные. Стебель 1–2.5 (–3) см дл., без центрального пучка. Листья сухие б. м. прямые, прилегающие к стеблю, слегка закрученные, 2–5(–6) \times 0.8–1.4 мм, узко яйцевидные до обратнояйцевидных, часто с незначительным сужением в средней части, тупые; край листа обычно плоский, реже коротко и узко отворченный с одной стороны; жилка выбегает в виде б. м. длинного гиалинового волоска, у нижних листьев оканчивается в верхушке листа или ниже, на дорсальной стороне четко ограничена, более темная, в основании гладкая, выше густо папиллезная; клетки пластинки в верхней части 12–18(–20) μm , в основании 30–100 \times 13–25 μm , с темно-оранжевыми поперечными стенками; по краю основания образуют б.м. ясную 4–8-рядную кайму. Однодомный. Перихециальные листья яйцевидные, коротко заостренные, обычно с длинным гиалиновым волоском. Ножка 1.2–1.7 см,

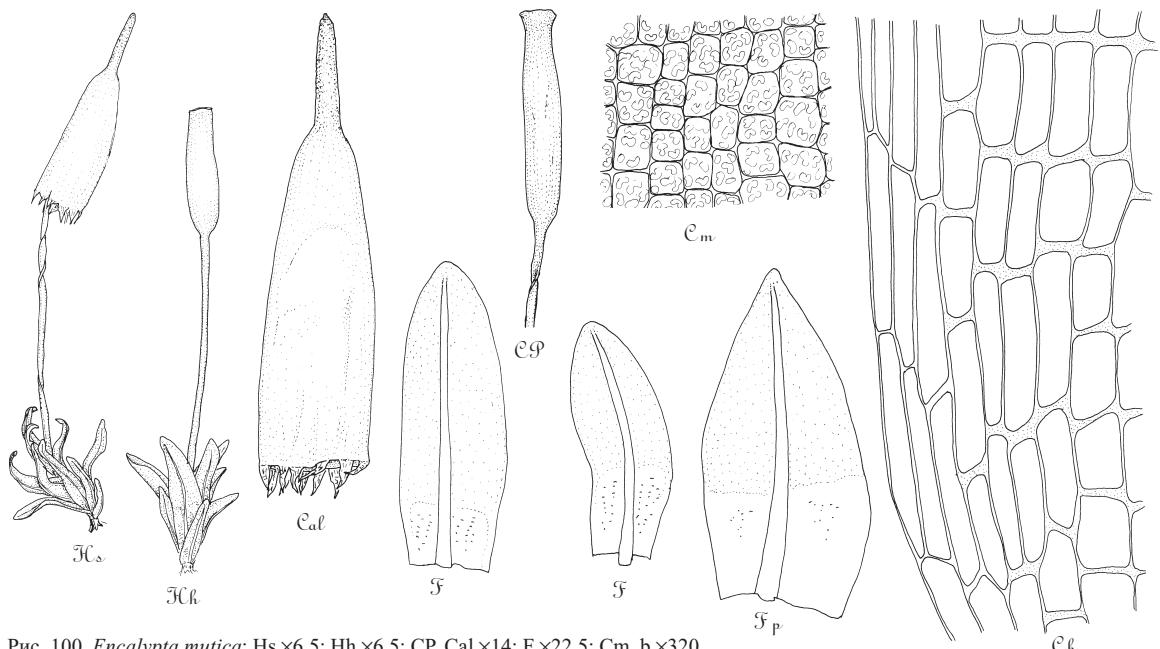


Рис. 100. *Encalypta mutica*: Hs ×6.5; Hh ×6.5; CP, Cal ×14; F ×22.5; Cm, b ×320.

красная или коричневатая. Крышечка резко суженная в длинный клювик. Колечко не отпадающее. Коробочка 1.5–3 мм дл., цилиндрическая, золотистая, снизу вверх постепенно краснеющая к пурпурному кольцу вокруг устья, позже почти вся (в верхней части интенсивнее) красновато-коричневая. Перистом двойной, экзостом и эндостом срастаются по всей длине, образуя 16 прямых или слегка согнутых внутрь зубцов, узко треугольных до линейных, по краям неправильно расщепленных, густо папиллозных, белых или розоватых. Споры 30–40(–42) μm , изополярные, но из-за четко выраженного тетрадного рубца и пирамидальности проксимального полюса иногда могут казаться гетерополярными, покрытые крупными заметно отстоящими друг от друга папиллами. Колпачок 4–7 мм дл., цилиндрический, б. м. явно суженный к прямому или слегка согнутому цилиндрическому носику, по нижнему краю бахромчатый.

Описан из Норвегии. Циркумполярный аркто-альпийский вид, встречающийся преимущественно в горных районах Субарктики и низкоширотной Арктики, а также известный и из высокочиротной Арктики и гор умеренного пояса. Известен в Европе из Шотландии, Фенноскандии и со Шпицбергена; в Северной Америке от Гренландии до Аляски и в горах запада США. В горах распространен на юг до Грузии, Казахстана и Монголии. В России встречается в Карелии и Мурманской области, на Урале, в горах Сибири с протяженными высокогорьями (например, на Алтае, в

Саянах, на Становом нагорье), на Чукотке и Камчатке. Обычно растет в сравнительно сухих каменистых местообитаниях: в расщелинах и на задернованных поверхностях скал и россыпей, сформированных кислыми, нейтральными и основными силикатными горными породами.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km *Kmu Ura*

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

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

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

Uhm YN HM **Krn Tas Ev** Yol **Yyi Yko Mg Kkn**

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

Характерной комбинацией признаков, позволяющей отличить *E. brevicollis* от других видов рода, является крупный размер растений, отсутствие выводковых нитей, верхние листья с длинными гиалиновыми волосками, гладкие коробочки с характерной красноватой окраской в верхней части, белый перистом и колпачки с бахромчатым нижним краем и дифференцированным носиком. Отличия *E. brevicollis* от *E. affinis* обсуждаются в комментарии к последнему виду. Из других крупных видов рода *E. procera* отличается наличием выводковых нитей, коробочкой со спиральными бороздами, строением перистома, а также неясно ограниченным коническим носиком колпачка. *Encalypta ciliata* отличается от *E. brevicollis* желтой ножкой (красная у *E. brevicollis*), однотонной рыжей до бурой коробочкой (у *E. brevicollis* под устьем красная), ярко оранжевым простым перистомом, зубцы которого обычно согнуты внутрь коробочки (беловатый, не со-

гнутый у *E. brevicollis*), и гетерополярными спорами с радиально расходящимися бороздами на проксиимальном полюсе.

6. *Encalypta mutica* I. Hagen, Tromsø Mus. Aarsh. 21–22: 91. 1 f. 4. 1899. — Энкалипта тупоконечная. Рис. 93C, 94A–C, 100.

Растения светло-, ярко- или оливково-зеленые, в основании коричневатые. Стебель 0.3–0.7(–1) см дл., без центрального пучка или со слабо развитым центральным пучком. Листья сухие внутрь согнутые до черепитчатых, 0.9–1.9×0.4–0.9 мм, широко яйцевидные до языковидных, на верхушке закругленные, сильно вогнутые; край листа плоский или слегка отогнутый выше основания; жилка оканчивается ниже верхушки листа, реже в ней, на дорсальной стороне слабо отграниченнная от пластинки, зеленая, позже коричневая, рассеянно папиллозная в основании, более густо выше клеток основания листа, в дистальной части листа покрыта изодиаметрическими папиллозными клетками; клетки пластинки в верхней части 10–20 μm , в основании 30–75×13–23 μm , с бледно-оранжевыми поперечными стенками; по краю основания образуют неясную 2–4-рядную кайму. Однодомный. Перихециальные листья широко яйцевидные. Ножка 0.3–0.5 мм, светло-коричневая, красноватая. Коробочка 1.5–2.5 мм дл., цилиндрическая, золотистая или золотисто-коричневая, часто с узким пурпурным кольцом по краю устья, не суженная или очень слабо суженная к устью. Крышечка резко суженная в длинный клювик. Колечко не отпадающее. Перистом отсутствует. Споры 25–30 μm , изополярные, покрыты крупными расставленными папиллами неправильной формы. Колпачок 2–4 мм дл., резко суженный к прямому или слегка наклонному цилиндрическому носику, гладкий, золотистый до коричневого, по нижнему краю бахромчатый.

Вид описан из Норвегии и имеет почти циркумполярное субарктическое распространение. Встречается в Фенноскандии, на Шпицбергене, на севере Азии и западе Северной Америки, от севера Аляски до южной границы Канады, и в Гренландии. В России вид известен по единичным находкам в Мурманской области, Карелии, на Полярном Урале, нередок в восточносибирской Субарктике, по немногочисленным находкам приводится для Верхоянского хребта в Якутии, острова Врангеля и Чукотки. Растет на мелкоземистых субстратах в каменистых местообитаниях, на почвенных обнажениях по берегам рек, в горных тундрах, на полках и в трещинах скал, сформированных основными и карбонатными породами.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv
Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko Vi Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da
YG Tan SZ **N**I Ynw Ykh Yne **V**I 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

Encalypta mutica отличается от большинства других видов рода сочетанием мелких размеров растений, закругленных листьев (включая перихециальные) с жилкой, оканчивающейся ниже верхушки, гладких коробочек без перистома, бахромчатого края колпачка и изополярных спор. *E. vulgaris* сходна с *E. mutica* по большинству этих признаков, но у нее по нижнему краю колпачка нет бахромок и споры гетерополярные. В стерильном состоянии *E. vulgaris* можно отличить по гладкой, резко ограниченной от клеток пластинки жилке, тогда как у *E. mutica* жилка обычно не выделяется по цвету и на дорсальной стороне покрыта низкими разветвленными папиллами. Кроме того, листья *E. mutica* сильно вогнутые, а у *E. vulgaris* сильно килеватые. Также за *E. mutica* могут быть приняты некоторые арктические образцы *E. alpina*, представленные недоразвитыми растениями. В таком случае диагностическими признаками первого вида являются оканчивающаяся ниже верхушки листа, папиллозная на дорсальной стороне жилка, колпачок с резко дифференцированным носиком и правильными по форме бахромками и коробочка, не суживающаяся к устью. Для *E. alpina*, соответственно, характерны достигающая верхушки листа или (почти всегда) выступающая из него жилка, гладкая с дорсальной стороны, б. м. резко ограниченная от клеток листа; колпачок, постепенно суживающийся к носику, с узкими, часто неправильными по форме бахромками, а также коробочка, слегка суживающаяся к устью.

7. *Encalypta alpina* Sm., Engl. Bot. 20: 1419. 1805. — *E. commutata* Nees & Hornsch., Bryol. Germ. 2(1): 46. 15 f. 4. 1827. — Энкалипта альпийская. Рис. 101.

Растения бледно-, желтовато- или ярко-зеленые, позже зеленовато-коричневые. Стебель 0.5–3(–5) см дл., простой или слабо ветвящийся, с неявно выраженным центральным пучком, в основании часто войлочный (особенно это свойственно растениям, произрастающим в переувлажненных местообитаниях и формирующим высокие дерновинки). Листья сухие прямые, согнутые или извилистые, (1.2–)2.3–3.4(–3.9)×0.5–0.9 мм, яйцевидно-ланцетные до узко яйцевидно-ланцетных, длинно заостренные, в переувлажненных экотопах более широкие, из яйцевидного основания треугольные, коротко заостренные; край листа плос-

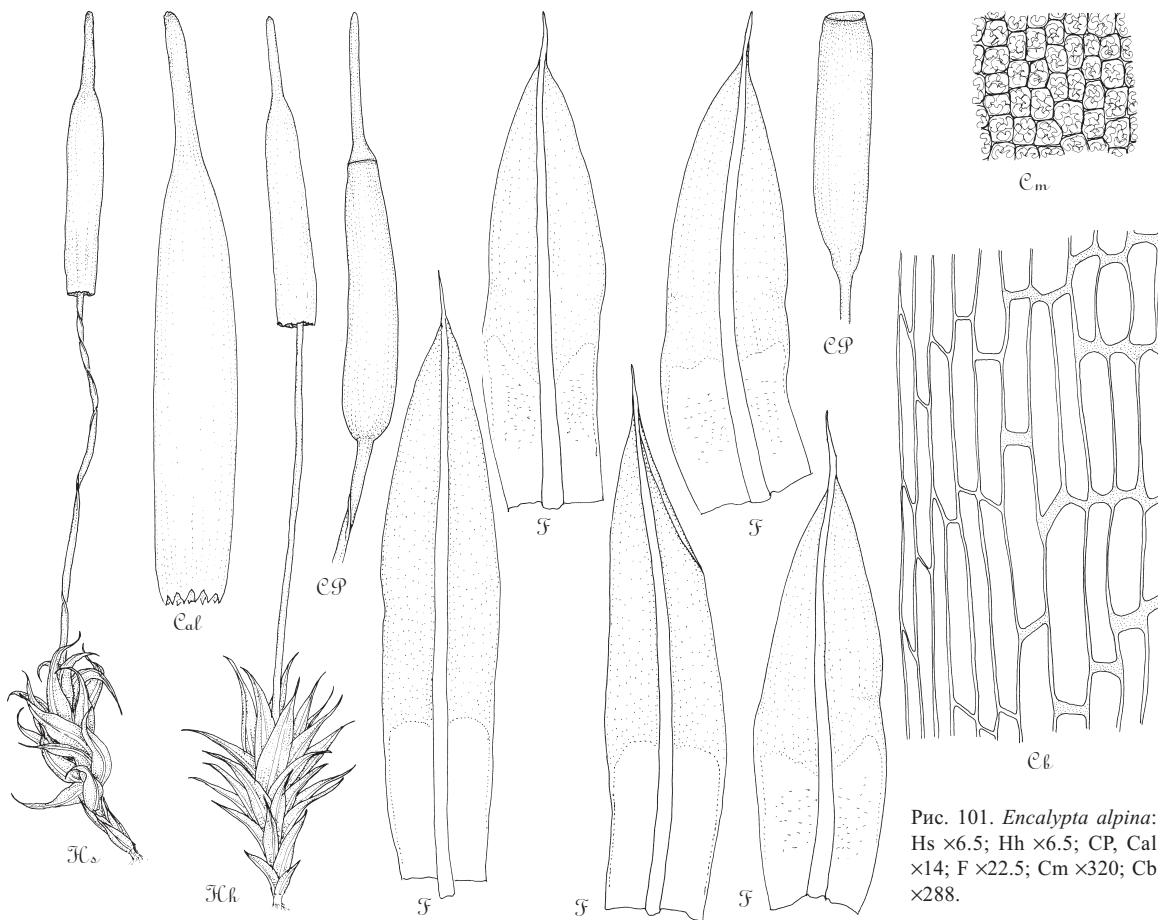


Рис. 101. *Encalypta alpina*:
Hs $\times 6.5$; Hh $\times 6.5$; CP, Cal
 $\times 14$; F $\times 22.5$; Cm $\times 320$; Cb
 $\times 288$.

кий, иногда слегка поперечно волнистый; жилка выбегает из верхушки коротким мощным желтоватым или буроватым остроконечием, на дорсальной стороне резко отграничена от клеток пластинки, гладкая, желтая, позже красная или бурая; клетки пластинки в верхней части 7–13 μm , в основании 10–25 \times 50–90 μm , с темно-оранжевыми поперечными стенками; по краю основания образуют ясную 3–5-рядную желтоватую кайму. Однодомный. Перихиальные листья широко яйцевидно-ланцетные, длинно заостренные. Ножка 0.5–1.2 см, темно-красная. Коробочка 1.5–4 мм дл., цилиндрическая или веретеновидная, б. м. суженная к устью, прямая, гладкая и однотонная, золотистая, позже коричневатая, иногда с нерегулярными красноватыми продольными полосами и тогда слегка ребристая, светло-желтая до светло-коричневой, близ устья обычно пурпурная. Крышечка резко суженная в длинный клювик. Колечко не отпадающее. Перистом отсутствует. Споры 28–36 μm , изополярные, покрыты мелкими папиллами до почти гладких. Колпачок 3.5–6 мм дл., цилиндрический, посте-

пенно суживающийся к прямому или слегка изогнутому коническому носику, гладкий, темно-золотистый, по нижнему краю надорванный и разделенный на лопасти неправильной или б. м. правильной формы.

Аркто-альпийский вид с циркумполярным распространением. Описан из Шотландии. Распространен во всех секторах Арктики (и здесь он наиболее обычен) и большинстве секторов Субарктики, где тяготеет преимущественно к горным районам. В высокогорьях встречается практически по всей умеренной зоне, доходя на юг до Северной Африки, Турции, Афганистана, Тянь-Шаня, Монголии, Китая и Японии, а в Америке – до Аризоны. В России он известен из Карелии и Мурманской области, на Кавказе, в сибирской и дальневосточной Арктике и Субарктике, в горах юга Сибири, на Камчатке. Растет на почве в разнообразных тундрах, занимая здесь местообитания с нарушенным напочвенным покровом, в умеренной зоне занимает аналогичные местообитания в высокогорьях; в горах также встречается на полках и в расщелинах скал, в нишах россыпей, по берегам горных ручьев; в основном приурочен к карбонатным горным породам, много реже растет на основных силикатных породах.

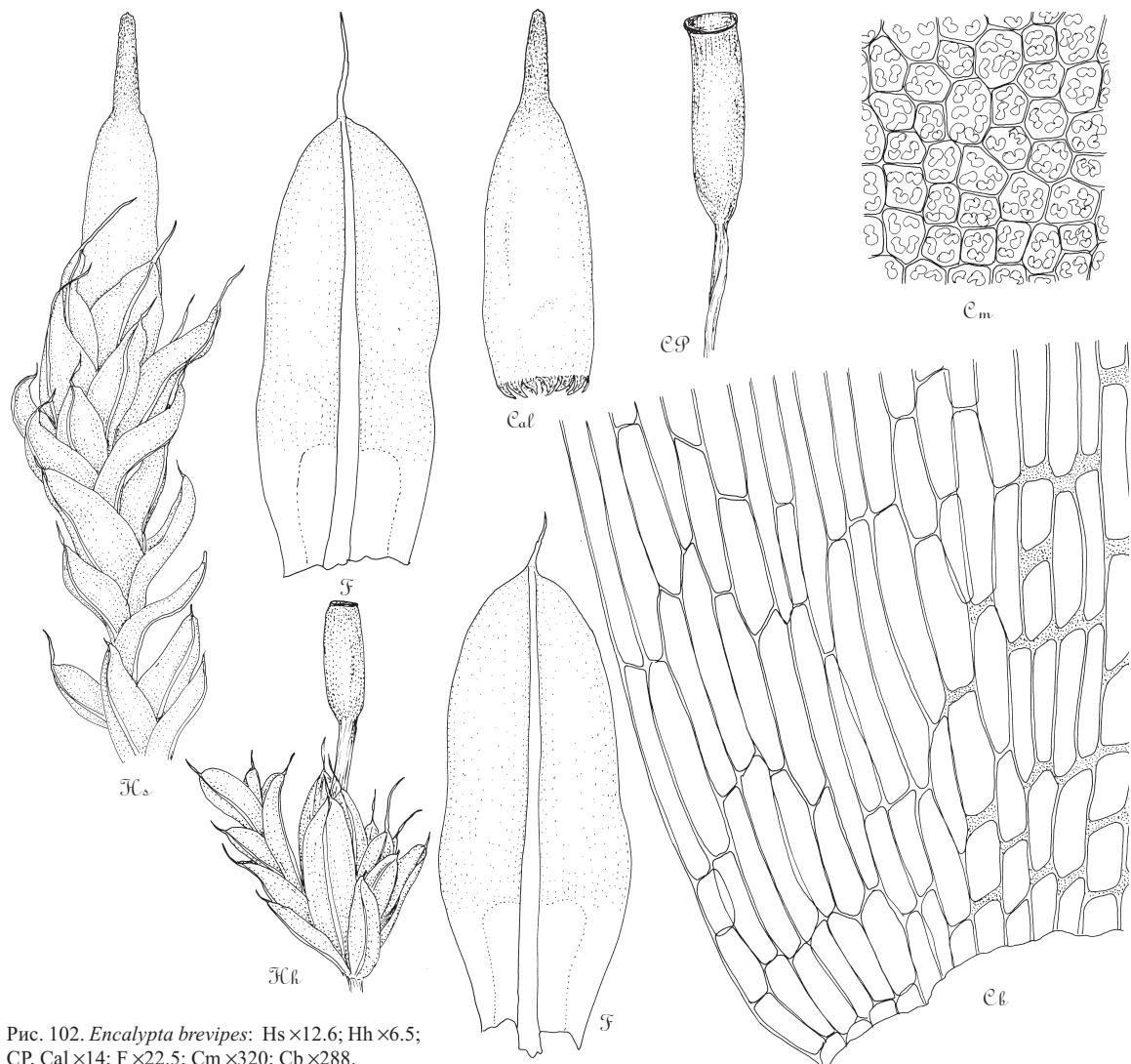


Рис. 102. *Encalypta brevipes*: Hs ×12.6; Hh ×6.5;
CP, Cal ×14; F ×22.5; Cm ×320; Cb ×288.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv

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

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

Uhm YN HM Krn **Tas** Ev **Yol Yyi** Yko Mg Kkn

Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm Irm **Ye Yvl Yal Khn Kks Kam** Kom
Al **Alt** Ke Kha Ty **Krs** Irs Irb **Bus Bue Zbk**

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Вид даже в стерильном состоянии легко может быть отличен от других представителей рода благодаря длинно заостренным листьям. По этому признаку он может быть спутан только со стерильными растениями *E. longicollis*, изредка имеющими сравнительно длинно заостренные листья, от которой в таком случае *E. alpina* отличается жилкой, выбегающей из верхушки листа желтоватым или буроватым остроконечием, в то время как лист *E. longicollis* в большинстве случаев оканчивается гиалиновым или желтоватым волоском.

8. *Encalypta brevipes* Schljak., Bot. Mater. Otd.

Sporov. Rast. Bot. Inst. Komarova Acad. Nauk SSSR
7: 227. pl. 1. 1951. — Энкалипта коротконожковая. Рис. 102.

Растения вверху от ярко- до темно-зеленых, внизу коричневые до черноватых. Стебель 0.9—1.5 см дл., без центрального пучка, в основании не войлочный или слабо войлочный. Листья в сухом состоянии согнутые к верхушке и б. м. скрученные, 2—4×1—1.6 мм, яйцевидные или, чаще, языковидные до обратояйцевидных, часто с незначительным сужением в средней части, верхушка закругленная или тупая; край листа плоский; жилка темно-зеленая до коричневой, на дorsальной стороне явно ограниченная, в основании гладкая, ближе к верхушке листа с рассеянными, низкими, с-образными папиллами, выбегает

длинным гиалиновым волосковидным кончиком; клетки пластинки в верхней части 9–19 μm , в основании 14–90×12–20 μm , с желтовато-зеленоватыми поперечными стенками; по краю основания образуют ясную 8–14-рядную бледно-зеленую кайму. *Однодомный*. *Перихециальные листья* не дифференцированы. *Ножка* 0.3–0.6 мм, красно-коричневая, в верхней части пурпурная. *Коробочка* 1.9–2.5 мм дл., цилиндрическая, б. м. суженная под устьем, гладкая, золотистая до светло-коричневой, с пурпурным глянцево-блестящим кольцом вокруг устья. *Колечко* не отпадающее. *Перистом* отсутствует. *Споры* 38–50 μm , изополярные, густо покрытые мелкими папиллами. *Колпачок* 2.5–4.5 мм, с очень коротким, коническим носиком, серо-золотистый, непрозрачный, по нижнему краю бахромчатый.

Вид описан с Кольского полуострова. Имеет в целом циркумполярный, широко дизъюнктивный ареал; распространен преимущественно в горных районах Арктики и Субарктики, с единичными местонахождениями в горах умеренной зоны. Вид встречается в Исландии, Фенноскандии, Альпах, Татрах, на севере Азии, на Аляске и в горной части Канады на юг до ее границы с США. В России произрастает в Хибинах, на Таймыре (где сравнительно нередок), в Якутии от дельты Лены до северных отрогов Станового нагорья, в Магаданской области, на Чукотке, по единичным находкам приводится для Алтая, Саян и Камчатки. Вид включен в Красную Книгу Российской Федерации. Характерным местообитанием *E. brevipes* являются расщелины и задернованные полки скал, сформированных магматическими горными породами от слабокислого до ультраосновного состава, а также каменистые горные тундры, часто вблизи снежников. *E. brevipes* особенно характерна для нивальных местообитаний, и она нечасто встречается ниже гольцовского пояса.

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

Сочетание очень короткого конического носика колпачка, наличия бахромок по его краю, короткой ножки, обычно лишь незначительно превышающей по длине коробочку, и длинных гиалиновых волосков на верхушках листьев является настолько характерным, что на его основании можно уверенно определить вид, не прибегая к изучению зрелых коробочек, спор и других признаков. При отсутствии колпачков (что бывает

очень редко) вид может быть спутан с некоторыми представителями секции *Rhabdotheca*, от которых *E. brevipes* отличается светлой гладкой коробочкой с широким ярко-красным кольцом вокруг устья (если у представителей секции *Rhabdotheca* присутствует этот признак, он сочетается с наличием продольных полос на поверхности коробочки, что не характерно для *E. brevipes*), а также изополярными спорами. Еще один близкий вид рода, *E. brevicollis*, при отсутствии колпачков и перистома может быть отличен от *E. brevipes* по более длинной ножке, более темной коробочке с менее резко ограниченным красным кольцом вокруг устья, ярко окрашенным утолщенным поперечным стенкам клеток основания листа и скульптуре спор, образованной крупными папиллами неправильной формы.

9. Encalypta sibirica (Weinm.) Warnst., Hedwigia 53: 316. 1913. — *E. ciliata* var. *sibirica* Weinm., Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 18(2): 448. 1845. — **Энкалипта сибирская**. Рис. 93Е-Ф, 103.

Растения вверху ярко-зеленые, ниже темно-зеленые, часто с голубоватым оттенком, в основании коричневатые. *Стебель* до 1.5 см дл., с центральным пучком. *Листья* сухие согнутые, неправильно закрученные, с волнистыми пластинками, 2.5–4.0×1.1–1.8 мм, узко яйцевидные, продолговатые до обратнояйцевидных, коротко заостренные; край плоский или узко отогнутый в средней части, иногда несколько волнистый; *жилка*, по крайней мере в верхних листьях, выбегает из верхушки листа в виде желтоватого волосковидного кончика, в нижерасположенных листьях оканчивается в верхушке листа или, чаще, коротко выступает из нее, на дорсальной стороне б. м. явно ограниченная, желтоватая, зеленая, в нижних листьях коричневатая, в верхней части с рассеянными низкими папиллами; *клетки пластинки* в верхней части листа 16–23 μm шир., в основании 30–70×15–25 μm , с темно оранжевыми поперечными стенками, по краю основания образуют ясную 4–5-рядную желтую или оранжевую кайму. *Однодомный*. *Перихециальные листья* не дифференцированные. *Ножка* 5–7 мм, желтая, позже оранжеватая. *Коробочка* 2–2.5 мм дл., цилиндрическая, суженная к устью, желтовато-коричневая, с красным колечком вокруг устья. *Крышечка* с резко ограниченным, сравнительно коротким носиком. *Колечко* не отпадающее. *Перистом* отсутствует. *Споры* 32–35 μm , гетерополярные, с проксиимальной стороны с радиально расходящимися бороздками и гребнями, на дистальном полюсе полого и неправильно бугорчатые. *Колпачок* 3.5–5 мм дл., постепенно суженный к носику,

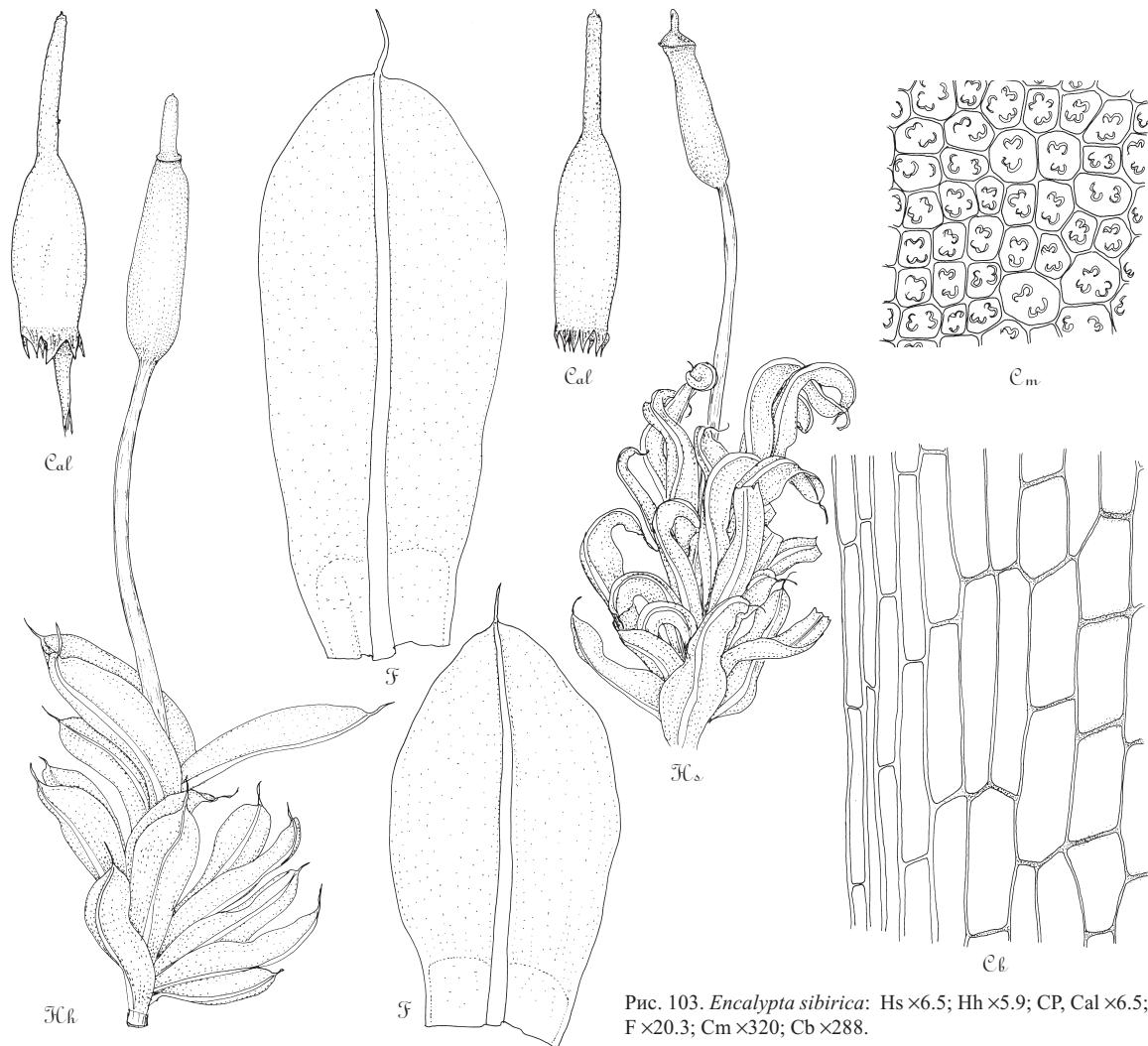


Рис. 103. *Encalypta sibirica*: Hs ×6.5; Hh ×5.9; CP, Cal ×6.5; F ×20.3; Cm ×320; Cb ×288.

по всей поверхности с б. м. разветвленными папиллами, по нижнему краю бахромчатый.

Вид описан из окрестностей Иркутска и до последнего времени считался эндемиком Сибири, Казахстана, Монголии и Китая, однако Хортон (Horton, 1983) относит к нему также ряд образцов из Северной Америки (Техас), за счет чего ареал вида приобретает дизъюнктивный характер. Вместе с тем, Хортон указала и небольшие морфологические отличия американских растений, так что вопрос об их видовой принадлежности требует дополнительно подтверждения. В России *E. sibirica* встречается на Восточном Саяне и в Забайкалье. Характерным местообитанием вида в Азии являются ниши и полки скал основного состава.

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

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

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

Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm Irr Ye Yvl Yal Khn Kks Kam Kom

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs **Irb Bus Bue Zbk**

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Характерным сочетанием признаков, позволяющих отличить *E. sibirica* от других видов рода, является отсутствие перистома, наличие разветвленных папилл на поверхности колпачка и бахромок в его основании, гетерополярные споры с радиальным рисунком проксиимального полюса и папиллезным дистальным полюсом. Ограниченнное распространение вида также полезно учитывать при определении. Наиболее сходным набором признаков обладает *E. microstoma*, от которой *E. sibirica* отличается волосковидным кончиком листа, папиллезным колпачком и окрашенными продольными стенками клеток основания листа. Также эти виды сильно отличаются по распространению: *E. microstoma* – европейский эндемик, находящийся на Кавказе на восточном пределе своего распространения, тогда как

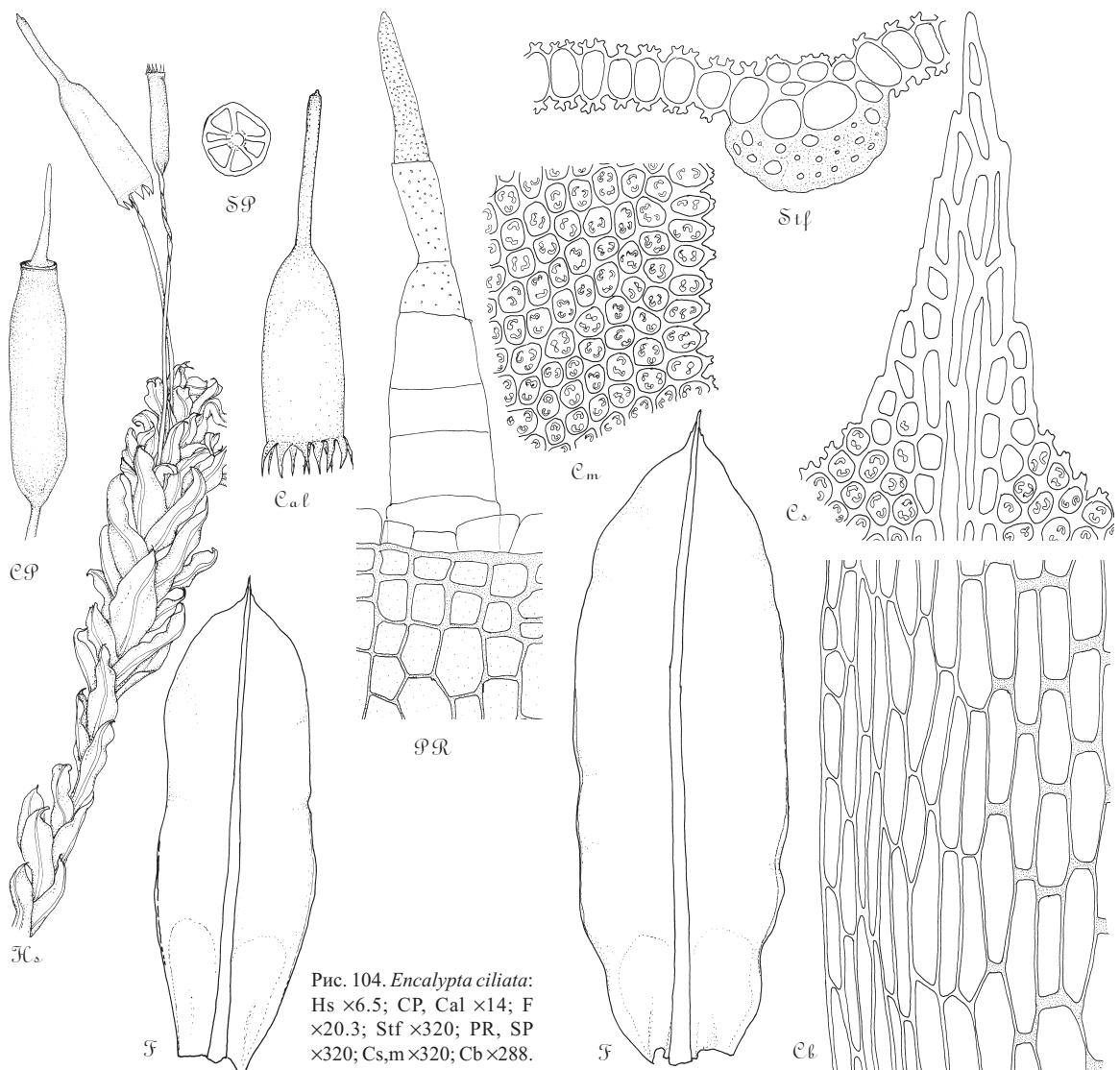


Рис. 104. *Encalypta ciliata*:
Hs $\times 6.5$; CP, Cal $\times 14$; F $\times 20.3$; Stf $\times 320$; PR, SP $\times 320$; Cs, m $\times 320$; Cs, b $\times 288$.

E. sibirica s.str. – центральноазиатский вид. При отсутствии зрелых коробочек определенное сходство с *E. sibirica* также имеет *E. ciliata*. Помимо признаков, перечисленных для *E. microstoma*, *E. ciliata* также может быть отличена по резкому сужению колпачка к носику. Сходным с *E. sibirica* набором характерных признаков могут обладать и некоторые бесперистомные виды *E. rhaftocarpa*-комплекса. Наиболее устойчивым признаком, позволяющим отличить бесперистомные таксоны sect. *Rhabdotheca* от таковых sect. *Encalypta*, является основание колпачка, лишенное бахромок. Этот признак не соблюдается у *E. spathulata*, которую при отсутствии зрелых спор можно отличить от *E. sibirica* по очень тонкому, полупрозрачному, по-перечно волнистому колпачку, лишенному папилл. От видов sect. *Streptothecea* и *Diplolepis* при отсутствии зрелых спор вид отличается характерной для sect. *Encalypta* желтой окраской ножки.

10. *Encalypta ciliata* Hedw., Sp. Musc. Frond. 61. 1801. — *E. laciniata* Lindb., Acta Soc. Sci. Fenn. 10: 18. 1871. — Энкалипта реснитчатая. Рис. 92А, С, 93Е-Ф, 94Д-Г, 104.

Растения среднего размера, в верхней части желтовато- или голубовато-зеленые, ниже желтовато-буроватые, без красных тонов в окраске, обычно в рыхлых дерновинках. Стебель 1–2.5 (–3.5) см дл., без центрального пучка. Листья сухие согнутые, слегка извилистые, (2.4–)3.0–4.5 (–5.4) \times 0.8–1.6 мм, яйцевидные или языковидные до обратнояйцевидных, на верхушке тупые или туповато заостренные; край в средней части узко, но почти всегда явно отогнутый; жилка оканчивается в верхушке листа или выступает в виде желтоватого острия, реже короткого волоско-

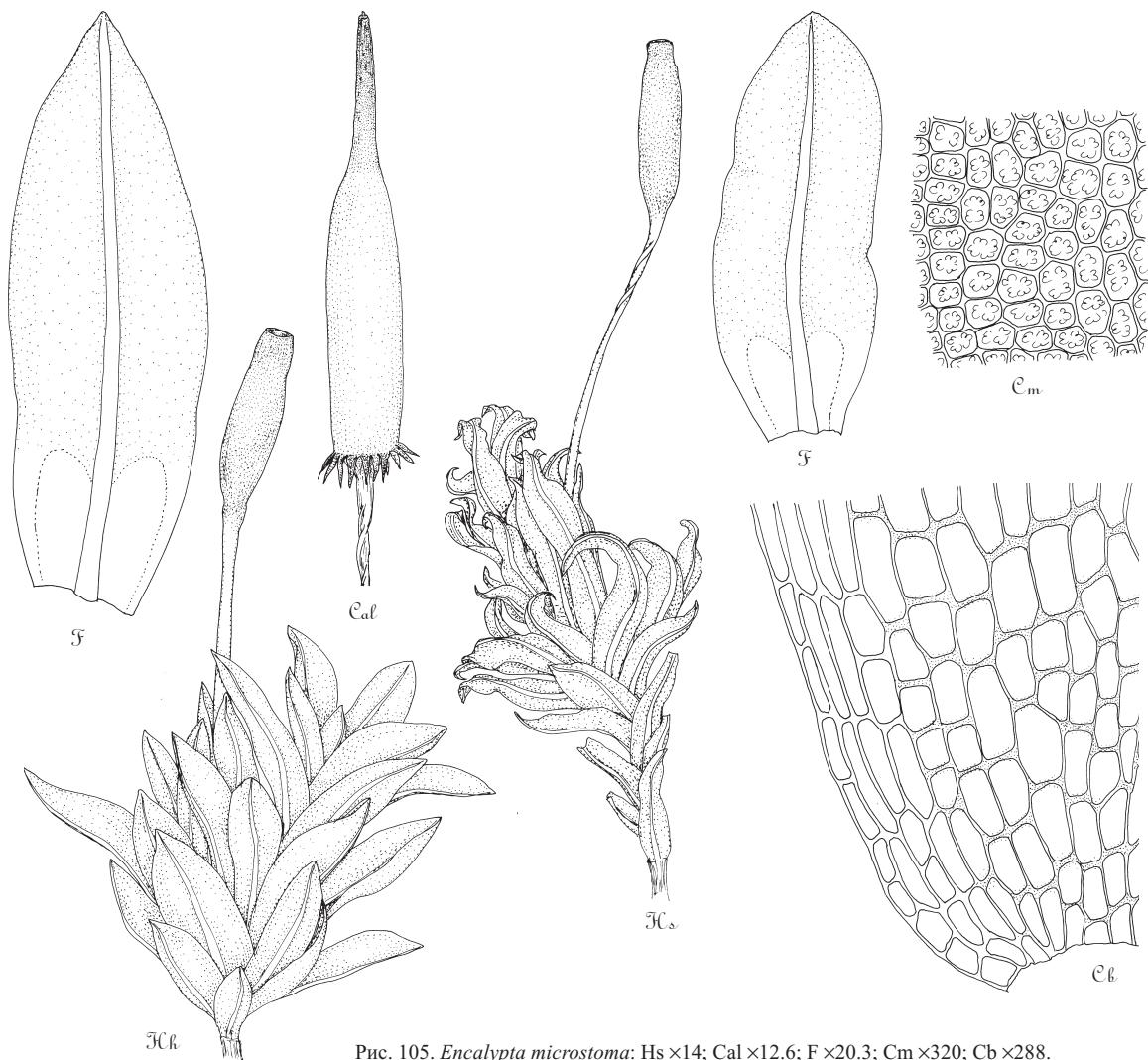


Рис. 105. *Encalypta microstoma*: Hs ×14; Cal ×12.6; F ×20.3; Cm ×320; Cb ×288.

видного кончика, с дорсальной стороны резко отграничена от пластинки, гладкая, реже с редкими папиллами; клетки пластинки в верхней части 12–16 μm , в основании близ жилки прямоугольные, 32–95×13–30 μm , с оранжевыми попоперечными стенками; по краю основания образуют ясную 4–7-рядную желтоватую кайму. Однодомный. Перихециальные листья не дифференцированные. Ножка 0.4–1.2 см, у молодых коробочек очень светлая, полупрозрачная, позже желтая, коричневатая, изредка у основания коробочки красноватая. Коробочка 1.6–3.6 мм дл., цилиндрическая или веретеновидная, золотистая, позже бурая, гладкая, резко суженная в нижней части, часто сужена к устью и перетянутая под ним. Крышечка резко суженная в клювик. Колечко не отпадающее. Перистом простой, образован 16

сегментами эндостома, имеющими вид зубцов, узко треугольных, оранжевых, длительно сохраняющихся, слабо папиллезных, внизу иногда косо штриховатых. Споры 28–40 μm , гетерополярные, со звездчатым рисунком на дистальном полюсе, образованным радиально расходящимися от б. м. выраженного кольцевого гребня пятью ребрами. Колпачок цилиндрический, золотистый, б. м. прозрачный, с резко дифференцированным носиком, по нижнему краю с правильными треугольными темно-желтыми бахромками.

Протолог приводит распространение вида “по всей Европе”. Вид имеет в целом сравнительно южное распространение, встречается во многих районах Голарктики, а также известен в горах тропических и субтропических районов Африки, Южной Америки, Новой Гвинеи, Гавайских островов, Австралии, Новой Зе-

ландии. На территории России довольно обычен на Кавказе и в южной Сибири, изредка встречается в других горных районах и на равнинных территориях, к северу становится реже и в Арктике известен по единичным местонахождениям. Растет на мелкоземе или почве в тенистых расщелинах скал основного или ультраосновного состава, а также на известняке, на каменистых склонах, бетонных стенах и других искусственных субстратах.

Mu Krl Ar Ne? ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv

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

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

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

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

Uhm YN HM Krn **Tas Ev Yol Yyi** Yko Mg Kkn

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

Al **Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk**

Am Khm Khs Evt **Prm Sah Kur**

Encalypta ciliata отличается от большинства видов рода желтой окраской ножек, развитым перистомом, звездчатым рисунком дистальной поверхности спор, бахромчатым нижним краем колпачка, отвороченными краями листа. От распространенных видов рода ее также легко можно отличить по желтовато- или голубовато-зеленому до буроватого общему тону окраски растений, практически лишенной красных тонов, коричневой веретеновидной коробочке, темным, правильно треугольным бахромкам в основании колпачка. Отличия *E. ciliata* от *E. microstoma* и *E. sibirica* рассмотрены в комментариях к этим видам.

11. Encalypta microstoma Bals.-Criv. & De Not., Mem. Reale Accad. Sci. Torino 40: 342. 1838. — *E. ciliata* subsp. *microstoma* (Bals.-Criv. & De Not.) Kindb., Eur. N. Amer. Bryin. 2: 297. 1897. — **Энкалипта мелкоустыевая**. Рис. 105.

Растения среднего размера голубовато-зеленые, ниже буроватые в рыхлых дерновинках. Стебель 0.6–1 см дл., без центрального пучка. Листья сухие согнутые, слегка извилистые, 2.4–4×0.8–1.4 мм, яйцевидные, языковидные до обратнояйцевидных, на верхушке закругленные, реже тупые; жилка оканчивается в верхушке листа или несколько ниже, с дорсальной стороны резко отграниченная, золотистая, позже бурая, с редкими папиллами в верхней части; край плоский; клетки в верхней части 12–16 μm , в основании прямоугольные, 20–62×12–20 μm , с темно-оранжевыми поперечными стенками; по краю основания образуют ясную 3–6-рядную желтоватую кайму. Однодомный, спорофиты часто. Перихециальные листья сходны со стеблевыми. Ножка 0.4–0.6 см, желтая, позже коричневатая. Коробочка 1.8–2.2 мм дл., веретеновидная, золотистая, позже бурая, гладкая, б. м. постепенно суженная к ножке и ус-

тью. Крышечка резко суженная в клювик. Колечко не отпадающее. Перистом отсутствует. Споры 32–38 μm , гетерополярные, со звездчатым рисунком, образованным радиально расходящимися бороздами на проксимальном полюсе и мелко ячеистые на дистальном полюсе. Колпачок цилиндрический, темно-золотистый, б. м. постепенно суживающийся к слабо ограниченному коническому, слегка согнутому носику, по нижнему краю с правильными треугольными темно каштановыми бахромками.

Encalypta microstoma — горный, преимущественно европейский вид, описан из швейцарских Альп. Встречается также в Пиренеях, Татрах, Норвегии, Болгарии и на Кавказе. В России вид известен из гумидных высокогорий Кавказа, большинство образцов собрано в Карачаево-Черкессии (в Тебердинском заповеднике), где вид, судя по всему, нередок. Образец с Камчатки, на основании которого вид приводится для этого района (Чернядьева, 2012), представляет собой нетипичный морфотип *E. ciliata*, описанный Д. Хортон (Horton, 1983) и распространенный в горах запада Северной Америки. Вид растет на почве в расщелинах скал и в каменистых тундрах выше границы леса.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv

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

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

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

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

Uhm YN HM Krn **Tas Ev Yol Yyi** Yko Mg Kkn

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

Al **Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk**

Am Khm Khs Evt **Prm Sah Kur**

Encalypta microstoma похожа на *E. ciliata* желтой ножкой, темной, обычно коричневой коробочкой, фестончатым нижним краем колпачка, гетерополярными спорами, но отличается от нее отсутствием перистома (хорошо развит у *E. ciliata*), тупыми листьями с жилкой, оканчивающейся ниже верхушки листа или в ней (у *E. ciliata* обычно выступает в виде желтоватого острия или волосковидного кончика, по крайней мере в верхних листьях), основанием коробочки, б. м. постепенно суженным к ножке (у *E. ciliata* этот переход более резкий), плоскими краями листа (обычно узко отворочены в средней и верхней части у *E. ciliata*), более темной окраской колпачка с менее резко дифференцированным носиком и отсутствием явного рисунка на дистальном полюсе спор.

12. Encalypta rhaftocarpa Schwägr., Sp. Musc. Frond., Suppl. 1(1): 56. pl. 16. 1811. — **Энкалипта полосатоплодная**. Рис. 92В, D, 93I-J, 94Н-L, 106.

Растения ярко-зеленые на верхушке, коричневатые в основании. Стебель 0.5–2.5 см дл., с б. м. дифференцированным центральным пучком.

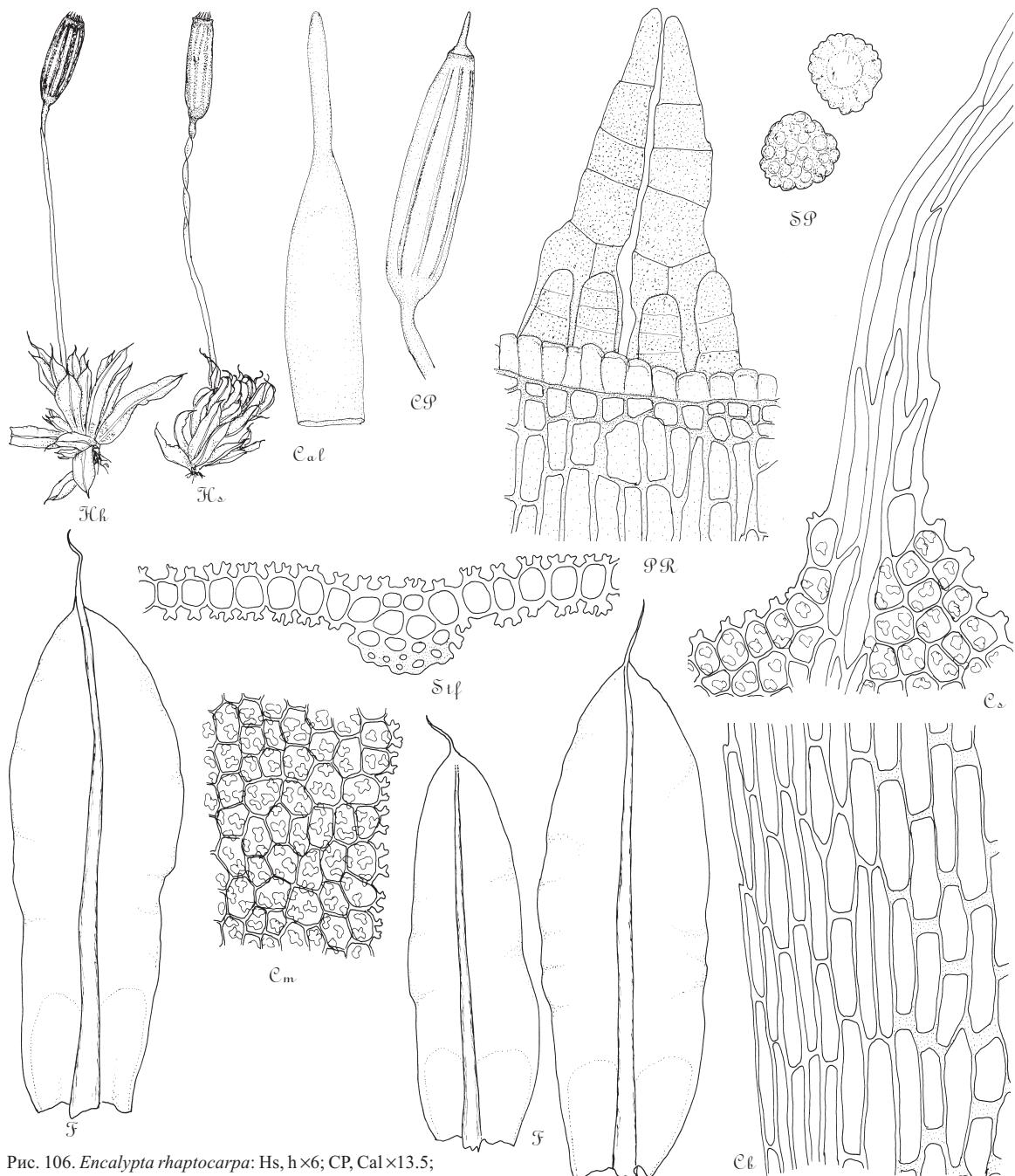


Рис. 106. *Encalypta rhaftocarpa*: Hs, h×6; CP, Cal×13.5; F×23; PR×285; Stf×317; Cs, m, b×317.

Листья сухие согнутые, слегка извилистые, 2.0–3.5×0.6–1.2 мм, удлиненно языковидные до шпателевидных, на верхушке широко и туповато заостренные; жилка выступает в виде желтоватого или буро-ватого острия или желтоватого волосковидного кончика, реже оканчивается ниже верхушки листа, с дорсальной стороны слабо отграничена, в верхней части папиллозная; край плоский; клетки в верхней

части листа 12–16 μm , в основании прямоугольные, гладкие, 28–68×14–20 μm , с оранжевыми до темно красных поперечными стенками; по краю основания образуют резко ограниченную 3–6-рядную оранжевую кайму. Однодомный. Перихециальные листья с длинно выбегающей жилкой. Ножка 0.6–1.2 см, красная. Коробочка 1.8–3 мм дл., цилиндрическая, молодая зеленая с оранжевыми или красными

продольными ребрами, позже продольно бороздчатая с отчетливыми оранжевыми или красными продольными ребрами и красным кольцом вокруг устья, в открытом состоянии обычно суженная в средней части. Крышечка резко суженная в клювик. Колечко не отпадающее. Перистом образован 16 сегментами, имеющими вид зубцов, узко треугольных, оранжевых до темно-красных, длительно сохраняющихся, слабо папиллозных; экзостом обычно присутствует в виде б. м. высокихrudиментов, приросших к нижним частям сегментов. Споры (25–)32–46(–50) μm , гетерополярные, с крупными, густо сидящими, округлыми папиллами на дистальном полюсе, хорошо заметными в световой микроскоп и маскирующими радиально расходящиеся борозды на проксимальном полюсе. Колпачок золотистый, в основании беловатый, б. м. блестящий, непрозрачный, по нижнему краю ровный или слегка волнистый.

Вид описан из австрийских Альп. Считается наиболее распространенным видом рода, имеющим биполярный ареал; отмечен на всех континентах и многих островах, включая Океанию. Вместе с тем, до недавнего времени в этот вид включали *E. pilifera* и *E. trachymitria*, так что часть указаний может относиться к этим таксонам. В России вид встречается практически на всех б. м. исследованных архипелагах Северного Ледовитого океана, по всей материковой Арктике и Субарктике, в горных районах boreальной зоны, по единичной находке известен на Кавказе, проникает на юг до Южного Урала, Алтая, Восточного Саяна, хребта Кодар (Забайкалье) и Сахалина (Fedosov, 2012). Следует иметь в виду, что ранее вид понимался шире и указывался как более обычный на Кавказе, откуда, однако, большая часть коллекций была переопределена как *E. pilifera* и *E. trachymitria*. *Encalypta rhaftocarpa* поселяется на выходах известняковых горных пород разного состава и генезиса, от известняков и доломитов до лав основного состава, в каменистых тундрах, на сухих каменистых склонах, в криофильных степных группировках.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sy

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

Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

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

Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

Sve Krg Tyu Om Nis 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 Sal Kur

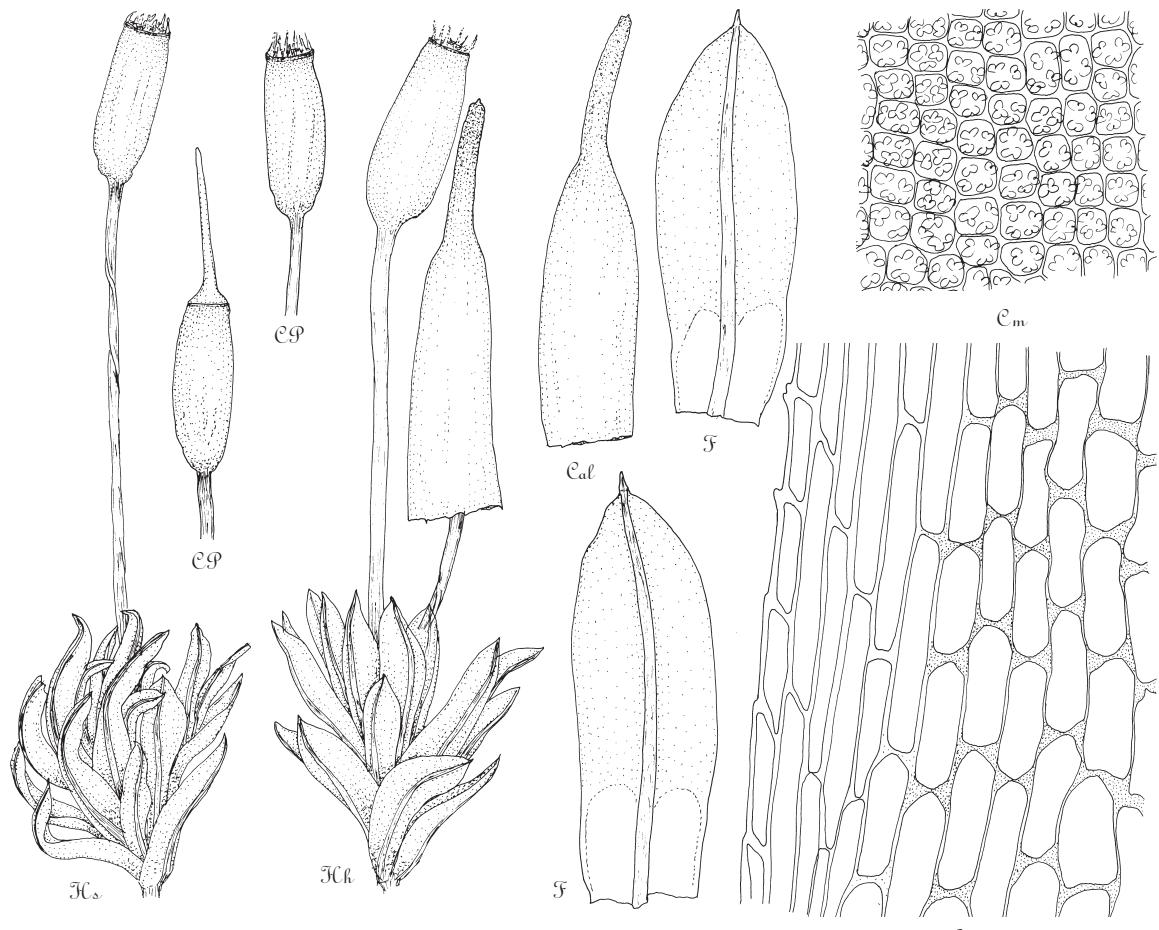
Encalypta rhaftocarpa отличается от других видов рода сочетанием коробочки с оранжевыми до темно-красных продольными ребрами и развитым перистомом с заметнымиrudиментами экзостома. Дополнительными признаками могут служить резко дифференцированная окрашенная кайма в основании листа, колпачок

с ровным нижним краем и гетерополярные споры с крупными папиллами на дистальном полюсе. Отличия *E. rhaftocarpa* от *E. trachymitria*, *E. pilifera* рассмотрены в комментариях к этим видам.

13. ***Encalypta trachymitria* Ripart, Rev. Bryol. 4: 51. 1877. — *E. rhaftocarpa* var. *leptodon* Lindb., Öfvers. Förh. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. 23: 551. 1867 — *E. rhabdocarpa* var. *arctica* I. Hagen, Tromsø Mus. Aarsh. 21–22: 95. 1899 — *E. rhabdocarpa* var. *trachymitria* (Ripart) Wijk & Margad., Taxon 9: 50. 1960. — Энкалипта шероховатоколпачковая. Рис. 92E–F, 107.**

Растения вверху ярко-зеленые, внизу коричневатые. Стебель до 2 см дл., с дифференцированным центральным пучком, в основании умеренно войлочный. Листья сухие согнутые, неправильно закрученные, 1.2–3.2×0.4–1 мм, узко яйцевидные до ланцетных или шпателевидных, закругленные, тупые или коротко заостренные на верхушке; жилка выбегает из верхушки листа коротким острием, реже б. м. длинным волосковидным кончиком, оканчивается в верхушке листа или ниже ее, с дорсальной стороны обычно явно отграниченнная, гладкая в нижней части листа, иногда с редкими папиллами в верхней; край плоский; клетки верхней части 10–16 μm , в основании 30–75×14–23 μm , с оранжевыми поперечными стенками; по краю основания образуют ясную 3–6-рядную желтоватую кайму. Однодомный. Перихеиальные листья яйцевидные. Ножка 0.4–0.8 мм, красная. Коробочка 1.5–2.1 мм дл., цилиндрическая, слегка суженная к устью, золотистая с красным колечком вокруг устья, слегка продольно складчатая до почти гладкой, в зрелом состоянии обычно с желтыми или бледно-оранжевыми продольными полосками. Колечко не отпадающее. Перистом представлен 16 рано отпадающими, часто б. м. смятыми, белыми или светло-оранжевыми густо папиллозными сегментами, без или с присущими лишь фрагментарно очень низкимиrudиментами экзостома. Споры 30–40 μm , гетерополярные, с крупными округлыми папиллами на дистальном полюсе, маскирующими рисунок из радиально расходящихся гребней на проксимальном. Колпачок золотистый, в основании беловатый, б. м. блестящий, непрозрачный, по нижнему краю ровный или слегка волнистый.

Вид описан из Франции. Имеет широкое распространение от Арктики до горных районов юга Голарктики, но во многих регионах произрастание вида точно не установлено, так как он долгое время рассматривался как синоним или разновидность *E. rhaftocarpa*.

Рис. 107. *Encalypta trachymitria*: Hs, h ×14; CP, Cal ×14; F ×22.5; Cm, b ×320.

Отличия этих видов были подробно описаны Могенсеном (Mogensen, 2001), который нашел, что этот вид отличается вполне развитым перистомом, но без характерной для *E. rhaftocarpa* орнаментации и почти безrudиментов экзостома. Последние реконструкции филогении секции *Rhabdotheca* показывают, что *E. trachymitria*, хотя и близка к *E. rhaftocarpa*, но выделяется из нее по молекулярным данным и устойчивому сочетанию признаков спорофита. В России *E. trachymitria* встречается в Арктике, средней полосе европейской России, на Кавказе, Северном и Южном Урале, южной Сибири, на Камчатке, Командорских островах, в Амурской области (Fedosov, 2012). Занимает те же микроместообитания, что и *E. rhaftocarpa*.

Mu Krl Ar Ne **ZFINZ** Km **Kmu** Ura

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

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

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

Uhm YN HM Krm **Tas** Ev Yol **Yyi** Yko **Mg** Kkn

Sve Krg Tyu Om **Nys** 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 похож на *E. rhaftocarpa*, но коробочка *E. trachymitria* имеет слабые продольные полоски, желтоватые или золотистые до светло-оранжевых, или однотонная, после рассеивания спор неясно продольно морщинистая, реже неясно ребристая (продольно ребристая с оранжево-красными ребрами у *E. rhaftocarpa*). Эти виды отличаются также строением перистома. У *E. rhaftocarpa* он мощный, долговечный, состоящий из узких развитых зубцов оранжевого цвета, сrudиментами экзостома, тогда как у *E. trachymitria* перистом недоразвитый, обычно белый, рано опадающий, состоящий из зубцов неправильной и непостоянной формы, почти или совсем лишенныйrudиментов экзостома (Рис. 92). Образцы без перистома, но с неровной поверхностью устья коробочки и со слабыми продольными полосками на поверхности коробочки, вероятно, следует также относить к этому виду. В большинстве случаев внимание изучение большого количества коробочек позволяет выявить белые остатки недоразвитого перистома.

14. *Encalypta spathulata* Müll. Hal., Syn. Musc. Frond. 1: 519. 1849. — *E. rhaftocarpa* var. *spathulata* (Müll. Hal.) Husn., Muscol. Gall. 198. 1887. — Энкалипта шпатлевидная. Рис. 108.

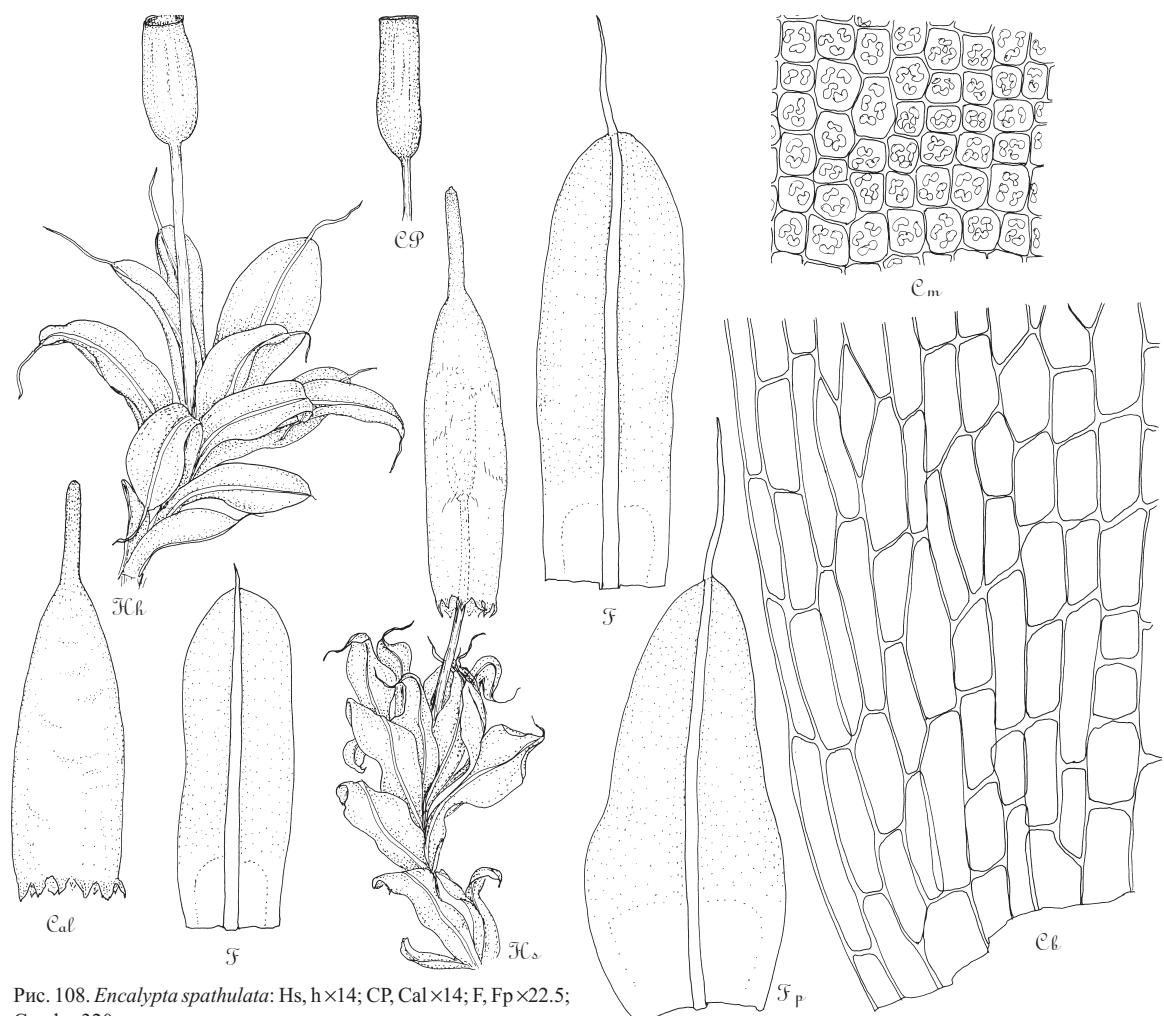


Рис. 108. *Encalypta spathulata*: Hs, h×14; CP, Cal×14; F, Fp×22.5; Cm, b×320.

Растения вверху сизовато-зеленые, внизу бурые. Стебель до 1.5 см дл., с б. м. дифференцированным центральным пучком. Листья сухие согнутые, неправильно закрученные, 1.5–3.5×0.5–1 мм, узко яйцевидные, узко языковидные до шпательвидных, на верхушке тупые или закругленные; края листа плоские, часто поперечно волнистые; жилка выбегает из верхушки листа б. м. длинным волосковидным кончиком, реже оканчивается в верхушке листа или ниже нее, с дорсальной стороны ясно ограничена, желтоватая, позже коричневатая, гладкая в нижней части листа, с редкими папиллами в верхней; клетки верхней части листа 10–19 μm , в основании 30–75×14–23 μm , с желтыми или оранжевыми поперечными стенками; по краю основания образуют ясную 3–5-рядную желтоватую кайму. Однодомный. Перихециальные листья яйцевидные. Ножка 0.3–0.7 см, красная. Коробочка 1.5–2.1 мм дл., цилиндрическая, слегка суженная к

устью, золотистая, с красным колечком вокруг устья, гладкая или слегка продольно складчатая, с неясными и нерегулярными тонкими красноватыми продольными ребрами. Крышечка с резко ограниченным носиком. Колечко не отпадающее. Перистом отсутствует. Споры 30–35 μm , гетерополярные, с крупными округлыми папиллами на дистальном полюсе, маскирующими рисунок из радиально расходящихся гребней на проксимальном. Колпачок б. м. цилиндрический, наиболее широкий близ середины, очень нежный, б. м. отчетливо поперечно волнистый, светло-золотистый, полупрозрачный, б. м. резко суженный к слегка изогнутому носику, по нижнему краю бахромчатый или надорванный и с треугольными лопастями.

Описан из Испании. Редкий горный вид с распространением в западных секторах как Евразии, так и Северной Америки. В Европе встречается спорадически в Скандинавии и в горах Центральной Европы,

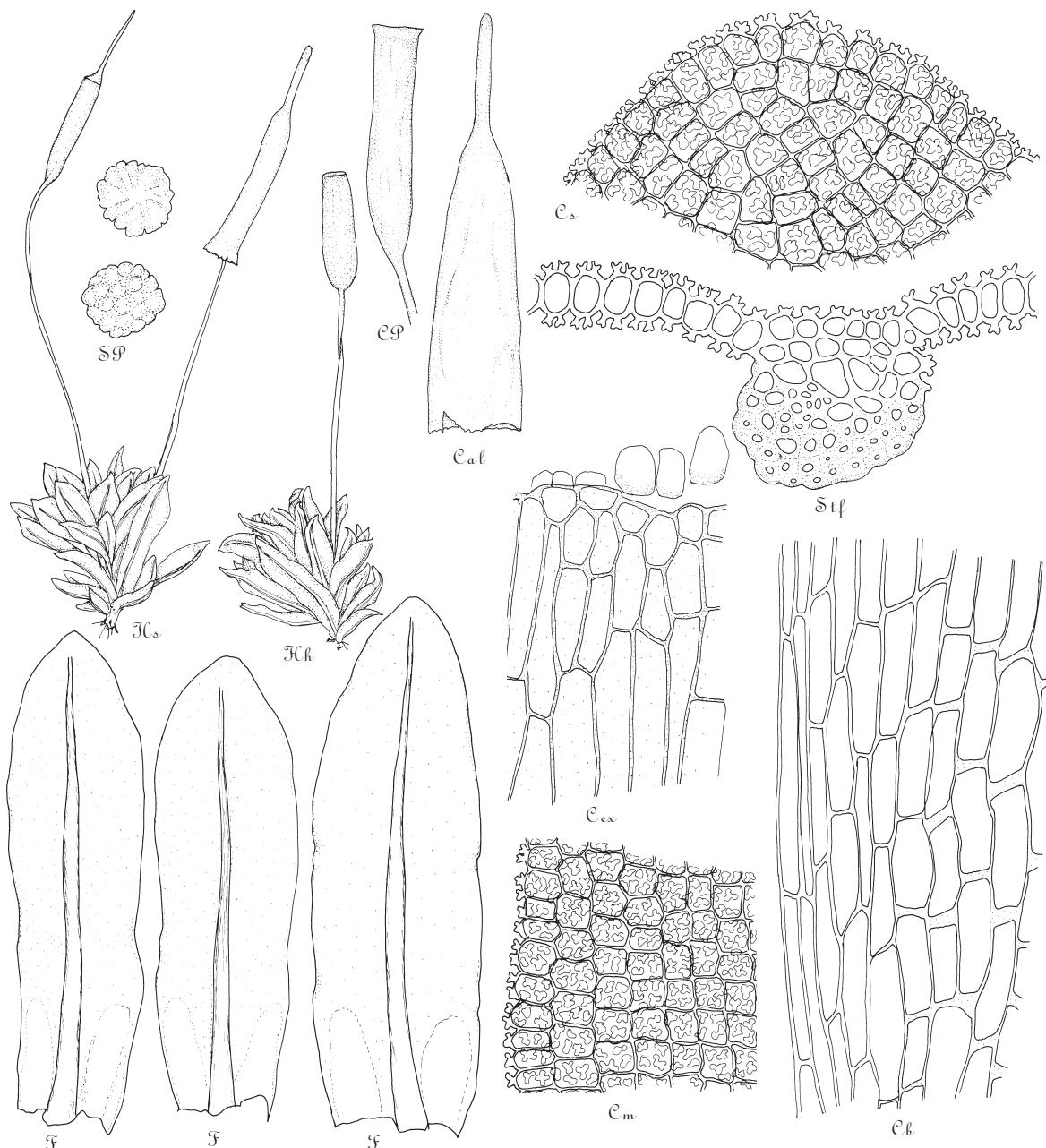


Рис. 109. *Encalypta vulgaris*: Hs, h ×6; CP, Cal ×13.5; F ×23; C ex ×285; Sf ×317; Cs, m, b ×317.

в Северной Америке – в Скалистых горах. В России вид известен по единичным находкам в Карелии, Псковской области, Дагестане и Челябинской области (Fedosov, 2012), указывался также для Западного Кавказа. Характерными местообитаниями вида являются выходы горных пород карбонатного состава.

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

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

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

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

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

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

Uhm YN HM 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 отличим от остальных представителей рода по комбинации гетерополярных спор, продольно полосчатой коробочки без перистома и очень тонкого, прозрачного, поперечно волнистого, не блестящего колпачка с фестончатым краем. Особенности колпачка наиболее важны при определении вида. Хортон (Horton,

1983) отмечает, что ряд североамериканских популяций этого вида могут иметь гладкий колпачок с ровным краем. Образцы с такими признаками имеются и с территории России, однако, на наш взгляд, они не отличаются от *E. pilifera*.

15. Encalypta vulgaris Hedw., Sp. Musc. Frond. 60. 1801. — *E. vulgaris* var. *apiculata* Wahlenb., Fl. Lapp. 311. 1812. — *E. extinctoria* Sw. ex Lindb. Öfvers. Förh. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. 20: 296. 1863. — **Энкалипта обыкновенная**. Рис. 109.

Растения в верхней части бледно зеленые, часто сизоватые, беловатые, голубоватые, желтоватые или более темные, в нижней части буроватые, умеренно или сильно войлочные. *Стебель* 0.5–3 см дл. с дифференцированным центральным пучком. *Листья* 2.0–3.6×0.6–1.1 мм, сухие согнутые, слегка извилистые, продолговато-языковидные до шпателевидных, на верхушке закругленные или широко и туповато заостренные, в верхней части б. м. сильно килеватые; *жилка* мощная, с дорсальной стороны резко ограниченная от пластинки, золотистая или темно-красная, оканчивается ниже верхушки листа, много реже в ней; край плоский; клетки верхней части 10–15(–16) μm , в основании 30–65(–70)×10–20 μm , с оранжевыми поперечными стенками; по краю основания образуют ясную 4–7-рядную желтоватую кайму. *Однодомный*. *Перихеиальные листья* не отличаются от стеблевых, реже с жилкой, оканчивающейся в верхушке листа или выступающей в виде короткого острия (var. *apiculata* Wahlenb.). *Ножка* 0.4–0.8 см. *Коробочка* 2–3.5 мм дл., цилиндрическая, гладкая или после рассеивания спор неправильно продольно морщинистая, однотонная, беловатая, золотистая или буроватая. *Крышечка* резко суженная в кловик. *Колечко* не отпадающее. *Перистом* отсутствует. *Споры* 22–35 μm , гетерополярные, с крупными округлыми папиллами на дистальном полюсе, маскирующими звездчатый рисунок из радиально расходящихся гребней на проксимальном полюсе. *Колпачок* беловатый или сероватый, реже золотистый, со сравнительно длинным носиком, по нижнему краю ровный или слегка волнистый.

Протолог Гедвига указывает на широкое распространение вида на глинистых стенах, без указания какого-либо региона; место жительства и работы Гедвига в Швейцарии и Германии можно использовать как косвенное свидетельство о происхождении типа из Центральной Европы. Вид с широким распространением в Европе и с не вполне ясным в Азии и Америке из-за наличия переходных форм к *E. pilifera*. Также приводился для Австралии и большинства районов

Африки. На территории европейской России это самый частый вид рода, б. м. обычный в степной зоне и проникающий на север до Ленинградской и Архангельской областей, но большинство указаний к северу от аридной зоны относятся к *E. trachymitria*. Также *E. vulgaris* нередка на Среднем и Южном Урале. В Азиатской России вид известен по единичным местонахождениям в наиболее засушливых регионах Алтая, Восточной Сибири и Якутии. Растет на выходах мела, на покрытых мелкоземом известняковых и доломитовых скалах, на почве (обычно богатой карбонатами) на склоновых обнажениях.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ **Km Kmu Ura**
 Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv
Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko VI Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da
 YG Tan SZ NI Ynw Ykh Yne VI Chw Chc Chs **Chb**
 Uhm YN HM Krn **Tas** Ev Yol **Yyi** Yko Mg Kkn
 Sve Krg **Tyu** Om **Nvs To** Krm Irr 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 большинстве случаев вид можно достаточно уверенно отличить по сочетанию закругленных или тупых на верхушке килеватых листьев без выступающего остроконечия или волосковидного кончика с очень мощной, резко ограниченной, золотистой до темно-красной жилкой, гладкой однотонной золотистой коробочки и отсутствия перистома. В некоторых случаях (преимущественно образцы с Южного Урала и Алтая) встречаются растения, верхние листья которых могут иметь выступающую жилку, а коробочки – слабо выраженные продольные полосы. Если признаки перистома не позволяют отнести такие образцы к *E. trachymitria*, их определение оказывается затруднительным.

16. Encalypta pilifera Funck, Deutschl. Fl., Abt. II, Cryptog. 17: [7] ic??. 1819. — *E. vulgaris* var. *pilifera* (Funck) Huebener Muscol. Germ. 99. 1833. — *E. intermedia* Jur., Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 20: 595. 1870. — *E. rhaftocarpa* var. *nuda* I.Hagen, Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim) 1910(1): 74. 1910. — **Энкалипта волосконосная**. Рис. 93K–L, 110.

Растения ярко зеленые или желтовато зеленые, в нижней части буроватые, войлочные. *Стебель* 0.3–1.5 см дл. со слабо дифференцированным центральным пучком. *Листья* (1.6–)1.8–2.2(–2.4) ×0.5–0.9 мм, сухие согнутые, яйцевидно-ланцетные до языковидных в нижней части стебля, яйцевидные, яйцевидно-ланцетные до обратнояйцевидных в верхней части, вогнутые или слегка килеватые, на верхушке тупые или коротко заостренные; край плоский; *жилка* выступает в виде короткого желтоватого острия или волосковидного

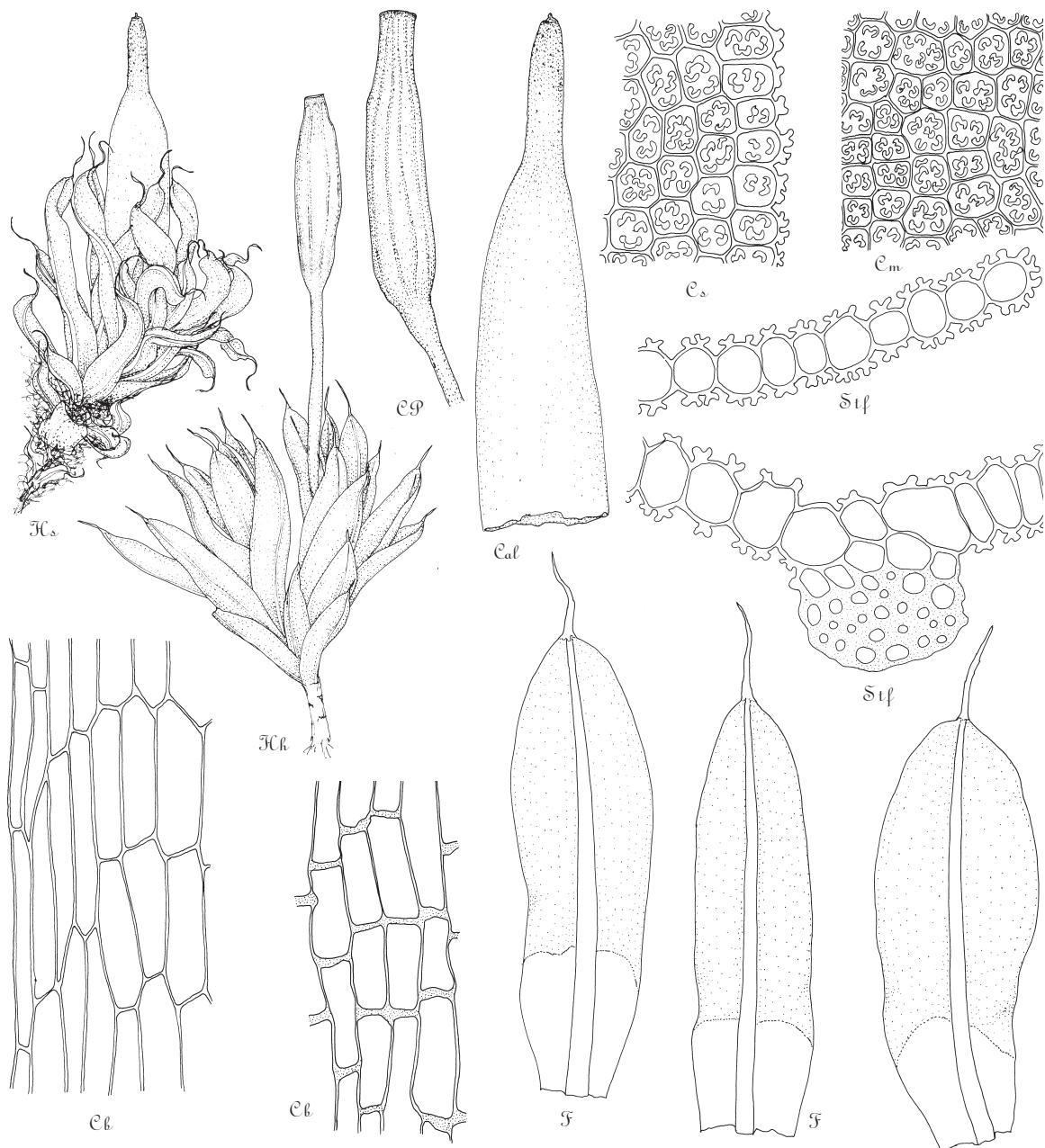


Рис. 110. *Encalypta pilifera*: Hs, h ×14; CP, Cal ×22.5; F ×28.8; Stf ×288; Cs, m, b ×320.

кончика, реже, в нижних листьях, оканчивается в верхушке или ниже нее, на дорсальной стороне б.м. ясно дифференцирована, гладкая, у молодых листьев зеленая, позже золотистая до темно-красной, в верхней части иногда рассеяно папиллизная; клетки верхней части 10–15(–18) μm , в основании (28–)33–48(–52)×12–20 μm , с желтыми или оранжевыми поперечными стенками; по краю основания образуют ясную 3–5-рядную желтоватую кайму. Однодомный. Ножка 0.2–0.7 см. Коро-

бочка цилиндрическая или веретеновидная, 1.5–2.5(–3.2) мм, ребристая, в зрелом состоянии продольно бороздчатая, с б. м. мощными оранжевыми или красными продольными ребрами и красным колечком вокруг устья. Крышечка резко суженная в клювик. Колечко не отпадающее. Перистом отсутствует илиrudimentарный, отпадающий вместе с крышечкой, на открытых коробочках почти всегда отсутствует, в единичных случаях сохраняются его отдельные гиалиновые фрагменты.

Споры (26–)30–36(–40) μm , гетерополярные, с крупными округлыми папиллами на дистальном полюсе, маскирующими рисунок из радиально расходящихся гребней на проксимальном. *Колпачок* 3–5 мм, беловатый или светло-золотистый, гладкий или мелкобугорчатый, с ровным краем, со сравнительно коротким носиком.

Описан из Германии. Распространение вида известно недостаточно, поскольку до последнего времени он рассматривался в качестве синонима *E. rhaftocarpa*, *E. vulgaris*, *E. spathulata* или *E. trachymitria*. В то же время, Д.Г. Хортон (Horton, 1983) приводила отдельно распространение *E. intermedia*, которую мы считаем синонимом *E. pilifera*. Эти данные дают представление об общем распространении *E. pilifera*, которая таким образом, известна из Южной, Центральной и Восточной Европы, засушливых районов Азии, Северной Африки, из Северной Америки от Калифорнии до юга Аляски, а также из Гренландии. Весьма вероятно, что распространение *E. pilifera* еще шире. В России вид распространен в Субарктике, горных и засушливых регионах Арктики, обычен на Кавказе, Южном и Среднем Урале, в Забайкалье. В засушливых регионах Южной Сибири это самый массовый вид, но к северу он постепенно сменяется *E. rhaftocarpa* и в Арктику проникает только в наиболее засушливых районах (Таймыр, Якутия, Чукотка, о-в Врангеля). На Камчатке также встречается в районах с наиболее континентальным климатом.

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

От других видов рода *E. pilifera* отличается следующей комбинацией признаков: жилка, выбегающая в виде острия или волосковидного кончика; ребристая коробочка; ровный край колпачка; отсутствие перистома. От *E. rhaftocarpa* вид также отличается светло окрашенными, желтоватыми или светло-оранжевыми утолщениями поперечных клеточных стенок основания листа (у *E. rhaftocarpa* они темно-оранжевые или красные), а также менее резко ограниченной каймой в основании листа. *Encalypta pilifera* и *E. vulgaris* в большинстве случаев легко отличимы по верхушке листа (закругленная до коротко заостренной у *E. vulgaris*, оканчивается желтоватым острием или волосковидным кончиком у *E. pilifera*) и коробочке (светлая и гладкая у *E. vulgaris*, более темная, продольно красно-бороздчатая у *E. pilifera*), но в засушливых регионах иногда встречаются растения с промежуточными признаками между этими видами, возможно указывающими на имеющую место гибридизацию (см. комментарий к *E. vulgaris*).