

ПОРЯДОК FUNARIALES M. Fleisch.

В.Э. Федосов, Е.А. Игнатова

Растения мелкие до средних размеров, растущие отдельными побегами или в рыхлых дерновинках, у значительной части видов гаметофиты однолетние, светло- или желтовато-зеленые. *Стебель* прямостоячий, короткий, б. ч. простой или слабо ветвящийся, в основании расставленно облиственный, к верхушке более густо и скученно облиственный, причем верхние листья заметно крупнее; с центральным пучком, без гиалодермиса или, реже, с гиалодермисом (у рода *Afoninia*). *Листья* сухие б. м. скрученные, влажные от прямо до далеко отстоящих, б. ч. широко яйцевидные, коротко заостренные; край цельный или слабо пильчатый, зубцы б. м. тупые; иногда по краю листа имеется ясно или неясно дифференцированная кайма из более узких, иногда желтовато окрашенных клеток; *жилка* простая, тонкая, оканчивается немного ниже верхушки листа или в ней, реже достигает лишь середины листа (*Entosthodon*), со стереидным пучком; *пластинка листа* однослойная; клетки крупные, от изодиаметрических до продолговато-шестиугольных, тонкостенные, гладкие, в основании прямоугольные. *Вегетативное размножение* специализированными органами неизвестно. *Однородные*, реже *обоеполюе* или *несмешанно обоеполюе*. Андроеи, а иногда также и гинецеи с парафизами; парафизы нитевидные или булавовидные. Перихециальные листья не дифференцированные или слабо дифференцированные. *Коробочка* от поднятой на длинной ножке, согнутой и с перистомом до поднятой на короткой ножке, прямой и без перистомы и далее до сидячей и клейстокарпной; устьица в виде центральной щели в одной замыкающей клетке, преимущественно на шейке. *Крышечка* у большинства видов дифференцирована, плоская или низко коническая, часто с бородавочкой или коротким клювиком. *Колечко* из вздутых клеток с щелевидным просветом, отпадающее, или из мелких клеток, не отпадающее. *Перистом*, когда нормально развит (рис. 64), двойной; экзостом из 16 свободных зубцов, закрученных по низкой спирали, снаружи продольно или косо исчерченных (что часто маскируется густыми папиллами поверх низких продольных гребней, рис. 64Е), без выступающих дорсальных трабекул, но с мощно развитыми вентральными трабекулами; сегменты эндостома почти равны зубцам по длине или короче, без высту-

пающих трабекул; часто перистом редуцирован (рис. 65). *Споры* б. ч. крупные, со сложной ornamentацией, особенно в группах с редуцированным перистомом (см. рис. 66 и 67). *Колпачок* клубковидный, реже шапочковидный.

Порядок включает единственное семейство.

СЕМ. FUNARIACEAE Schwägr. — ФУНАРИЕВЫЕ

Семейство включает около 15 родов, с наибольшим разнообразием в аридных районах. При этом виды приспособлены к жизни в засушливом климате, главным образом, не за счет ксероморфного строения гаметофита, а благодаря эфемерной жизненной стратегии: быстрому прохождению жизненного цикла и способности в течение многих лет сохранять жизнеспособность спор. Большинство видов семейства имеет в той или иной степени редуцированный спорофит. Недавнее молекулярно-филогенетическое исследование представителей семейства выявило искусственность родовой системы, основанной на признаках спорофита, из-за множественных гомоплазий (Liu *et al.*, 2012). Было показано, что наиболее крупные рода семейства, *Physcomitrium* и *Entosthodon*, полифилетичны. Однако, поскольку иных морфологических концепций родов Funariaceae так и не было предложено, мы рассматриваем их в традиционном объеме. В России семейство Funariaceae представлено 6 родами.

1. Коробочка на очень короткой ножке, погружена в перихециальные листья, шаровидная, без дифференцированной крышечки, раскрывающаяся неправильным разрывом стенки 6. *Physcomitrella* [с. 173]
- Коробочка на ножке, превышающей ее длину, выступает из перихециальных листьев, с отделяющейся крышечкой 2
2. Колпачок и коробочка четырехгранные; колпачок полностью покрывающий коробочку, суживающийся под ней и долго не отпадающий; споры очень крупные, 45–60 μm, угловатые, гладкие; ножка до длины почти равна коробочке 1. *Pyramidula* [с. 139]
- Колпачок и коробочка без выраженных граней; колпачок б. м. рано отпадающий; споры 12–45 μm, если крупные, то явно папиллозные; ножка б. ч. заметно длиннее коробочки, реже почти равна ей (*Physcomitrium arenicola*) 3

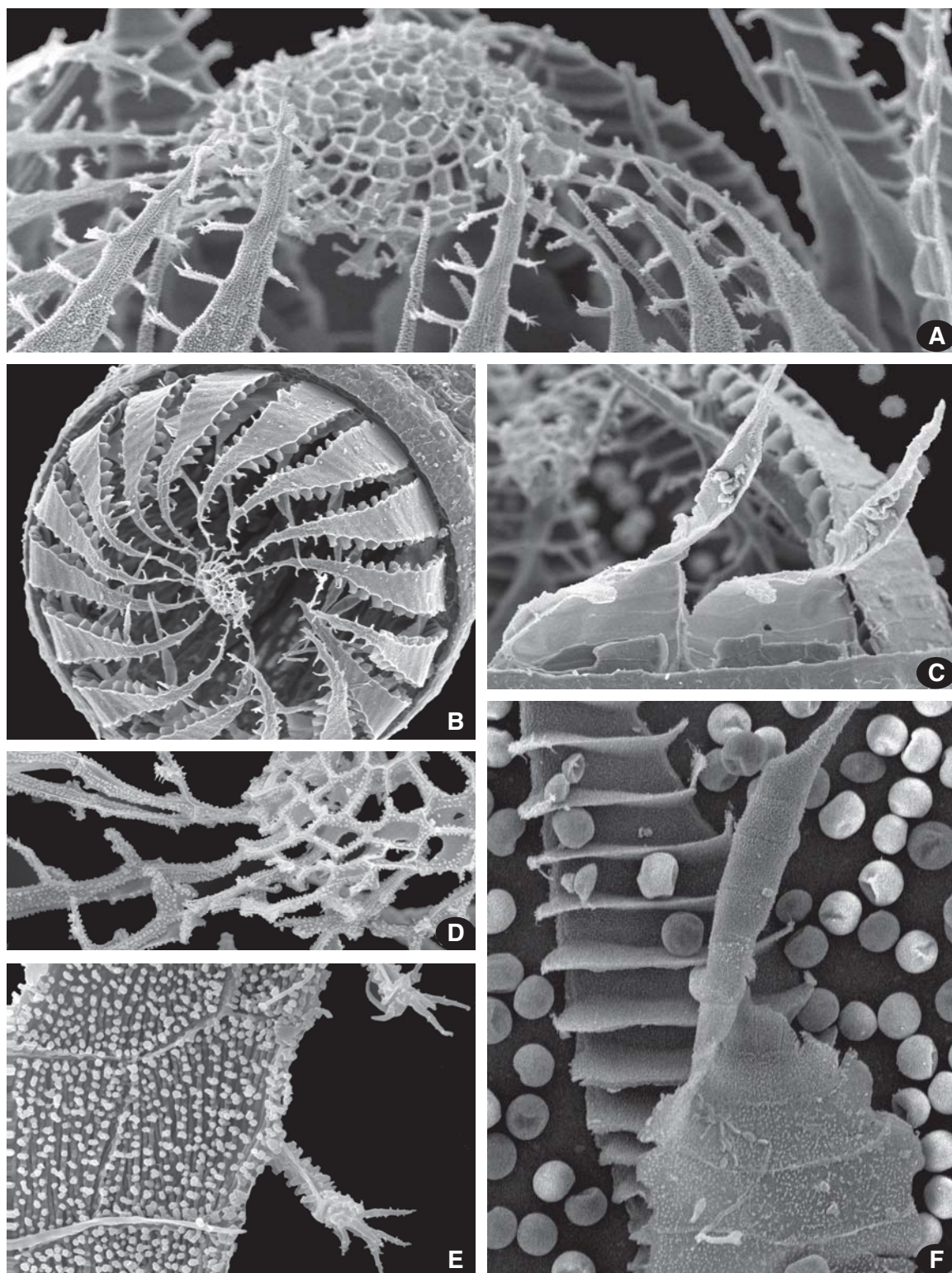


Рис. 64. Перистом *Funaria hygrometrica*: А, В – общий вид перистома, $\times 128$, $\times 25$; С – обломанные зубцы экзостома, позволяющие видеть их расположение, супротивное сегментам эндостома, $\times 150$; D – диск, образованный сросшимися верхушками зубов экзостома, $\times 440$; E – верхняя часть зубца экзостома снаружи с выступающими с боков вентральными трабекулами, $\times 1020$; F – зубец экзостома изнутри и приросший к нему в основании сегмент эндостома, $\times 250$.

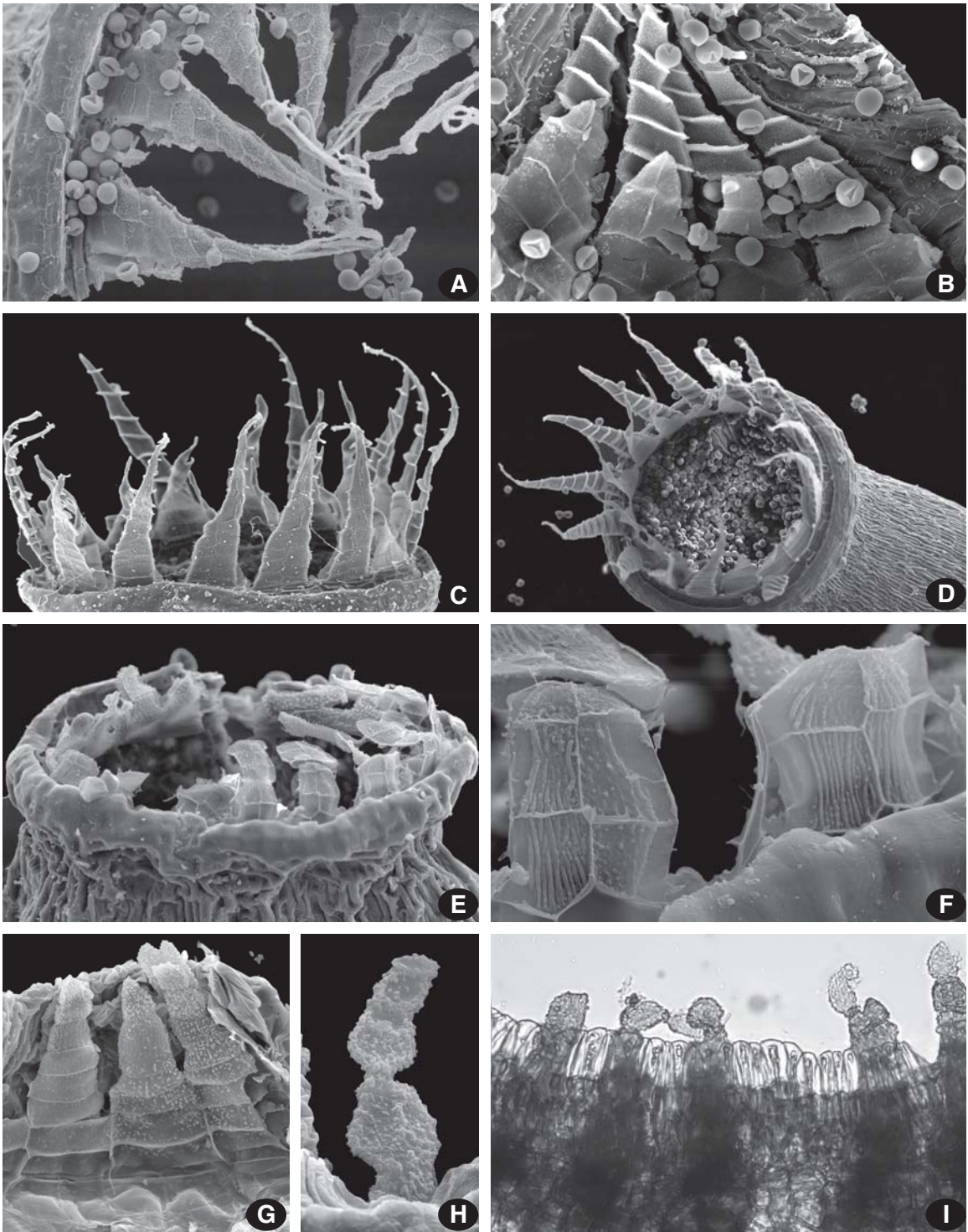


Рис. 65. Строение в разной степени редуцированных перистомов фунариевых: *Funaria aequidens* (A) – экзостом и эндостом равной длины, край зубцов цельный, $\times 170$; *F. polaris* (B) – перистом изнутри, эндостом короче экзостомы, $\times 245$; *Entosthodon pulchellus* (C) – эндостом короче экзостомы, $\times 78$; *E. muhlenbergii* (D) – эндостом короче экзостомы, $\times 58$; *E. dagestanicus* (E–F) – эндостом практически полностью редуцирован, экзостом в виде умеренно коротких зубцов неправильной формы, $\times 200$, $\times 900$; *Afoninia dahurica* (G) – эндостом практически полностью редуцирован, экзостом в виде коротких зубцов неправильной формы (G – вентральная поверхность, H–I – дорсальная поверхность), $\times 300$, $\times 700$, $\times 460$. I – фото в световом микроскопе, все остальные иллюстрации – СЭМ.

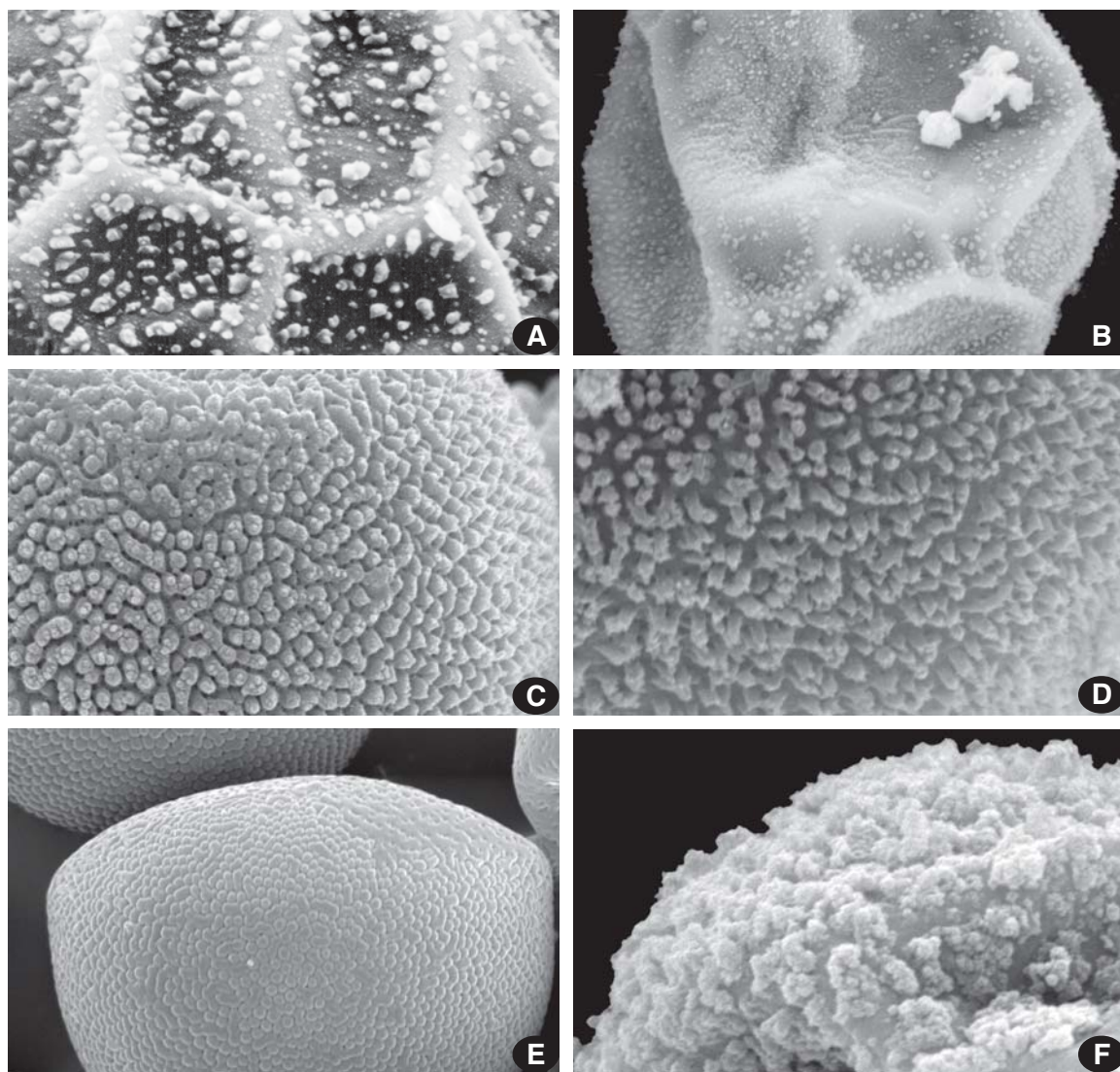


Рис. 66. Споры фунариевых мхов, иллюстрирующие разнообразие орнаментации их поверхности: А–В – *Pyramidula tetragona*, $\times 5400$, $\times 2300$; С – *Funaria hygrometrica*, $\times 4000$; D – *F. arctica*, $\times 6800$; E – *F. polaris*, $\times 4000$; F – *Afoninia dahurica*, $\times 5200$.

3. Колечко образовано крупными, вздутыми клетками с щелевидным просветом, отворачивается гирляндой 4
- Колечко образовано мелкими или более крупными клетками с широким просветом, не отпадает или отпадает небольшими фрагментами, но не отворачивается гирляндой 5
4. Коробочка наклоненная до поникающей, реже почти прямая, б. м. согнутая; зубцы экзостомы длинные и острые; элементы эндостомы также обычно развиты, равны по длине экзостому или вдвое его короче 2. *Funaria* [с. 140]
- Коробочка прямостоячая, прямая; перистом короткий, легко обламывающийся, образован прозрачным эндостомом и фрагментарно сохраняющимся и приросшим к нему в виде отдельных пластинок экзостомом 3. *Afoninia* [с. 148]
5. Коробочка наклоненная или прямостоячая, согнутая или прямая, от б. м. цилиндрической до обратно грушевидной; перистом от б. м. развитого до полностью редуцированного; у видов без перистомы клетки экзотеция узкие, в среднем 5:1, толстостенные 4. *Entosthodon* [с. 150]
- Коробочка прямостоячая, прямая, от цилиндрической и коротко обратно грушевидной до широко чашевидной; перистом отсутствует; клетки экзотеция от изодиаметрических до коротко прямоугольных, не длиннее 3:1, с относительно слабо утолщенными стенками 5. *Physcomitrium* [с. 164]

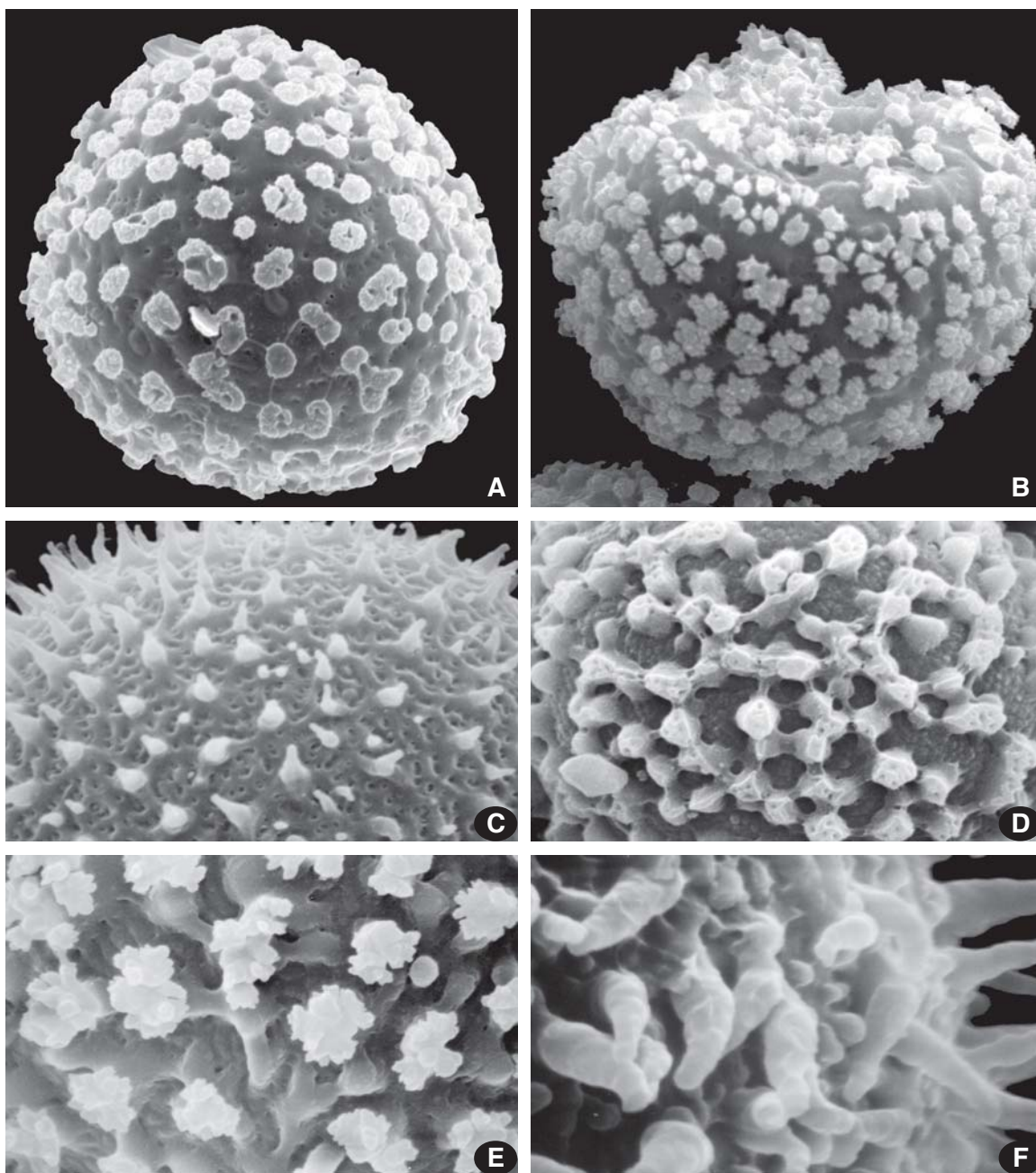


Рис. 67. Споры фунариевых, иллюстрирующие разнообразие орнаментации: А – *Entosthodon fascicularis*, $\times 2600$; В – *E. muehlenbergii*, $\times 3200$; С – *Physcomitrium sphaericum*, $\times 4000$; D – *P. arenicola*, $\times 4000$; E – *P. pyriforme*, $\times 7230$; F – *Physcomitrella patens*, $\times 10600$.

- ◆
- 1. Setae much shorter than capsules; capsules globose, cleistocarpous, opening irregularly and lacking an annulus and/or operculum 6. *Physcomitrella* [c. 173]
- Setae longer or equal to capsule lengths; capsules pyriform, cylindrical, or cupulate, stegocarpous, opening regularly, and having an annulus and/or operculum 2
- 2. Calyptrae and capsules indistinctly tetragonal in transverse section; calyptrae campanulate, covering entire capsule when mature, subpersistent; spores 45–60 μm , irregularly angular, almost smooth; setae more or less equal to capsules in length 1. *Pyramidula* [c. 139]
- Calyptrae and capsules round in transverse section; calyptrae cucullate or mitrate, not covering entire capsule when mature, falling early in cap-

- sule development; spores 12–45 μm , spherical, smooth or papillose; setae longer than capsules, rarely nearly equal in length (*Physcomitrium arenicola*)..... 3
3. Annuli revoluble with large inflated cells and slit-like lumina 4
- Annuli persistent or irregularly fragmenting, with small or moderately large cells and broad lumina 5
4. Capsules inclined to pendent, rarely almost erect to somewhat curved; exostome teeth well developed, long and acute, free standing; endostome equal to or 1/2 the exostome length 2. *Funaria* [c. 140]
- Capsules erect and cylindrical; exostome teeth short and fragmentary, adherent to endostome; endostome low, pellucid ... 3. *Afoninia* [c. 148]
5. Capsules inclined to erect, curved to straight, cylindrical to pyriform; peristome present or absent; eperistomate species with exothecial cells thick-walled, long, ca. 5:1 4. *Entosthodon* [c. 150]
- Capsules erect, straight, cylindrical or pyriform to cupulate; peristome absent; exothecial cells thin-walled, short, 1–3(–4):1 5. *Physcomitrium* [c. 164]

Род 1. *Pyramidula* Brid. — Пирамидула

Растения в небольших группах, светло-зеленые. *Стебель* короткий, простой или слабо ветвящийся. *Листья* сухие внутрь согнутые и извилистые, влажные почковидно сложенные или прямо отстоящие, обратнойцевидные, коротко оттянуто заостренные, вогнутые; край цельный; *жилка* оканчивается в узкой верхушке листа или ниже ее; *клетки пластинки* б. ч. прямоугольные. *Однодомный*. Андроец и гинецей с короткими нитевидными парафизами. *Ножка* по длине почти равна коробочке или немного длиннее. *Коробочка* выступающая из перихециальных листьев, прямостоячая, симметричная, обратнойцевидная или грушевидная, сухая и открытая ясно четырехгранная, с короткой, б. м. резко отграниченной шейкой; клетки экзотеция с нечеткими контурами из-за мелкой папиллозности их наружных стенок, б. м. квадратные, тонкостенные, кроме нескольких рядов под устьем. *Крышечка* низко выпуклая, с бородавочкой. *Колечко* не отделяющееся. *Перистом* отсутствует. *Споры* крупные, угловатые, очень мелко папиллозные (в световой микроскоп выглядят гладкими). *Колпачок* длинный и узкий, четырехгранный, к основанию суженный и не всегда отпадающий после созревания спор,

которые в таком случае высыпаются через боковой разрыв колпачка; при этом коробочка сильно сокращается в размерах.

Тип рода — *Pyramidula tetragona* (Brid.) Brid. Род включает один вид. Название от $\pi\acute{\alpha}\rho\acute{\alpha}\mu\acute{\iota}\varsigma$ — пирамида (греч.), дано по своеобразной, четырехгранной (“пирамидообразной”) форме колпачка.

♦ *Pyramidula tetragona* is a rare and apparently declining species. In Russia the species is known from only two herbarium specimens (Tula Province, end of 19th century and Bashkortostan Republic, beginning of 20th century), and unconfirmed records from Tatarstan and Saratov. The species grows on wet silty soils and produces mature capsules in the late autumn, a time usually of low collecting activity. *Pyramidula tetragona* is characterized by its tetragonal calyptrae and urns; papillose exothecial cells; and large, minutely papillose (under SEM) spores that appear smooth under the light microscope.

1. *Pyramidula tetragona* (Brid.) Brid., Muscol. Recent. Suppl. 4: 20. 1818. — *Gymnostomum tetragonum* Brid., Muscol. Recent. Suppl. 1: 270. 1806. — **Пирамидула четырехгранная**. Рис. 66А–В, 68.

Стебель 1–2 мм дл. *Листья* 1.3–2.0×0.5–0.8 мм, клетки 30–50×13–20 μm . *Ножка* около 2 мм. *Коробочка* 1.5 мм дл. *Споры* 45–60 μm . Созревают весной, но поздней осенью растения уже имеют развитые колпачки.

Описан из Германии. Известен из многих районов Голарктики (Северная, Центральная и Южная Европа, Канарские о-ва, Северная Африка, Израиль, Кавказ, США), но везде редок или крайне редок. В России был собран в Тульской области (Цингер, конец XIX века, LE), Башкортостане (1917, Подрёпа, LE, МНА) и указан для Татарстана (Крылов, 1904) и Саратовской области (Черепанова, 1971). Растет на сырых глинистых обнажениях, вместе с *Tortula truncata*, *Riccia sorocarpa* и др.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura
Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv
Sm Br Ka Tv Msk **Tu** Ya Iv Ko 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

При наличии колпачка вид узнать несложно: четырехгранный колпачок и коробочка — уникальный признак в бриофлоре России; кроме того, колпачок очень крупный, так что растение, на первый взгляд, может быть принято за молодую *Encalypta*. При отсутствии колпачка надежными признаками могут служить папиллозные клетки экзотеция и очень крупные споры, которые выглядят гладкими в световой микроскоп. При отсутствии спорифитов вид определить практически невозможно, хотя цельный край листа — редкий признак в семействе.

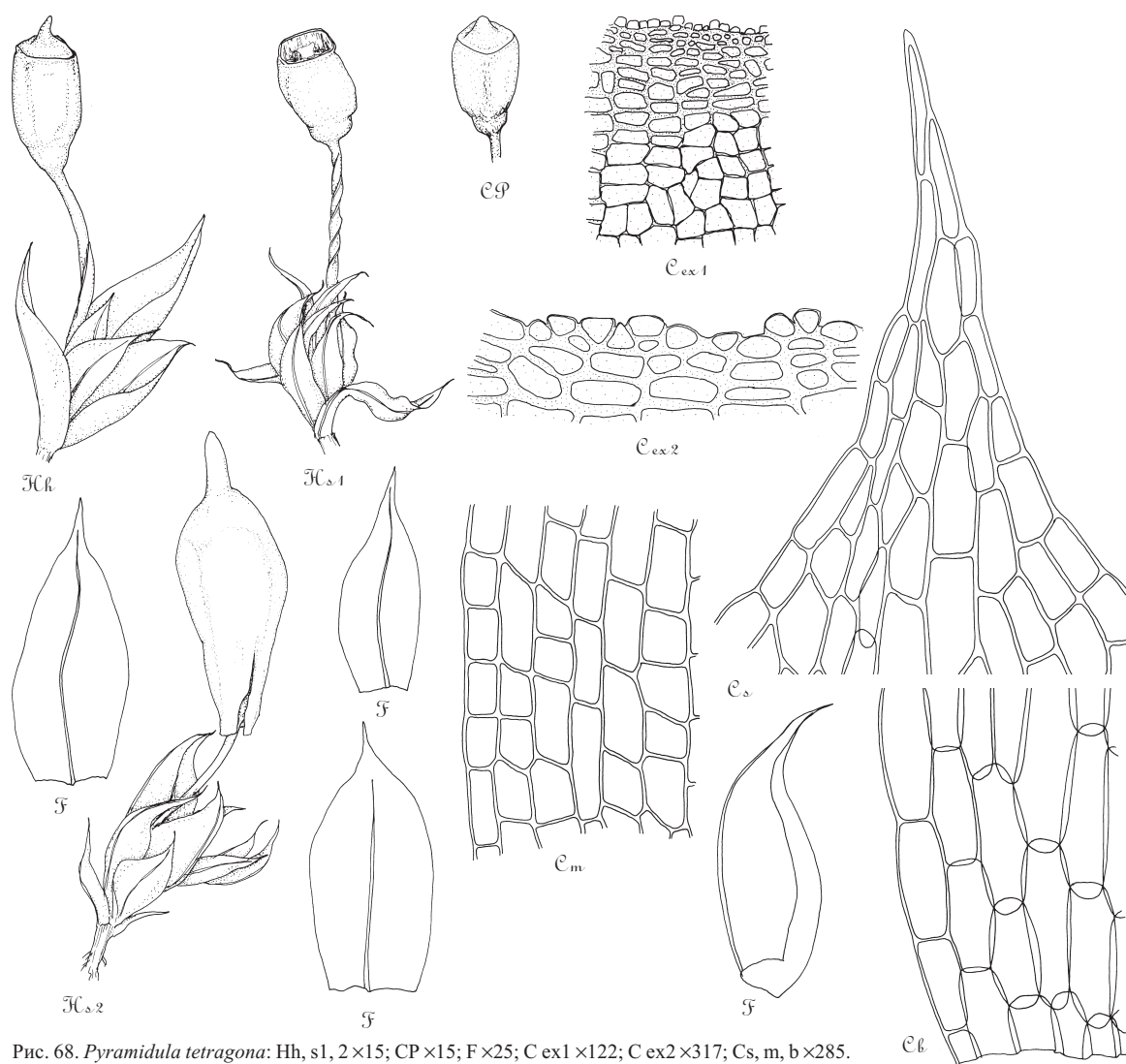


Рис. 68. *Pyramidula tetragona*: Hh, s1, 2×15; CP×15; F×25; C ex1×122; C ex2×317; Cs, m, b×285.

Род 2. *Funaria* Hedw. — Фунария

Растения бледно- или желто-зеленые, старые буроватые или обесцвеченные, в рыхлых дерновинках. Стебель короткий, простой, за исключением отходящих от основания коротких побегов, оканчивающихся андроеями, почковидно облиственный. Листья в нижней части стебля прилегающие, мелкие, выше почковидно сложенные до прямо отстоящих, от яйцевидных или яйцевидно-ланцетных до обратнояйцевидных, б. м. сильно вогнутые, коротко заостренные, с плоскими, не окаймленными, цельными или в верхней части городчатыми из-за выступающих углов клеток краями; жилка слабая, желто-зеленая, исчезает в верхушке листа, несколькими клетками ниже ее или выбегает; клетки пластинки в верхней части листа удлинено 4–6-угольные до ромбических, вздутые,

тонкостенные, реже (*F. polaris*) умеренно толкостенные, ближе к основанию более длинные и широкие, б. м. правильно прямоугольные, бесцветные, по краям более узкие. Однодомные. Спорофиты часто. Андроеи с булавовидными парафизами. Гинецеи практически без парафиз. Ножка тонкая, длинная, в молодом состоянии желтая, в верхней части дуговидно согнутая, в зрелом – буроватая, очень гигроскопичная, сухая сильно закрученная вокруг своей оси, б. м. прямая, влажная изогнутая до волнистой. Коробочка прямая, прямостоячая (*F. polaris*, *F. aequidens*), наклоненная до повислой, согнутая, б. м. грушевидная (*F. arctica*, *F. hygrometrica*, *F. microstoma*). Крышечка низко коническая или плоско-выпуклая, светлая, с широким, красным, позже коричневым кольцом по краю. Колечко из крупных клеток с щелевидным просветом, отво-

рачивающееся. *Перистом* двойной; зубцы экзостомы сильно или слабо закрученные по низкой спирали (и, таким образом, несколько S-образные), на верхушке сросшиеся с маленькой дисковидной группой клеток, реже свободные, с мощными вентральными трабекулами, в верхней части гиалиновые, папиллозные, с б. м. многочисленными ресничками, реже без них; сегменты эндостомы почти равны зубцам по длине или существенно короче, без заметных трабекул, свободные или прирастающие на большей части своей длины к зубцам, в основании часто срастающиеся между собой и образующие низкую мембрану. *Споры* 12–27 μm , мелко папиллозные. *Колпачок* клубковидный, с длинным носиком, внизу вздутый.

Тип рода – *Funaria hygrometrica* Hedw. Род включает, по разным оценкам, от 20 до 80 видов, распространенных на всех континентах, за исключением Антарктиды. В России 4 вида. Название рода от *funis* – веревка (лат.), указывает на сильно, веревкообразно закрученную в сухом состоянии ножку наиболее распространенного вида рода, *Funaria hygrometrica*.

1. Коробочка прямостоячая или слегка наклоненная, прямая, б. м. симметричная 2
- Коробочка наклоненная до горизонтальной и повислой, изогнутая, асимметричная 3
2. Зубцы экзостомы на верхушке сросшиеся с дисковидной пластинкой из нескольких крупных изодиаметрических клеток, в верхней части с реснитчато выступающими по бокам вентральными трабекулами; сегменты эндостомы низкие, не более 1/2 длины экзостомы; редкий арктический вид 4. *F. polaris*
- Зубцы экзостомы на верхушке свободные, без реснитчато выступающих по бокам вентральных трабекул; сегменты эндостомы почти не отличаются по длине от зубцов, на большей части своей длины прирастают к ним; редкий вид, на Кавказе 3. *F. aequidens*
3. Листья удлинненно-ланцетные до обратноланцетных, устье уже 1/2 ширины коробочки; эндостом короче 1/2 длины зубцов экзостомы [*F. microstoma*]
- Листья яйцевидные до широко обратнояйцевидных; устье шире 1/2 ширины коробочки; эндостом длиннее 2/3 длины зубцов экзостомы 4
4. Листья 2–4 мм дл., от коротко до длинно заостренных, часто с выбегающей жилкой; ножка 2–7 см; устье коробочки сильно скошенное, рас-

положенное под широким углом до почти параллельно продольной оси коробочки; широко распространенный вид 1. *F. hygrometrica*

— Листья 1.5–2.5 мм дл., тупые или туповато заостренные, с жилкой, оканчивающейся ниже верхушки листа или в ней; ножка 0.8–1.2 см; устье коробочки слабо скошенное, расположено под небольшим углом до почти перпендикулярного продольной оси коробочки; редкий арктический вид 2. *F. arctica*

1. Capsule erect to slightly inclined, almost symmetric 2
- Capsule inclined to pendent, asymmetric 3
2. Exostome teeth attached at tips to a disk-like plate; ventral trabeculae greatly projecting along teeth margins, ciliate at tips; endostome segments to 1/2 exostome length; rare arctic species 4. *F. polaris*
This rare species is known in Russia only in Asian Arctic from Taimyr to Chukotka. It differs from *F. hygrometrica* in having erect, symmetric capsules and short endostome segments.
- Exostome teeth free; ventral trabeculae shortly projecting along teeth margins, not ciliate at tips; endostome segments and exostome nearly equal in length; xeric species in the Caucasus 3. *F. aequidens*
This rare species occurs in the Caucasus on moderately dry rock outcrops in the lower forest belt. It differs from *F. hygrometrica* in having erect, nearly symmetric capsules, peristome teeth that are free rather than attached at the tips to a disk-like plate.
3. Leaves oblong-lanceolate to oblanceolate; urn mouths less than 1/2 capsule width; endostome reaches a half or less the exostome length [*F. microstoma*]
In Russia no record of this species has been confirmed. However, it likely will be found in the western part of European Russia, because the species is known from Ukraine and in Poland not far from the Kaliningrad Province (Klingraeff, 1893).
- Leaves ovate to broadly obovate; urn mouths broader than 1/2 capsule width; endostome 2/3 or more the exostome length 4
4. Leaves 2–4 mm long, shortly to longly acuminate; costae percurrent to excurrent; setae 2–7 cm long; urn mouths strongly oblique to almost parallel to the axis of the capsule; widespread species 1. *F. hygrometrica*

A common species in disturbed habitats almost throughout Russia. Its pyriform capsules with oblique, conspicuous red rimmed (when premature) mouths and deeply longitudinally furrowed urns (when mature) greatly aid in recognizing this species. Distinguishing *F. hygrometrica* from other species of the genus are given in comments under the other species

- Leaves 1.5–2.5 mm long, obtuse to obtusely acute; costae subpercurrent to percurrent; setae 0.8–1.2 cm long; urn mouths scarcely oblique to the axis of the capsules; rare arctic species

..... 2. *F. arctica*

This northern species is closely related to *F. hygrometrica* but differs in 1) capsules weakly furrowed to smooth and only slightly curved with mouths vertical to somewhat upright, not downward facing; 2) blunt leaf apices; 3) straight, rather than twisted exostome teeth; 4) larger spores: 21–27 vs. 12–20 μm .

1. ***Funaria hygrometrica* Hedw., Sp. Musc.** Frond. 172. 1801. — **Фунария влагомерная.** Рис. 64, 66C, 69.

Стебель 2–5 мм дл. *Верхние листья* 2–4×0.8–1.5 мм, яйцевидные до обратояйцевидных, коротко заостренные, сильно вогнутые; крайверху тупо пильчатый, ниже цельный; *жилка* оканчивается на 2–3(–5) клеток ниже верхушки листа; *клетки* в верхней части листа (25–)40–60(–70) × 20–26 μm . *Перихециальные листья* отличаются более сильной пильчатостью края. *Ножка* 1.5–5 (–8) см. *Коробочка* вначале зеленая, с резко выделяющимся темно-красным ободком по границе урночки с крышечкой, позже буровато-коричневая, наклоненная до горизонтальной или поникающей, косо обратояйцевидно-грушевидная, продольно бороздчатая, с косым устьем. *Зубцы экзостомы* закрученные по низкой спирали, на верхушке сросшиеся с дисковидной пластинкой из нескольких крупных изодиаметрических клеток, красно-бурые, с мощными вентральными трабекулами, несущими на концах мельчайшие “кисточки”; *сегменты эндостомы* равны зубцам или на треть короче, бледные, тонко папиллозные. *Споры* 12–20 μm , созревают чаще всего в конце весны – начале лета, однако, в отличие от большинства прочих видов умеренной зоны, растения могут давать несколько генераций в течение одного вегетационного сезона, если для этого имеются соответствующие условия.

Описан из Германии. Практически космополит, распространенный от арктических районов до низкотропиков. На территории России встречается, вероятно, во всех выделяемых районах, в большинстве из которых

весьма обычен (но в малонаселенных таежных районах встречается только близ жилья). Растет на обнаженной почве на нарушенных местах в населенных пунктах, в лесах на гарях и кострищах, на лугах, полях, отмелях и обрывах рек, по обочинам дорог, на зарастающих торфоразработках, старых стенах, бетонных поверхностях, камнях известняка. Название вида связано с гигроскопическими движениями ножки, степень скрученности которой зависит от влажности воздуха.

Mu Kr 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 Or 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 Yvi 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

Funaria hygrometrica легко узнается по косо грушевидной, продольно бороздчатой коробочке с маленьким устьем, почти плоской крышечке и спирально закрученному перистому. Отличия от *F. arctica* рассмотрены в комментарии к этому виду. На ранних стадиях развития спорифита, когда коробочка еще прямая и находится внутри колпачка, листья у *F. hygrometrica* почковидно сложены, чего не бывает у прочих представителей семейства, в частности, видов *Physcomitrium* и *Physcomitrella*.

2. ***Funaria arctica* (Berggr.) Kindb., Eur. N. Amer. Bryin. 2: 330. 1897.** — *Funaria hygrometrica* var. *arctica* Berggr., Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl., n. s. 13(7): 57. 1875. — **Фунария арктическая.** Рис. 66D, 70.

Стебель 2–4 мм дл. *Верхние листья* яйцевидные до эллиптических (0.8–)1.0–1.4(–1.6)×0.6–1.0 мм, вогнутые, широко и туповато заостренные или тупые; края листа цельные; *жилка* оканчивается в верхушке листа или несколькими клетками ниже нее; *клетки* в верхней части листа (42–)48–60(–70)×12–24 μm . *Ножка* 7–12 мм. *Коробочка* 1–1.5 мм, обратояйцевидная, согнутая под углом около 90°, с широким устьем, прямостоячая или б. м. наклоненная, суженная к устью, гладкая или неясно продольно морщинистая. *Зубцы экзостомы* треугольно-ланцетные, прямые, с выраженными трабекулами на внутренней поверхности,верху игольчато папиллозные, близ верхушки с ресничками; *сегменты эндостомы* немного ниже и уже зубцов, прирастают к ним основаниями, выше свободные, гиалиновые, папиллозные. *Споры* 21–27 μm .

Описан со Шпицбергена. Известен также из одного местонахождения в Швеции, из Гренландии и из американской Арктики. В России известен с полуострова Ямал и на восток до центральных районов Якутии. Этот



Рис. 69. *Funaria hygrometrica*: Hs1, h1 $\times 2.1$; Hs2, h2 $\times 13.5$; CP, Cal $\times 13.5$; F $\times 21$; ST $\times 285$; Stf $\times 285$; Cs, m, mb, b $\times 285$.

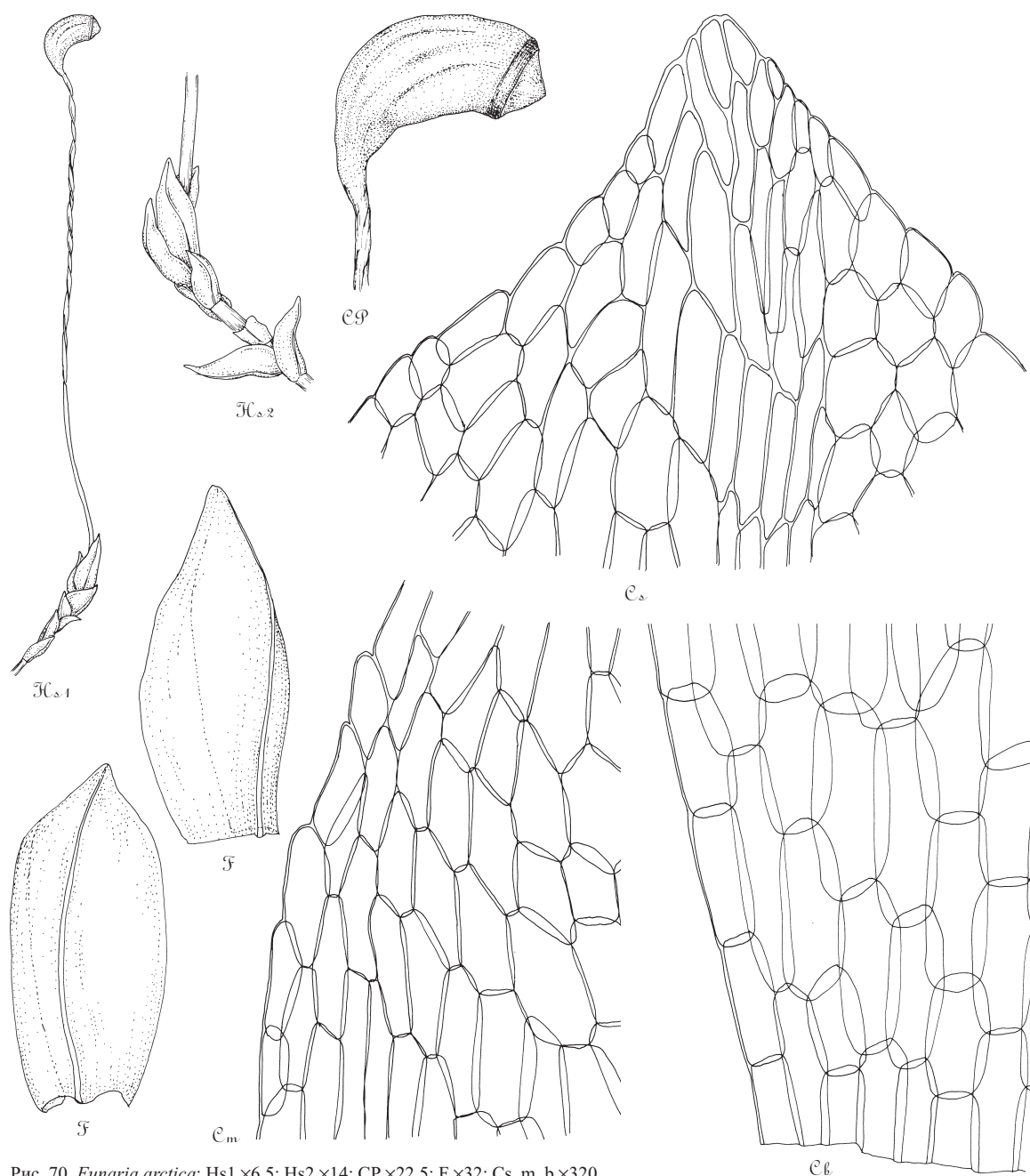


Рис. 70. *Funaria arctica*: Hs1 $\times 6.5$; Hs2 $\times 14$; CP $\times 22.5$; F $\times 32$; Cs, m, b $\times 320$.

вид не всеми авторами отличался от *F. hygrometrica*, из-за чего его распространение в России выявлено недостаточно. Встречается на сырых обнажениях минерального грунта, часто на эродированных береговых ярах рек в местах обнажения протаивающих и оползающих мерзлых толщ рыхлых отложений.

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 Km **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 похож на мелкую *F. hygrometrica*, от которой, помимо короткой ножки, отличается 1) мелкой, слабо морщинистой или совершенно гладкой, менее изогнутой коробочкой с менее скошенным устьем (у *F. hygrometrica* коробочка продольно морщинистая до правильно продольно бороздчатой, устье расположено сильно скошенно,

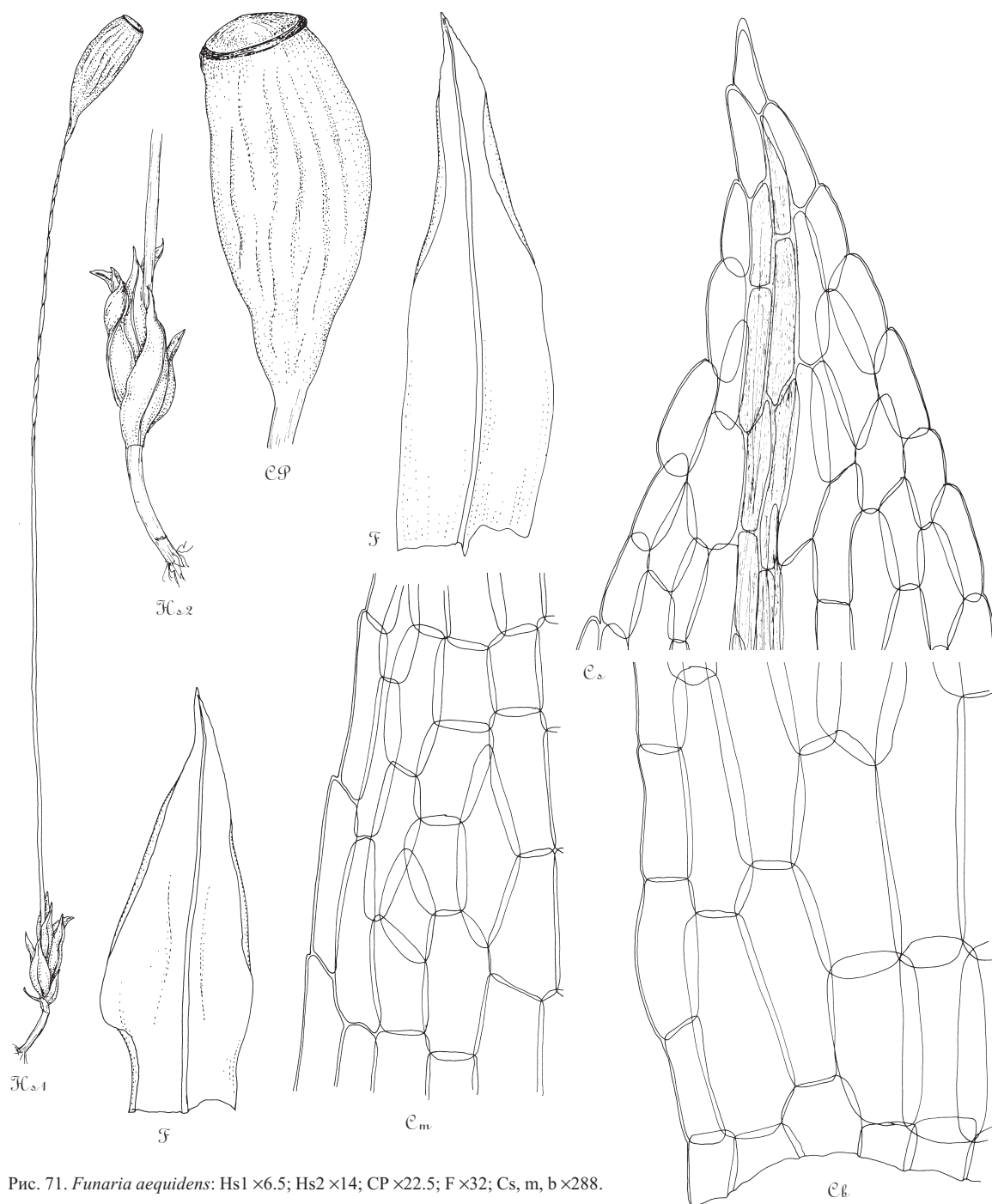


Рис. 71. *Funaria aequidens*: Hs1 $\times 6.5$; Hs2 $\times 14$; CP $\times 22.5$; F $\times 32$; Cs, m, b $\times 288$.

часто почти параллельно продольной оси коробочки, тогда как у *F. arctica* устье б.м. перпендикулярно верхней части урночки, рис. 70), 2) тупыми или коротко туповато заостренными листьями, а не коротко заостренными с оттянутым остроконечием, 3) прямыми, а не косо прикрепленными зубцами перистомы и 4) более крупными спорами, 21–27, а не 12–20 μm . Образцы *F. arctica* не однородны по бороздчатости коробочки: наряду с образ-

цами с продольно морщинистой коробочкой (таких большинство, включая типовой) изредка встречаются образцы с совершенно гладкими блестящими коробочками, что придает им сходство с представителями некоторых видов рода *Entosthodon* (*E. pulchellus*, *E. muhlenbergii*), от которых *F. arctica* отличается дифференцированным колечком и тупыми или коротко и туповато заостренными листьями.

3. *Funaria aequidens* Lindb. ex Broth., Acta Soc. Sci. Fenn. 19(12): 32. 1892. — **Фунария равнозубая**. Рис. 65А, 71.

Стебель 2–4 мм дл. Верхние *листья* преимущественно яйцевидно-ланцетные, слабо вогнутые, реже яйцевидные, (1.6–)1.8–2.2(–2.4)×0.6–0.9 мм, на верхушке тупые или коротко заостренные; края листа цельные или слабо городчатые, плоские; *жилка* исчезает в верхушке листа или коротко выбегает; *клетки* в верхней части листа (36–)45–70(–96)×(15–)17–30(–34) μm. *Ножка* 1.2–2.0 см. *Коробочка* прямостоячая или слегка наклоненная, 1.8–2.2(–3) мм дл., прямая, симметричная, реже слегка асимметричная, грушевидная, с шейкой заметно короче урночки, зрелая продольно морщинистая, бурая. *Перистом* двойной, зубцы косо сходящиеся, образующие низкий конус, в верхушке свободные, без ресничек; сегменты эндостома по длине равны зубцам экзостома, нежные, прозрачные, на большей части длины прирастающие к зубцам, лишь в верхушке свободные. *Споры* 17–23 μm.

Вид описан из Северной Осетии и затем был выявлен в сопредельных районах российского Кавказа, Грузии, Казахстане, Таджикистане, Эфиопии (Абрамова, Абрамов, 1970). Встречается в б. м. засушливых районах Кавказа, растет на сухой карбонатной почве. Отмечено произрастание *F. aequidens* непосредственно рядом с *F. hygrometrica*, при этом первый вид занимал более сухие участки.

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 V1 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

От всех остальных видов рода *Funaria*, встречающихся в России, *F. aequidens* отличается сочетанием симметричной коробочки, отсутствия реснитчатых выступов по бокам вентральных трабекул и дисковидной пластинки в верхней части зубцов и эндостома, равного по длине экзостому. От *F. hygrometrica*, наиболее близкого вида, отличается, помимо указанных признаков, немного более крупными спорами. От видов рода *Entosthodon* *F. aequidens* отличается сильно продольно морщинистой коробочкой и дифференцированным отворачивающимся колечком.

4. *Funaria polaris* Bryhn, Rep. Second Norweg. Arctic Exped. Fram 1898–1902 2(11): 70. 1907. — **Фунария полярная**. Рис. 65В, 66Е, 72.

Стебель до 2–3 мм дл. *Листья* яйцевидные до широко яйцевидных, сильно вогнутые, (1.6–)2–2.8(–3.0) мм дл., коротко заостренные; края плоские, цельные или в основании слабо городчатые; *жилка* исчезает в верхушке листа; *клетки* в верхней части листа умеренно толстостенные, (30–)40–60(–85)×15–24 μm. *Ножка* 1.5–3 см. *Коробочка* прямостоячая, 1.8–2.2(–2.5) мм дл., грушевидная, позже цилиндрическая, со слабо ограниченной короткой шейкой, зрелая сильно продольно морщинистая, бурая. *Перистом* двойной, зубцы косо сходящиеся, образующие низкий конус, в верхушке приросшие к дисковидной пластинке из нескольких крупных изодиаметрических клеток, в верхней части с немногочисленными, слабыми, реснитчато выступающими по бокам вентральными трабекулами; сегменты эндостома короче 1/2 длины экзостома, тупые, гладкие, в основании сросшиеся в низкую базальную мембрану. *Споры* 15–20 μm.

Описан с Канадского Арктического Архипелага, остров Элмир. Впоследствии был найден в других районах Северной Америки от Аляски до Гренландии. В России известен из нескольких местонахождений в Азиатской Арктике в районах распространения карбонатных пород: на Анабарском плато, острове Врангеля и на востоке Чукотки. Растет на разнообразных почвенных обнажениях: на илистом аллювии, по эродированным склонам у рек, в ветровальных западинах.

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 V1 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

Прямые, прямостоячие коробочки в сочетании с зубцами экзостома, сросшимися в верхней части с дисковидной пластинкой и имеющими реснитчато выступающие по бокам вентральные трабекулы отличают *F. polaris* от всех других российских представителей рода. *Funaria aequidens* отличается от *F. polaris* длинными сегментами эндостома.

НЕПОДТВЕРЖДЕННЫЕ УКАЗАНИЯ

Funaria microstoma Bruch ex Schimp. приводилась для территории России, однако все образцы оказались неправильно определенными. Тем не менее, находки этого вида в России вполне вероятны: он отмечался в Украине и в Польше (близ границы с Калининградской областью). Диагностические признаки *F. microstoma* даны в ключе.

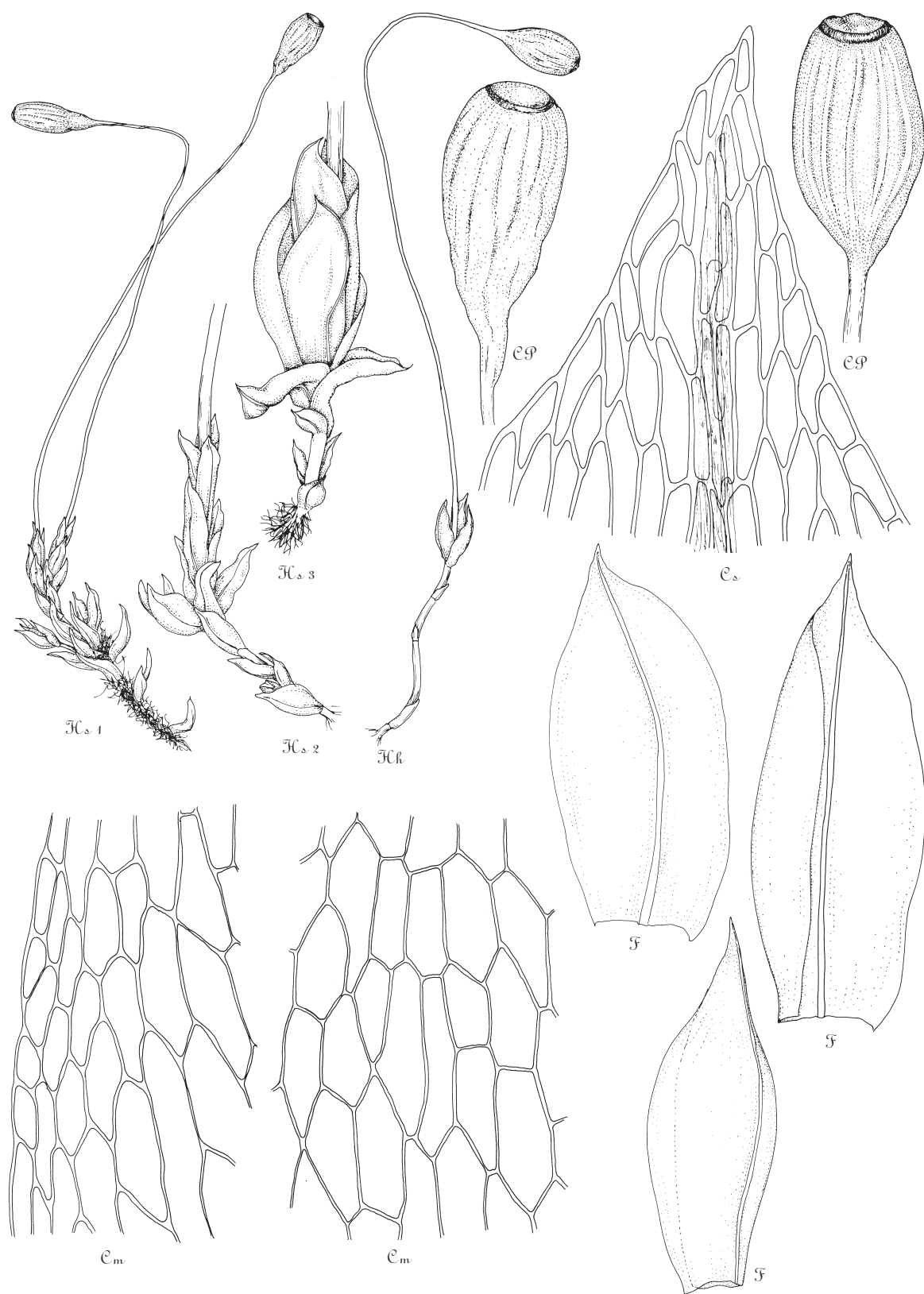


Рис. 72. *Funaria polaris*: Hs1, h $\times 6.5$; Hs2 $\times 14$; Hs3 $\times 22.5$; CP $\times 22.5$; F $\times 25.5$; Cs, m $\times 320$.

Род 3. *Afoninia* Ignatova, Goffinet & Fedosov —
Афониния

Растения бледно или желто-зеленые, растущие на почве отдельными побегами или формирующие негустые дерновинки. *Стебель* с гиалодермисом, резко дифференцированным склеродермисом из 1–2 рядов толстостенных красно-буро окрашенных клеток. *Листья* скрученные в сухом и прямо отстоящие во влажном состоянии, шпательевидные, слегка вогнутые, на верхушке широко заостренные или тупые, в верхней части по краю с тупыми зубцами, образованными выступающими углами вздутых клеток, ниже цельные, плоские; *жилка* кверху постепенно сужена, оканчивается на 4–6 клеток ниже верхушки; *клетки* в верхней части листа 4–6-угольные, тонкостенные, вдоль края не дифференцированы или слегка окрашены; клетки в основании листа удлинено-прямоугольные, вдоль края несколько короче. Вероятно, *однодомный*. Андроеи с булавовидными парафизами. Гинецеи практически без парафиз. *Коробочка* симметричная, цилиндрическая, прямостоячая или слегка наклоненная; шейка составляет около 1/4–1/3 длины урночки, слабо отграничена; клетки экзотеция ромбические или 5–6 угольные, с умеренно утолщенной внешней стенкой, на поперечном срезе с клиновидными утолщениями клеточных стенок между соседними клетками, у устья в 3 рядах поперечно прямоугольные или квадратные. *Крышечка* плоская или слегка выпуклая, с неясной мамиллой на верхушке и красным кольцом по краю. *Колечко* из 2 рядов вздутых клеток, отпадающее. *Перистом* двойной, едва выступающий над устьем урночки, экзостом с 16 зубцами, прирастающими к сегментам эндостома, зубцы на верхушке тупые, в верхней части неправильно выемчатые, на внешней поверхности папиллозные, на внутренней с низкими трабекулами; сегменты (16, супротивны зубцам) несколько шире зубцов, непостоянной формы, в основании срастаются, формируя низкую базальную мембрану, на внешней поверхности вертикально исчерченные. *Колпачок* клубковидный, вздутый в нижней части, с длинным носиком.

Тип рода: *Afoninia dahurica* Ignatova, Goffinet & Fedosov. Род включает один вид, недавно описанный из Забайкалья. Название в честь Ольги Михайловны Афоной (род. 1945), выдающегося российского бриолога, особенно много сделавшей для познания бриофлоры Чукотки и Забайкалья, по сборам которой были описаны этот вид и род.

♦ *Afoninia dahurica* is a recently described species that differs from other members of the family by the combination of symmetric capsules; well differentiated revoluble annuli; reduced peristomes; and cucullate calyptrae. It has been collected at four localities in the eastern part of Zabaikalsky Territory. The species was found at altitudes ranging from 635 to 1170 m and occurs on soil-covered rock outcrops, fine soil in rock crevices or niches between rocks, and on bare soil on rocky slopes with steppe-like vegetation.

1. *Afoninia dahurica* Ignatova, Goffinet & Fedosov in Ignatov et al., Arctoa 24: 16. 2015. — **Афониния даурская**. Рис. 65G–I, 66F, 73.

Стебель 2.5–4.4 мм дл. *Листья* (1.8–)2.5–3.5 × (0.8–)1.2–1.6 мм; *клетки* верхней части листа 40–60 × (18–)22–28(–40) μm, клетки основания листа 90–120 × 30–40 μm. Вероятно, *однодомный* (более мелкие мужские побеги перемешаны с растениями, несущими спорофиты, но чрезвычайная их ломкость не позволила выявить места срастания). *Ножка* 1.0–1.6 см. *Коробочка* 2.0–2.6 мм дл. и около 0.8 мм шир., в зрелом состоянии желтоватые или светло-коричневые, гладкие. *Зубцы экзостома* 120–140 μm, *сегменты эндостома* около 150 μm дл. Споры 18–21 μm, буроватые, грубо бородавчатые.

Afoninia dahurica описана из Забайкальского края и известна пока из четырех точек в восточной его части, в высотном диапазоне от 635 до 1170 м над ур. м. Растет на почве, покрывающей скальные выходы, и на мелкоземке в расщелинах скал и нишах, а также на обнаженной почве на открытом каменистом склоне со степной растительностью. В типовом местонахождении в конце июля растения имели как молодые, так и зрелые коробочки, мужские и женские побеги. Название вида указывает на известный район Забайкалья, названный русскими переселенцами по имени проживавшей там народности.

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 V1 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

Сочетание симметричной прямой коробочки, дифференцированного колечка и редуцированного перистоста позволяют отличить *Afoninia* от всех остальных видов семейства Funariaceae. Близкий к *Afoninia* среднеземноморский вид *Funariella curviseta* имеет асимметричные коробочки и не отпадающее колечко.

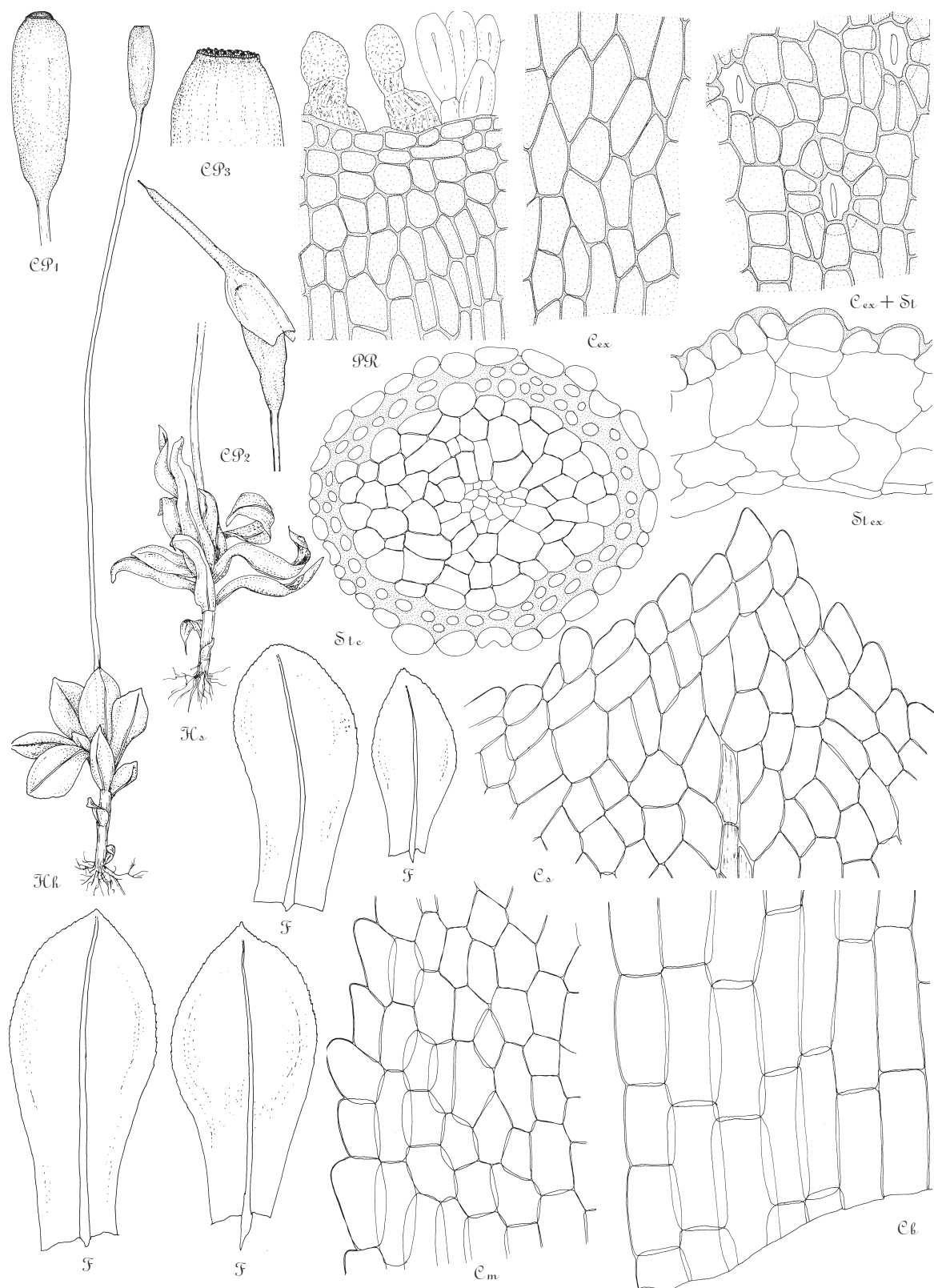


Рис. 73. *Afoninia dahurica*: Hh $\times 6.5$; Hs $\times 12$; CP1-2 $\times 12$; CP3 $\times 22.5$; F $\times 16$; Stc $\times 224$; PR $\times 224$; C ex $\times 224$; St ex $\times 224$; St $\times 224$; Csm $\times 122$; Cs, m, b $\times 224$.

Род 4. *Entosthodon* Schwägr. — **Энтостодон**

Растения в низких рыхлых дерновинках, в небольших группах, светло- или желто-зеленые, позже беловатые до полностью обесцвеченных. *Стебель* короткий, 3–10 мм выс., простой, неравномерно облиственный. *Листья* в основании стебля (1–2) мелкие, яйцевидно-ланцетные, в верхней части стебля более крупные, сухие прижатые или слегка отстоящие, влажные отстоящие, яйцевидные, яйцевидно-ланцетные, ланцетные, обратно-яйцевидно-ланцетные до обратнойяйцевидных, б. м. сильно вогнутые, на верхушке тупые, широко или узко и длинно заостренные, иногда с оттянутым остроконечием; край листа плоский, цельный или от неясно до крупно пильчатого из-за выступающих верхних (наружных) углов клеток; *жилка* слабая, обычно достигает 3/4–5/6 длины листа или оканчивается непосредственно под верхушкой; *клетки* пластинки в верхней части листа тонкостенные, удлинено 4–6-угольные до коротко прямоугольных или ромбических, иногда с утолщениями в углах, в основании листа более длинные, прямоугольные, тонкостенные, в углах основания (по крайней мере, у некоторых молодых листьев) более короткие, вздутые, формирующие нерезко ограниченную группу; кайма в верхней и средней части листа у некоторых видов (*E. handelii*, *E. muhlenbergii*) б. м. отчетливо дифференцирована, состоит из более узких, толстостенных, желтоватых или буроватых клеток. *Однодомные*. Андроеи с булавовидными парафизами. Гинеоеи практически без парафиз. *Ножка* в несколько раз длиннее коробочки, слегка закрученная, желтая или красноватая, позже буроватая. *Коробочка* желтая или рыжеватая до буроватой, прямостоячая или слегка наклоненная, прямая или согнутая в верхней части, цилиндрическая или грушевидная, постепенно суженная к длинной или короткой шейке, к устью суженная или не суженная, гладкая; *клетки экзотеция* в нижней части коробочки тонкостенные, изодиаметрические, неправильной формы из-за многочисленных устьиц, выше от изодиаметрических до удлинено прямоугольных, на поперечном срезе с клиновидными или полукруглыми утолщениями или не утолщенные, под устьем в нескольких рядах поперечно прямоугольные. *Крышечка* полого выпуклая, оттянуто коническая или с б. м. длинным клювиком; отпадает от колонки, реже долго остается над открытой коробочкой на удлинившейся колонке (*E. hungaricus*). *Колечко* слабо дифференцированное или не дифференцированное, не отпадающее. *Перистом*

двойной, в б. м. развитым экзостомом и эндостомом до 2/3 длины зубцов экзостомы, или в той или иной степени редуцированный, вплоть до представленного низкой базальной мембраной, едва выступающей над устьем. *Споры* крупные, 19–36 μm , со сложной орнаментацией (см. примеры, рис. 67А, В), созревают весной. *Колпачок* клубковидный, с длинным носиком, существенно превышающим длину остальной части колпачка.

Тип рода – *Entosthodon templetonii* (Sm.) Schwägr. (= *E. attenuatus* (Dicks.) Bryhn). Род по своим признакам имеет промежуточное положение между *Funaria*, с которой его раньше нередко объединяли, и *Physcomitrium*. Некоторые виды (*E. muhlenbergii*, *E. pulchellus*) имеют согнутые коробочки и сравнительно хорошо развитый перистом, однако от фунарии их отличает отсутствие колечка; молекулярно-филогенетические данные также указывают на родство этих видов с *Entosthodon*, а не с *Funaria*. Род *Entosthodon* включает от 44 до 86 видов, распространенных преимущественно в аридных областях всего мира; из них в России известно 8 (Fedosov *et al.*, 2010). Из-за эфемерной стратегии, характерной для видов этого рода, они встречаются редко, и их распространение выявлено недостаточно. Поэтому в приводимый здесь ключ включены три вида, нахождение которых на территории России вероятно. Название от $\epsilon\acute{\nu}\tau\omicron\varsigma$ — внутри; $\omicron\delta\omicron\upsilon\varsigma$, $\omicron\delta\omicron\nu\tau\omicron\varsigma$ — зуб, зубец (греч.), по зубцам, едва возвышающимися над устьем у некоторых видов.

1. Коробочки симметричные или слегка асимметричные; перистом рудиментарный или, если развит, короче 250 μm (за исключением *E. commutatus*) 2
- Все коробочки явно асимметричные, перистом длиннее 250 μm 11
2. Перистом б. м. редуцирован, зубцы, если есть, короче 100 μm 3
- Перистом развит, зубцы длиннее 100 μm ... 9
3. Листья ланцетные, перистом б. м. развит, около 75 μm дл. или рудиментарный 4
- Листья обратнойяйцевидные, эллиптические, яйцевидные до яйцевидно-ланцетных, перистом рудиментарный 5
4. Перистом простой, рудиментарный, почти не выступает над краем устья; споры 14–18 μm [*E. angustifolius*]
- Перистом двойной, около 75 μm , заметно выступающий над краем устья; споры 24–32 μm 6. *E. stenophyllus*

5. Клетки экзотеция в верхней части урночки б. м. изодиаметрические или короткие, с отношением длины к ширине б. ч. 1–2:1 4. *E. fascicularis*
- Клетки экзотеция в верхней части урночки удлинённые, с отношением длины к ширине б. ч. 3–6:1 6
6. Клетки экзотеция в верхней части урночки тонкостенные, на поперечном срезе с серповидными утолщениями на внутренней стороне наружных стенок; споры 18–23 μm 7. *E. abramovae*
- Клетки экзотеция в верхней части урночки б. м. толстостенные, на поперечном срезе с клиновидно утолщенными антиклинальными стенками; споры 23–35 μm 7
7. Листья в верхней и средней части с б. м. ясно дифференцированной однорядной каймой из более узких и толстостенных, желтоватых или буроватых клеток с косыми поперечными стенками, из-за выступающих углов которых в верхней части край листа явственно пильчатый 8. *E. handelii*
- Листья не окаймленные, края в верхней части листа цельные или пильчатые 8
8. Листья обратнойцевидные, с максимальной шириной выше середины листа; жилка обычно достигает середины листа; крышечка плоско-выпуклая [*E. duriaei*]
- Листья яйцевидно-ланцетные, с максимальной шириной ниже середины листа; жилка достигает примерно 5/6 длины листа или оканчивается в его верхушке; крышечка с длинным клювиком 5. *E. hungaricus*
- 9(2). Листья с ясно дифференцированной однорядной каймой из более узких и толстостенных клеток; верхушка листа широко и коротко заостренная, с коротким оттянутым остроконечием [*E. attenuatus*]
- Листья не окаймленные или неясно окаймленные 1 рядом более узких клеток, не отличающихся от других клеток листа по утолщенности клеточных стенок и окраске; листья более узко заостренные 10
10. Листья коротко заостренные, цельнокрайные; жилка оканчивается заметно ниже верхушки листа; перистом около 320 μm дл. [*E. commutatus*]
- Листья с б. м. длинным остроконечием, край листа в его верхней части пильчатый; жилка оканчивается перед остроконечием или в нем; перистом около 150 μm дл. 3. *E. dagestanicus*
- 11(1). Листья с ясно дифференцированной каймой, в верхней части по краю с крупными зубцами; жилка оканчивается перед остроконечием или в нем 2. *E. muhlenbergii*
- Листья неясно окаймленные, цельнокрайные или в верхней части с мелкими зубцами; жилка оканчивается заметно ниже верхушки листа 1. *E. pulchellus*
- ♦
1. Capsules symmetric or nearly symmetric, straight; peristome teeth rudimentary or moderately developed, but shorter than 250 μm long (excepting *E. commutatus*) 2
- Capsules asymmetric, curved; peristome teeth well developed, longer than 250 μm long 11
2. Peristome absent, rudimentary, or weakly developed, shorter than 100 μm long 3
- Peristome moderately reduced, longer than 100 μm long 9
3. Leaves lanceolate 4
- Leaves obovate, elliptic, ovate to ovate-lanceolate 5
4. Peristome simple, rudimentary, just exceeding the urn mouth; spores 14–18 μm .. [*E. angustifolius*]
A species of the Middle East and Central Asia, it can be expected to occur in xeric areas near the Caspian Sea. Diagnostic features of this species include narrow leaves and almost eperistomate capsules.
- Peristome double, weakly developed, to 75 μm long; spores 24–32 μm 6. *E. stenophyllus*
This endemic species of Dagestan is similar to *E. angustifolium* in having narrow leaves, but differs in having a better developed, double peristome.
5. Upper exothelial cells isodiametric to short rectangular, 1–2:1 4. *E. fascicularis*
Known in Russia only from the Caucasus. It differs from other species of the genus with reduced peristomes in having short exothelial cells.
- Upper exothelial cells elongate, 3–5(–7):1 ... 6
6. Upper exothelial cells thin-walled, in transverse section with semilunate thickenings on the periclinal (outer) cell walls; spores 18–23 μm 7. *E. abramovae*
An endemic species of Dagestan characterized by erect capsules; reduced double peristomes

up to 75 mm long; small (17–23 μm) spores; and semilunate thickenings on the outer periclinal exothecial cell walls that appear thin-walled from the outside.

- Upper exothecial cells thick-walled, in transverse section with cuneate-triangular thickenings on the anticlinal (lateral) cell walls; spores 23–35 μm 7

- 7. Leaf margins clearly bordered above by one row of narrow, rather thick walled, yellowish to brownish cells 8. *E. handelii*

This species is known in Russia only from the Caucasus. It differs from *E. fascicularis* in having elongate exothecial cells, and from *E. abramovae* in having larger spores and exothecial cells that appear thick-walled from the outside.

- Leaf margins not bordered 8

- 8. Leaves obovate, widest above mid-leaf; costae usually reaching 1/2 leaf length; opercula plane-convex [*E. duriaei*]

A Mediterranean species also known from the Middle East; it should be expected in Caucasus. It is distinguished by its obovate leaves and plane-convex operculum

- Leaves ovate-lanceolate, widest below mid-leaf; costae usually reaching 5/6 or more leaf length; opercula rostrate 5. *E. hungaricus*

This xeric and often halophytic species occurs in the steppe zone of European Russia and Siberia. It is a small plant with eperistomate capsules and narrow, thick-walled exothecial cells.

- 9(2). Leaf margins distinctly bordered above by one row of narrow, thick-walled cells; leaf apices widely acute with short, attenuate apicula [*E. attenuatus*]

A relatively widespread European, West Asian and North African species, characterized by distinctly bordered leaves.

- Leaf margins not bordered or indistinctly bordered by one row of narrow cells; leaf apices shortly acuminate or with long-filiform acumina 10

- 10. Leaves short-acuminate; leaf margins entire; costae ending well below leaf apices; peristome to 320 μm long [*E. commutatus*]

A Mediterranean species that may occur in the Caucasus. Characteristic features of the species include shortly acuminate leaves and relatively short costae. *Entosthodon duriaei* is somewhat similar but differs in having a reduced peristome.

- Leaves long, filiform acuminate; leaf margins serrate distally; costae subpercurrent or percurrent; peristome to 150 μm long 3. *E. dagestanicus*

This species is endemic of Dagestan and known only from the holotype. It is characterized by

filiform leaf acumina, costae that end in acumina, a double peristome up to 150 μm long, and short (2–3 mm long) setae.

- 11(1). Leaf margins distinctly bordered, serrate above; costae percurrent or subpercurrent 2. *E. muhlenbergii*

In Russia this species is known only from a few xeric localities in the Caucasus. Its distinctly bordered, serrate leaf margins and longer costae distinguish it from *E. pulchellus*, which was not separated from *E. muhlenbergii* in older publications.

- Leaf margins indistinctly bordered, entire to slightly crenulate above; costae ending well below leaf apices 1. *E. pulchellus*

This species has a scattered distribution in Siberia and the Russian Far East where it grows on soil and rocks, usually in more or less xeric environments.

1. *Entosthodon pulchellus* (H. Philib.) Brugués, Orsis 15: 115. 2000. — *Funaria pulchella* H. Philib., Rev. Bryol. 11: 41 1884. — Энтостодон красивый. Рис. 65C, 74.

Стебель 2–4 мм дл. *Листья* широко яйцевидные до обратнояйцевидных, 2.0–2.5(–3.0) × 0.6–1.1 мм, коротко заостренные, резко суженные в тонкую оттянутую верхушку до 0.5 мм дл., слабо вогнутые; край цельный или слабо городчатый в верхней части, но у верхних и перихециальных листьев иногда имеются единичные длинные шиповидные зубцы в основании оттянутой верхушки или недалеко от нее; *жилка* тонкая, оканчивается ниже узкой верхушки листа; *клетки* 30–60 × 12–22 μm , вверху шестиугольные, ниже б. ч. прямоугольные, в основании у края практически не отличающиеся от центральных. *Ножка* 5–8 мм дл. *Коробочка* согнутая и слабо наклоненная, гладкая, бурая. *Крышечка* низко коническая, с центральной бородавочкой. *Колечко* не опадающее. *Зубцы экзостомы* прямые или слабо спиральные, на верхушке свободные, вентральные трабекулы сильные; *сегменты эндостомы* короче зубцов, бледные, тонко папиллозные. *Споры* 20–24 μm .

Описан из Франции. Встречается в большинстве стран Европы и в Северной Африке, Макаронезии, Турции, Израиле, Узбекистане, на юге США. В России вид известен в Поволжье, на Северном Урале, Алтае, в Якутии и Амурской области. По-видимому, указание на находку *E. muhlenbergii* в Саратовской области (Черепанова, 1971) также относится к *E. pulchellus*. Обычно вид приурочен к выходам карбонатных пород и гипсов, где встречается на сухих, освещенных каменистых склонах с разреженным травяным покровом.

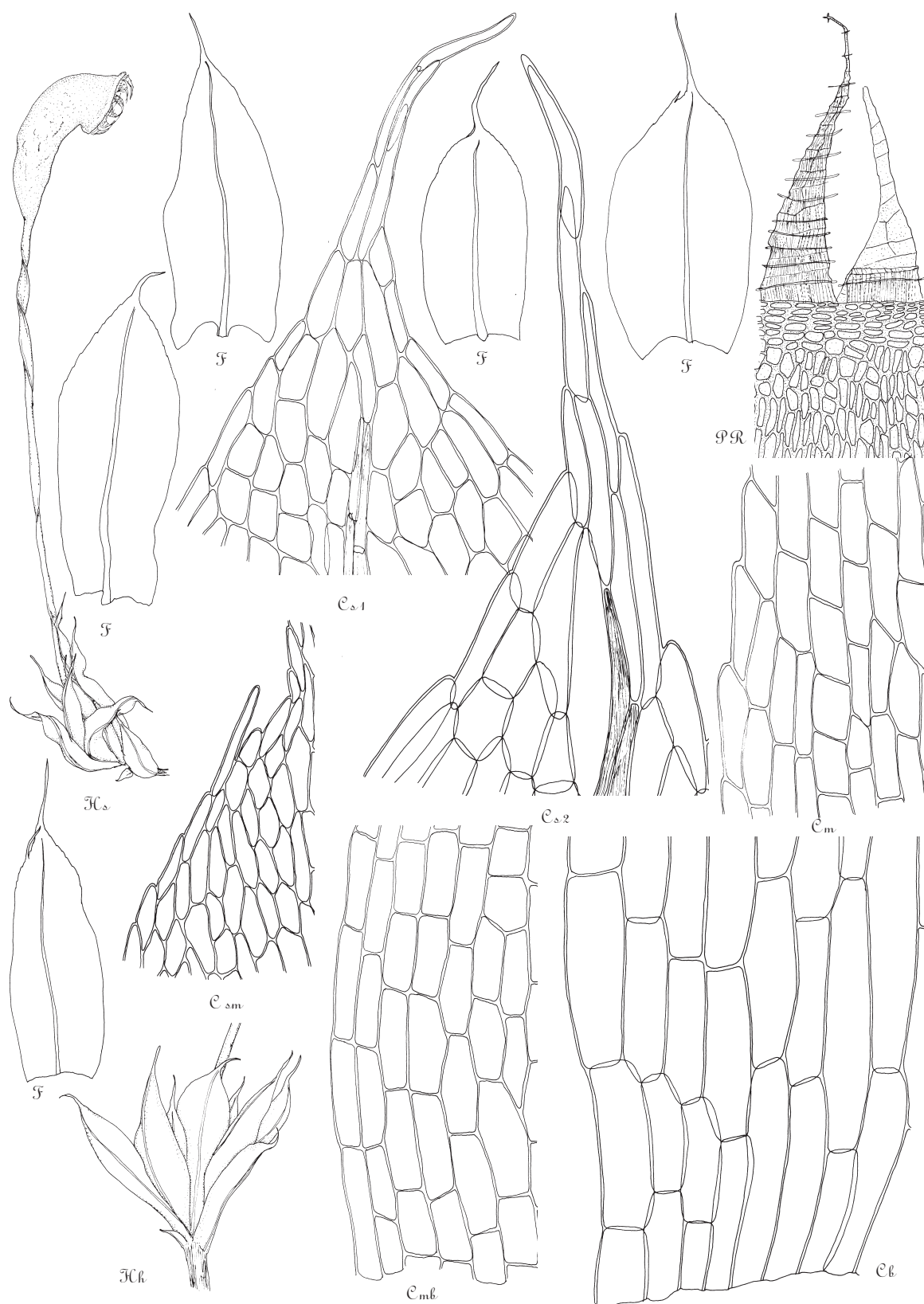


Рис. 74. *Entosthodon pulchellus*: Hs,h $\times 13.5$; F $\times 25$; PR $\times 110$; Csm $\times 122$; Cs2, m, mb $\times 175$; Cs1,b $\times 285$.

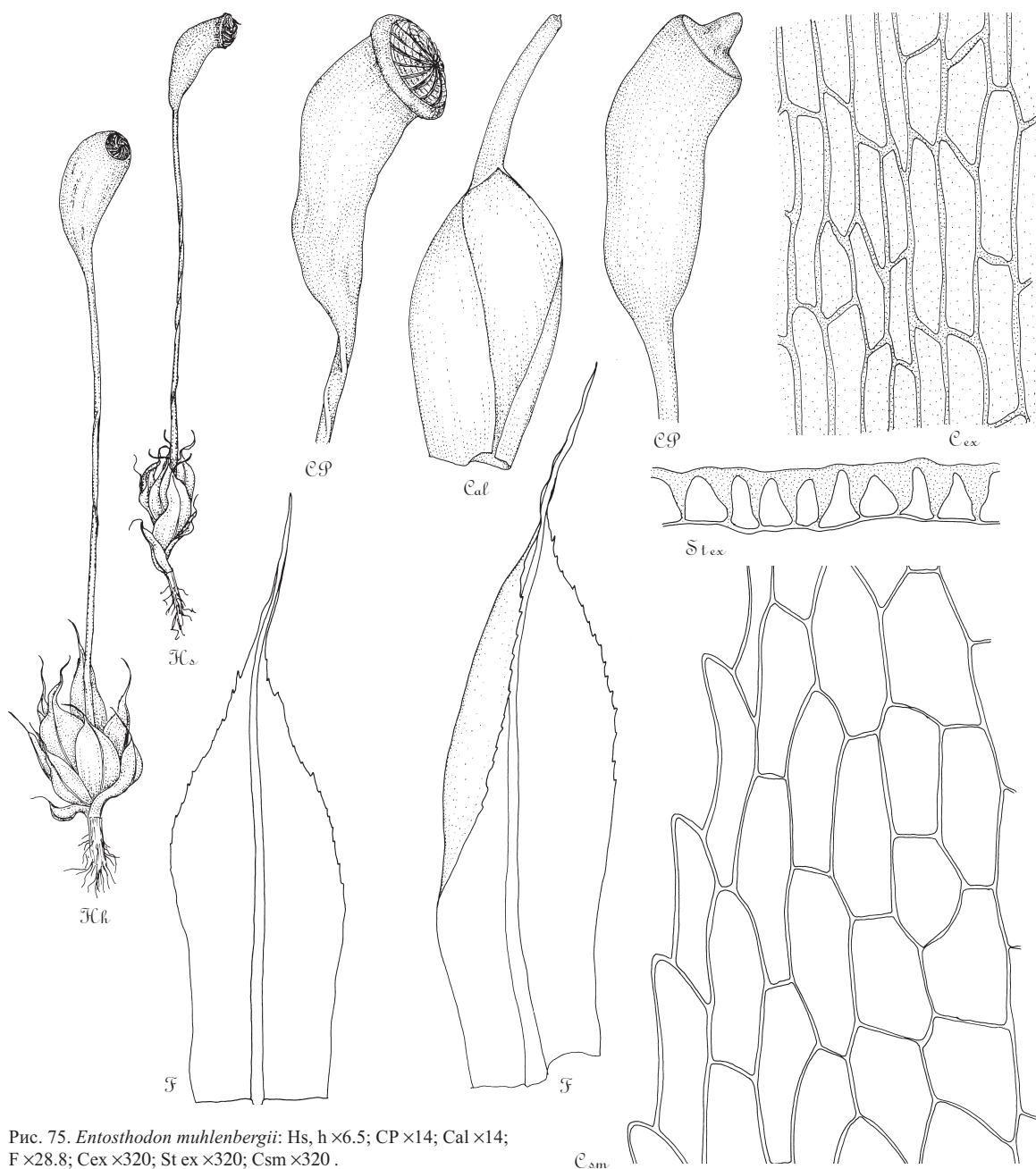


Рис. 75. *Entosthodon muhlenbergii*: Hs, h $\times 6.5$; CP $\times 14$; Cal $\times 14$; F $\times 28.8$; Cex $\times 320$; St ex $\times 320$; Csm $\times 320$.

Mu Kr Ar 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 UI **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 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

Согнутая коробочка с развитым перистомом отли-

чает *E. pulchellus* от всех российских представителей рода, кроме *E. muhlenbergii*. Последний вид отличается в первую очередь крупно пильчатым краем листа и жилкой, выполняющей оттянутое остроконечие, тогда как у *E. pulchellus* край практически цельный и жилка оканчивается ниже места резкого сужения листа в остроконечие. До того как А. Крандвелл и Э. Ньюхольм (Crundwell & Nyholm, 1974) уточнили признаки *E. pulchellus*, этот вид приводили как *E. muhlenbergii*, объем которого понимали шире.



Рис. 76. *Entosthodon dagestanicus*: Hs, h $\times 14$; CP $\times 22.5$; F $\times 32$; Cs, m, b $\times 75$; Cex $\times 320$; St ex $\times 320$; PR $\times 320$; Csm $\times 320$.

2. ***Entosthodon muhlenbergii* (Turn.) Fife**, J. Hattori Bot. Lab. 58: 192. 1985 — *Funaria muhlenbergii* Turn., Ann. Bot. (König & Sims) 2: 198. 1804. — **Энтостодон Мюленберга**. Рис. 65D, 67B, 75.

Стебель 3–6 мм дл. *Листья* эллиптические, яйцевидно-ланцетные, реже обратнойяйцевидно-ланцетные, $(1.8-2.0-2.4(-2.5) \times (0.55-0.6-0.8(-0.9))$ мм, с волосковидной верхушкой 0.3–0.55 мм дл.;

край листа пильчатый; *жилка* исчезает под верхушкой листа, в ней или выбегает, выполняя волосковидную верхушку; *клетки* в средней части листа $(40-50-75(-90) \times (23-25-35(-38))$ μm , близ верхушки слегка более толстостенные, в основании коротко прямоугольные, $(60-65-80(-85) \times (20-24-30(-35))$ μm ; кайма в нижней части листа неявно отграниченная, в верхней части листа четко отграни-

ченая, 1–2(–3)-рядная, местами двуслойная, из желтовато или буровато окрашенных, вытянутых клеток, (60–)75–90(–109)×(6–)8–17(–24) μm, со скошенными поперечными стенками, сильно утолщенными и окрашенными продольными стенками; близ верхушки листа с б. м. отчетливыми острыми, иногда двойными зубцами. *Ножка* 0.5–1.0(–1.2) см. *Коробочка* прямостоячая или слегка наклоненная, резко асимметричная, 2–3 мм дл., в сухом состоянии иногда продольно морщинистая, с б. м. выраженной шейкой, равной по длине урнчке, изогнутая в месте перехода шейки в урнчку, с устьем, расположенным под углом около 45° к продольной оси коробочки. Клетки *экзотеция* в верхней части коробочки толстостенные, 30–55×9–18 μm, на поперечном срезе с клиновидными утолщениями антиклинальных стенок. *Крышечка* плоская, с коротким коническим носиком. *Перистом* двойной, до 400 μm дл., экзостом и эндостом не сросшиеся, зубцы экзостома прямые или слабо скошенные вбок, на верхушке свободные, вентральные трабекулы сильные; сегменты эндостома короче зубцов, бледные, тонко папиллозные. Споры 19–25 μm.

Описан из Англии. Вид широко распространен в засушливых регионах, в том числе в Средиземноморье, включая Северную Африку, в Западной, Центральной и Восточной Европе, Великобритании и Скандинавии, в Передней и Средней Азии, а также в Мексике, Австралии и Новой Зеландии. Он приводился и для многих регионов России, но объем таксона в старом понимании включал также *E. pulchellus*. Согласно Федосову и др. (Fedosov *et al.*, 2010), *E. muhlenbergii* встречается в России только на Кавказе. Г.Ф. Бачурина и В.М. Мельничук (1988) указывают вид для Крыма. Растет на окаarbonаченном грунте на полках скал и на каменистых склонах в разреженных степных растительных группировках. Видовое название в честь Готхилфа Генри Эрнста Мюленберга (G.H.E. Muhlenberg, 1753–1815), американского ботаника, по сборам которого Гедвиг, Швеврихен и Бридель описали много видов.

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 Krm Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn
Sve Krg Thy 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

Резко асимметричная коробочка с перистомом с трабекулами на внутренней поверхности экзостома отличает *E. muhlenbergii* от прочих российских представителей рода, кроме *E. pulchellus*. От него *E. muhlenbergii* отличается наличием б. м. дифференциро-

ванной каймы, зубчатым краем в верхней части листа (почти цельный или с единичными зубцами непосредственно под верхушкой у *E. pulchellus*) и длинным остроконечием, выполненным жилкой, которое часто бывает изогнутым (у *E. pulchellus* остроконечие не столь длинное, прямое, жилка исчезает ниже его).

3. *Entosthodon dagestanicus* Fedosov & Ignatova, Arctoa 19: 76. 2010. — **Энтостодон дагестанский**. Рис. 65H–F, 76.

Стебель 3–5 мм дл. *Листья* эллиптические, яйцевидно-ланцетные, реже обратнойяйцевидно-ланцетные, (2.2–)2.4–2.9(–3.3)×(0.7–)0.8–1.0(–1.1) мм; край листа в верхней части пильчатый, ниже цельный или слабо городчатый; *жилка* исчезает непосредственно под верхушкой листа или входит в нее, образуя желтоватый волосок 0.2–0.3 мм дл.; *клетки* в средней части листа (50–)60–85(–95)×(19–)21–24(–27) μm, близ верхушки более короткие, ромбические, 44–61×17–25 μm, в основании тонкостенные, коротко прямоугольные, (36–)40–56(–61)×21–31 μm; у молодых листьев в углах основания клетки квадратные, вдоль края до поперечно прямоугольных, (12–)15–20(–22)×21–31 μm; кайма не дифференцирована, краевые клетки отличаются только утонченной и полукругло выступающей наружной стенкой и скошенными поперечными стенками, в верхней части листа с отчетливыми острыми зубцами. *Ножка* 2–3 мм, прямая или коленчато изогнутая. *Коробочка* прямостоячая или слегка наклоненная, прямая, грушевидная, б. м. симметричная, 2–2.5 мм дл., с б. м. выраженной шейкой, равной по длине урнчке; клетки *экзотеция* в верхней части коробочки 31–37×10–13 μm, на поперечном срезе округлые, с утолщенными периклинальными и не утолщенными антиклинальными стенками. *Крышечка* неизвестна. *Перистом* двойной, зубцы экзостома до 100 μm дл., очень ломкие, лишь частично остающиеся на внешней поверхности сегментов эндостома, оранжевые, вертикально и косо исчерченные; сегменты эндостома 140–150 μm дл., оранжевые, позже белые, мелко папиллозные. Споры 24–32 μm.

Вид недавно описан из горной части Дагестана и в настоящее время известен только из типового местонахождения. Произрастал на сыром затененном мелкоземистом грунте у основания скалы, у ручья, на высоте около 1440 м над ур. м.

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

Entosthodon dagestanicus известен только по типовому образцу, состоящему из немногочисленных растений. В связи с этим, варьирование вида известно недостаточно. От всех остальных российских представителей рода он отличается наличием симметричной коробочки в сочетании с двойным перистомом до 150 μm дл. Симметричной коробочкой со сравнительно высоким перистомом также характеризуются средиземноморские виды *E. attenuatus* (Dicks.) Bryhn и *E. commutatus* Durieu & Mont., которые в России не найдены, но находки их не исключены. Отличия *E. dagestanicus* от *E. attenuatus* включают: (1) волосковидную верхушку листа (а не широко и коротко заостренную); (2) край листа пильчатый в верхней части, без дифференцированной каймы (а не цельный, с б. м. дифференцированной каймой); (3) более короткий перистом, 150 μm дл. против 180 μm дл. у *E. attenuatus*. Отличия *E. dagestanicus* от *E. commutatus* следующие: (1) жилка оканчивается непосредственно перед волоском или в нем, против оканчивающейся заметно ниже верхушки листа; (2) менее развитый перистом с частично редуцированным экзостомом, достигающий 150 μm дл., против примерно 320 μm дл. у *E. commutatus*. Признаки листа *E. dagestanicus* (длинная жилка, характер пильчатости края, очень длинные клетки верхушки листа, часто превышающие 300 μm дл.), а также характер поверхности спор сближают *E. dagestanicus* с *E. muhlenbergii*, который, в отличие от *E. dagestanicus*, имеет асимметричную изогнутую коробочку, более развитый перистом, до 400 μm дл., с не редуцированным экзостомом, более крупные растения (например, ножка *E. muhlenbergii* 0.5–1(–1.2) см против 0.2–0.3 у *E. dagestanicus*), б. м. дифференцированную кайму, клиновидно утолщенные антиклинальные стенки клеток экзотеция в верхней части коробочки и меньший размер спор (у растений с Кавказа они составляют 19–25 μm против 24–32 μm у *E. dagestanicus*).

4. *Entosthodon fascicularis* (Hedw.) Müll. Hal., Syn. Musc. Frond. 1: 120. 1848. — *Gymnostomum fasciculare* Hedw., Sp. Musc. Frond. 38. 4 f. 5–9. 1801 — *Funaria fascicularis* (Hedw.) Lindb., Öfvers. Förh. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. 21: 597. 1864. — **Энтостондон ветвистый**. Рис. 67А, 77.

Стебель 4–7 мм дл. Листья яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, (2.0–)2.2–2.8(–2.9)×(0.7–)0.9–1.2(–1.3) мм, сильно вогнутые, коротко и узко заостренные; край цельный в нижней части листа, слегка городчатый в средней, пильчатый близ верхушки; жилка зеленая до буроватой, оканчивающаяся на несколько клеток ниже верхушки лис-

та; клетки в верхней части листа (38–)50–67(–72)×19–28 μm , в основании листа (75–)90–145(–160)×20–30 μm , в углах основания короче и шире, вдоль края не дифференцированы или неясно дифференцированы, более узкие, желтоватые, (60–)72–85(–90)×12–15(–19) μm , с косыми поперечными стенками. Ножка 0.9–1.2 см. Коробочка прямостоячая, прямая, симметричная, коротко или удлинненно грушевидная, 1.5–2.2 мм дл., слегка суживающаяся или, позже, расширенная к устью; шейка короче урночки или равна ей по длине; клетки экзотеция б. м. изодиаметрические, квадратные, коротко прямоугольные или поперечно прямоугольные, 15–36×20–28 μm , с закругленными углами, тонкостенные. Крышечка плоско-выпуклая. Перистом редуцирован, представлен мембраной, почти не выступающей над устьем коробочки. Споры 21–36 μm .

Описан из Шотландии. *Entosthodon fascicularis* распространен в областях со средиземноморским климатом и проникает в сопредельные районы с гумидным климатом вдоль западных побережий материков, до Скандинавии в Европе и до Британской Колумбии в Северной Америке. Вид произрастает в большинстве стран Западной, Южной, Центральной и Восточной Европы, в Макаронезии, Северной Африке, Передней и Средней Азии, на западе Северной Америки. В России известен по двум находкам в Дагестане (Fedosov, 2011), другие указания с Кавказа относятся к *E. handelii*. Встречается на крутых каменистых склонах, покрытых ксерофитной растительностью, в местах, испытавших недавнее воздействие степных пожаров.

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 Vl Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
 Ku Be Or 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 Krm Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn
 Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm Irm Yc Yvl Yal Khn Kks Kam Kom
 Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk
 Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

От других видов рода *E. fascicularis* отличается б. м. изодиаметрическими клетками экзотеция, а от большинства из них также перистомом, представленным низкой мембраной, едва выступающей над устьем. От *E. hungaricus*, имеющего сходную степень редукции перистомы, и от *Physcomitrium arenicola* отличается коробочкой, б. м. суженной к устью, и плоско-выпуклой крышечкой, от второго вида также более мелкими спорами (21–36 μm , а не 40–45 μm).

5. *Entosthodon hungaricus* (Boros) Loeske, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Sonderbeih. B 3(2): 115. 1929. — *Funaria hungarica* Boros, Magyar Bot.

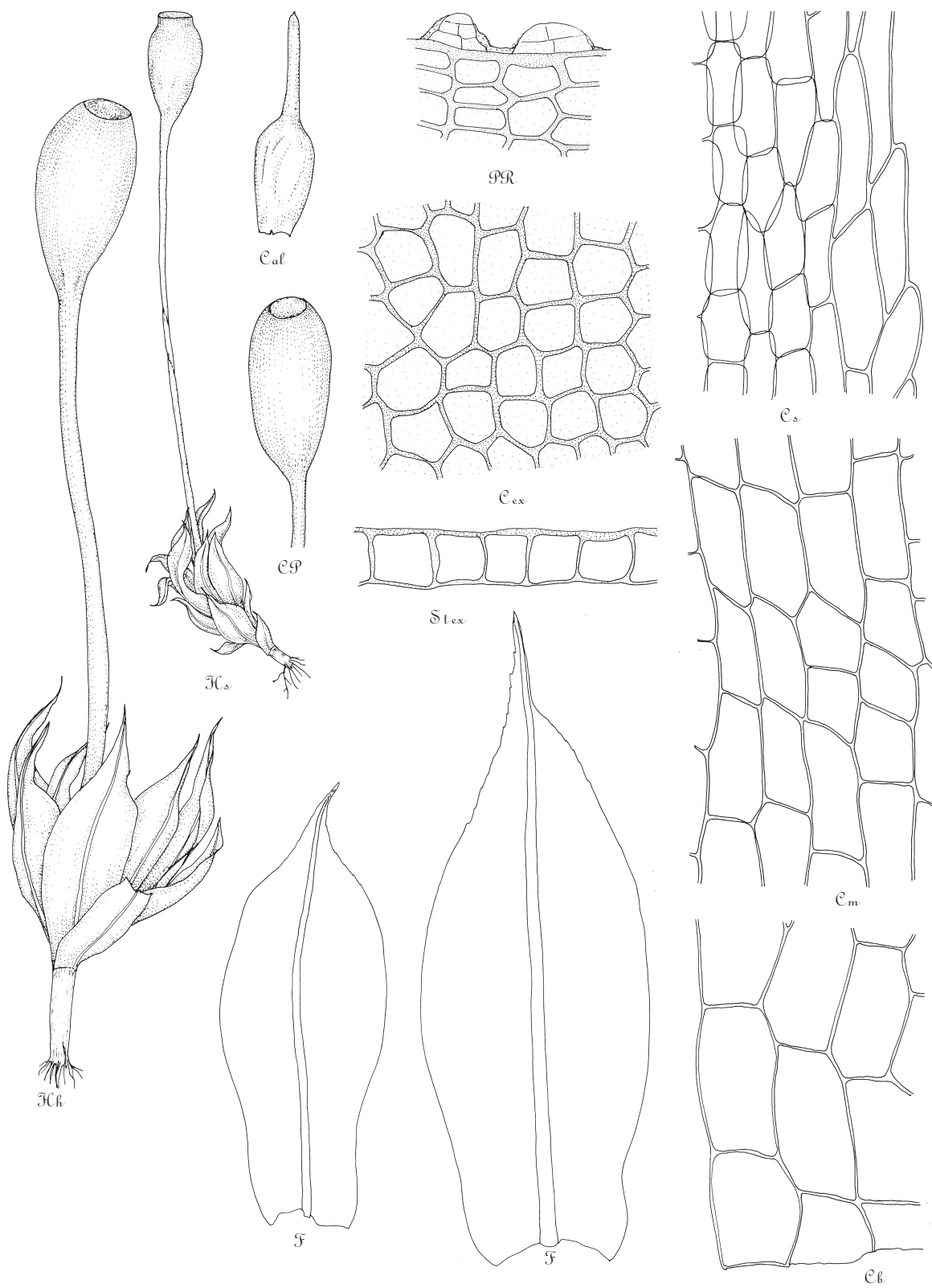


Рис. 77. *Entosthodon fascicularis*: Hs, h×14; CP×14; F×25.6; Cex×288; St ex×288; PR×288; Cs, m, b×288.

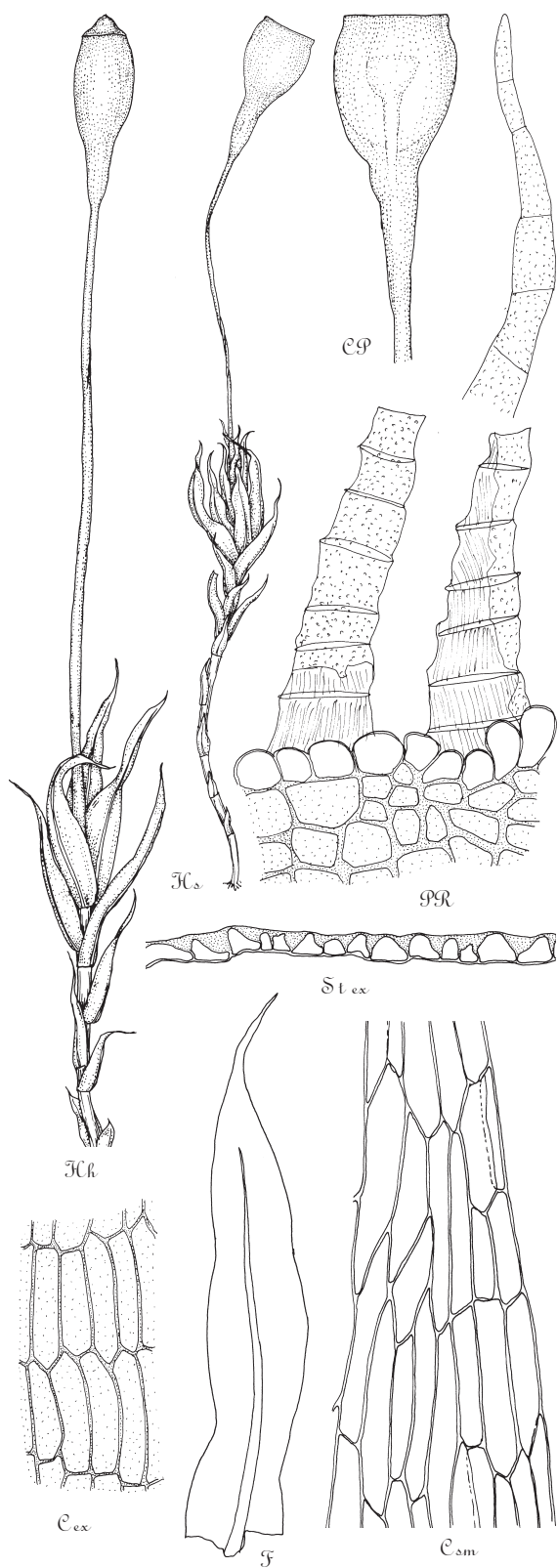


Рис. 79. *Entosthodon stenophyllus*: Hs, h×14; CP×22.5; F×28.8; C ex×320; St ex×320; PR×320; C sm×320.

Стебель 4–7 мм дл, светло-зеленый, в основании буроватый, б. м. равномерно облиственный. Листья кверху постепенно увеличивающиеся, на верхушке стебля розетковидно скупенные, ланцетные до широко линейных, (2.0–)2.2–2.8(–3.3) × (0.4–)0.5–0.6(–0.65) мм, б. м. длинно заостренные; жилка достигает около 5/6 длины листа; клетки в средней и верхней частях листа удлинены 4–6-угольные до линейных, (50–)55–75(–85) × (10–)12–17(–22) μm, в основании несколько шире, 21–27 μm, прямоугольные; кайма не выражена. Ножка 0.4–0.8 см. Коробочка прямостоячая, изредка слабо наклоненная, прямая, удлинненно грушевидная, 1.5–2.5 мм, отчетливо разделенная на равные по длине урночку и шейку; урночка слегка сужена к устью; клетки экзотеция в верхней части коробочки тонкостенные, удлинненно 4–6-угольные до широко линейных, 34–54 × 8–13 μm, на поперечном срезе на поперечном срезе с полукруглым просветом из-за клиновидных утолщений антиклинальных стенок. под устьем более широкие, коротко прямоугольные. Крышечка низко коническая. Перистом двойной, б. м. сросшийся, зубцы до 75 μm, очень ломкие, лишь частично остающиеся на внешней поверхности сегментов, оранжевые, вертикально и косо исчерченные; сегменты эндостомы 40–75 μm дл., оранжевые, позже белые, мелко папиллозные. Споры 24–32 μm.

Вид недавно описан из горной части Дагестана (Fedosov *et al.*, 2010) и на настоящее время известен только из типового местонахождения. Произрастал на сухом освещенном известковистом грунте по обочине горной дороги на высоте около 1330 м над ур. м.

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

По признакам гаметофита *Entosthodon stenophyllus* близок к среднеазиатскому *E. angustifolius* Jur. & Milde, но отличается от него б. м. развитым двойным перистомом, около 75 μm дл. против рудиментарного простого, едва выступающего над устьем (Абрамов и др., 1989), и более крупными спорами (24–32 μm против (14–)16–18 μm). Все виды рода *Entosthodon*, приводящиеся для территории России, имеют более широкие, яйцевидные до яйцевидно-ланцетных (но не ланцетные или линейно-ланцетные) листья, обычно б. м. пыльчатые по

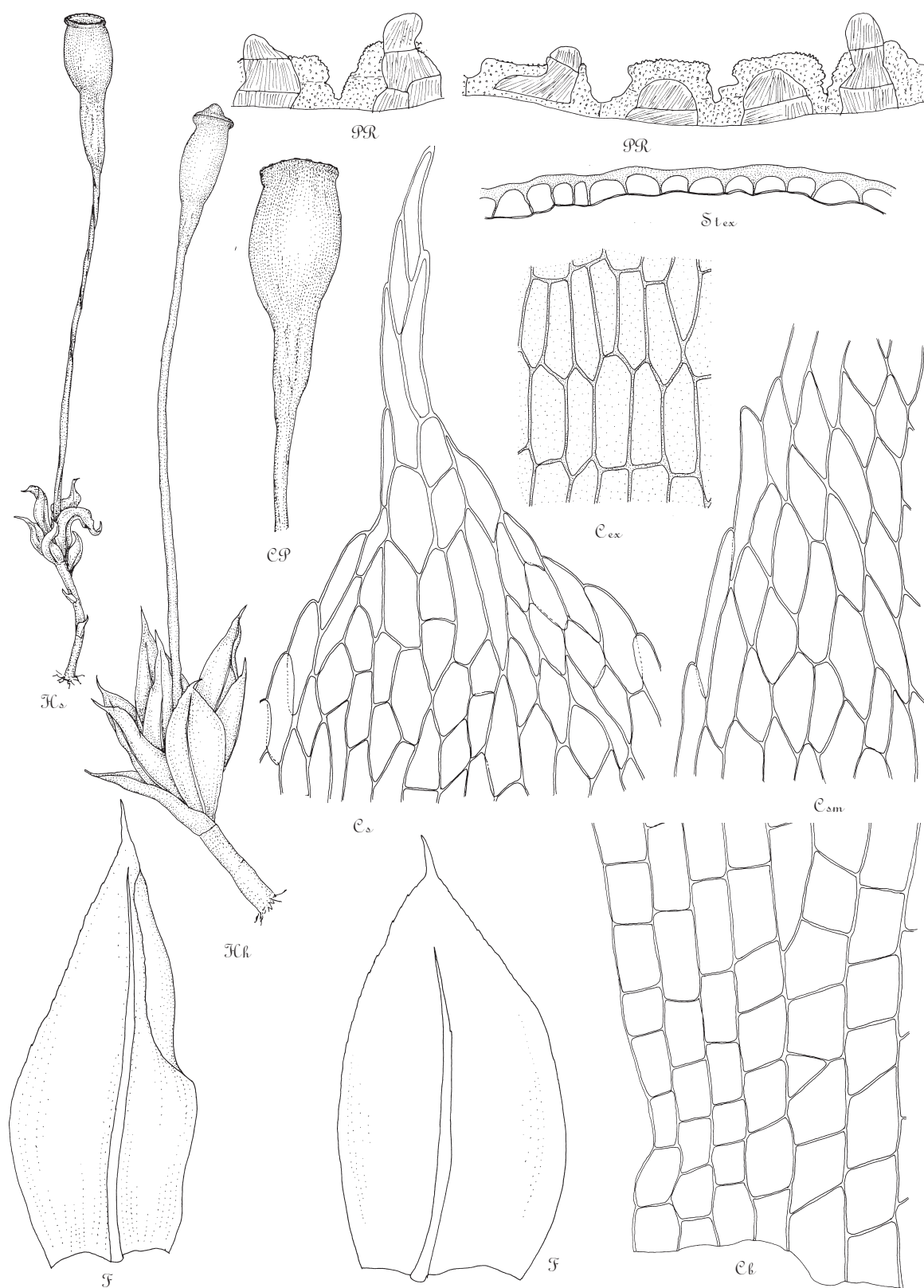


Рис. 80. *Entosthodon abramovae*: $\mathcal{H}_s, h \times 14$; $\mathcal{C}\mathcal{P} \times 22.5$; $\mathcal{F} \times 32$; $\mathcal{P}\mathcal{R} \times 160$; $\mathcal{C}_{ex} \times 160$; $\mathcal{S}t\ ex \times 160$; $\mathcal{C}_s, sm, b \times 256$.

краю, по крайней мере в верхней части, тогда как у *E. stenophyllus* края листа совершенно цельные.

7. **Entosthodon abramovae** Fedosov & Ignatova, *Arctoa* 19: 76. 2010. — **Энтостодон Абрамовой**. Рис. 80.

Стебель 2–4 мм дл. *Листья* яйцевидно-ланцетные до яйцевидных, реже обратнаяйцевидно-ланцетные, (1.8–)2.0–2.4(–2.5)×(0.7–)0.8–1.1(–1.2) мм, с короткой оттянутой верхушкой; *жилка* достигает около 5/6 длины листа, реже кончается под его верхушкой; край городчатый в средней и пильчатый в верхней части листа; клетки в средней части листа б. м. правильно прямоугольные, (45–) 50–75(–80)×(17–)20–27(–32) μm, выше сходного размера, удлинено 4–6-угольные, близ верхушки листа более короткие и толстостенные, часто ромбические, в основании (или только в углах основания) квадратные до коротко прямоугольных близ жилки или поперечно прямоугольных вдоль края листа, 24–39×(19–)24–30(–35) μm, в углах основания часто развита небольшая нерезко ограниченная группа из 3–5 более крупных, тонкостенных, вздутых клеток; кайма в нижней части листа неясно ограниченная, однорядная, в верхней части листа явная, 1–2(–3)-рядная, образованная слегка более толстостенными, желтоватыми до буроватых, длинно прямоугольными до линейных клетками. *Ножка* 0.4–0.6 см. *Коробочка* прямостоячая, изредка едва наклоненная, прямая, удлинено грушевидная, 2.0–2.5 мм дл., отчетливо разделенная на равные по длине урночку и шейку; урночка часто слегка пережата под устьем. Клетки экзотеция в верхней части коробочки тонкостенные, удлинено 4–6-угольные, (35–)40–60(–65)×9–17 μm, на поперечном срезе с полукруглым просветом из-за полулунных утолщений периклинальных стенок. *Крышечка* низко коническая. *Перистом* сильно редуцирован, двойной, б. м. сросшийся, зубцы до 75 μm дл., очень ломкие, более узкие, чем сегменты эндостома, частично остающиеся на их внешней поверхности, оранжевые, вертикально и косо исчерченные; сегменты эндостома 40–75 μm дл., б. м. сросшиеся основаниями, оранжевые, позже белые, мелко папиллозные. *Споры* 17–23 μm.

Вид недавно описан из горной части Дагестана (Fedosov *et al.*, 2010) и в настоящее время известен только из типового местонахождения. Произрастал на сыром затененном мелкоземистом грунте у основания скалы, у ручья, на высоте около 1440 м над ур. м. Название в честь Анастасии Лаврентьевны Абрамовой (1916–2012), советского/российского бриолога.

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 V1 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

Entosthodon abramovae отличается от большинства других представителей рода комбинацией прямой коробочки, рудиментарного двойного перистоста, сравнительно мелких, 17–23 μm (обычно 21–22 μm) спор и умеренных полулунных утолщений стенок клеток экзотеция, в результате чего последние в плане выглядят тонкостенными. Похожий вид, *E. angustifolius*, согласно описаниям и иллюстрациям И.И. Абрамова и др. (1989), имеет более узкие и длинные листья, простой (а не двойной) перистом и более мелкие споры, 14–18 μm (а не 17–23 μm).

8. **Entosthodon handelii** (Schiffn.) Laz., *Zhurn. Inst. Bot. Vseukrains'k. Akad. Nauk* 26. 27: 207. 1938. — *Funaria handelii* Schiffn., *Ann. K. K. Naturhist. Hofmus.* 27: 493. 61–69. 1913. — **Энтостодон Ханделя**. Рис. 81.

Стебель 4–7 мм дл. *Листья* яйцевидно-ланцетные, обратнаяйцевидно-ланцетные до обратнаяйцевидных, часто слегка суженные в средней части, (1.5–)1.7–2.2(–2.8)×(0.7–)0.8–1.0(–1.2) мм, на верхушке коротко заостренные; *жилка* до 2/3–5/6 длины листа; края листа цельные в нижней части, слегка городчатые в средней, пильчатые близ верхушки; клетки в средней части листа (45–) 55–70(–80)×20–30 μm, близ верхушки короче, со слегка утолщенными стенками, в основании листа прямоугольные, (75–) 85–115(–135)×(15–)17–25(–29) μm, в молодых листьях вдоль края коротко прямоугольные до квадратных и поперечно прямоугольных; клетки вдоль края листа не дифференцированные в нижней части листа, неясно дифференцированные в средней части и отчетливо дифференцированные в 1–3 рядах близ верхушки. *Ножка* 0.7–1.3 см. *Коробочка* прямая или слегка наклоненная, часто несколько асимметричная, удлинено грушевидная, 1.8–2.5 мм дл., с шейкой, равной по длине урночке, в зрелом состоянии с расширенным устьем. *Клетки экзотеция* в верхней части урночки удлинено 4–6-угольные, 35–60×7–13 μm, в плане выглядят толстостенными, на поперечном срезе клиновидные. *Крышечка* неизвестна. *Перистом* сильно редуцированный, двойной, зубцы экзостома до 75 μm дл., очень ломкие, лишь частично остающиеся

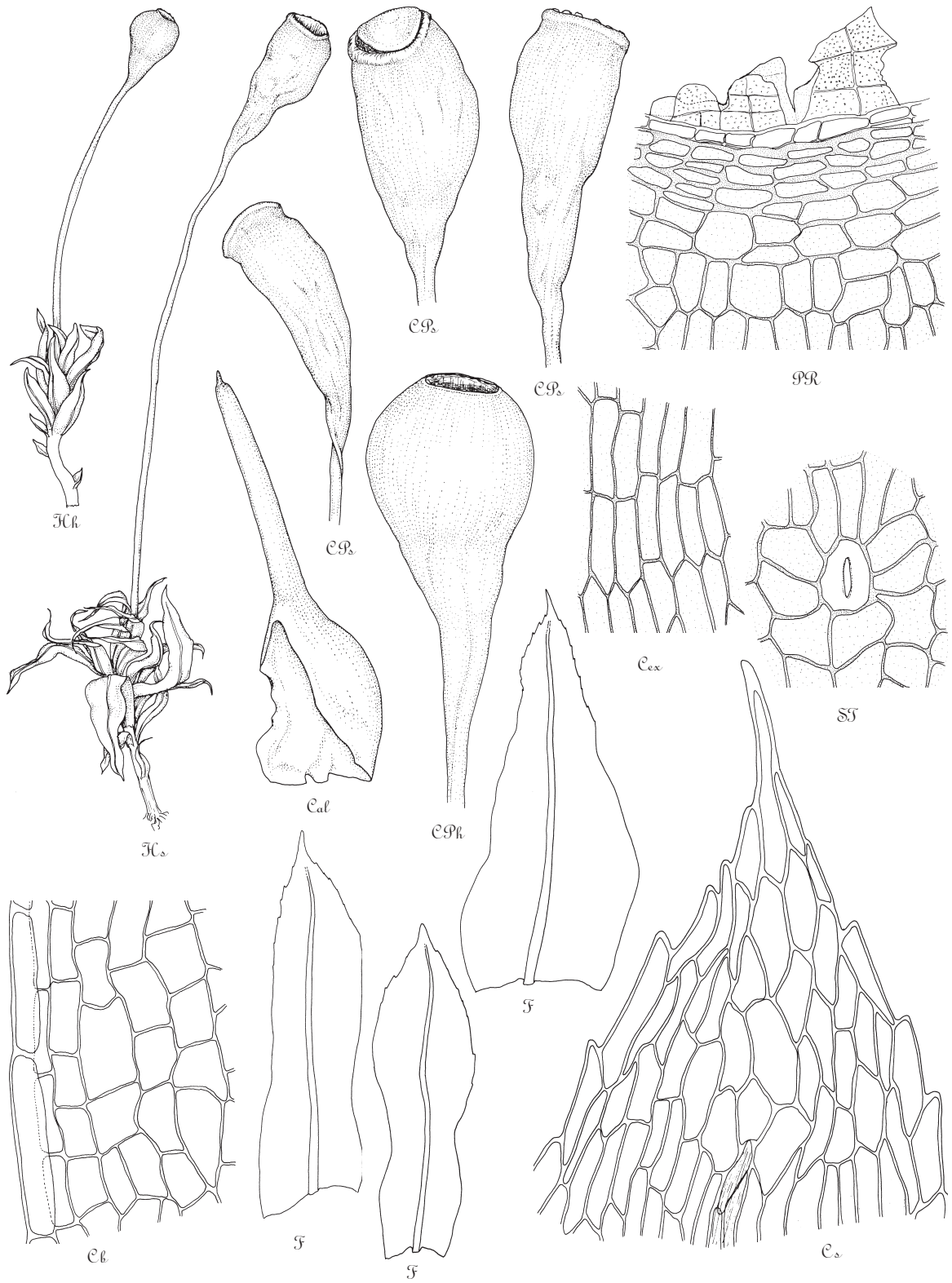


Рис. 81. *Entosthodon handelii*: Hs $\times 14$; Hh $\times 6.5$; CP $\times 14$; Cal $\times 14$; F $\times 32$; C ex $\times 288$; PR $\times 288$; Cs, b $\times 288$.

на внешней поверхности сегментов, оранжевые, вертикально и косо исчерченные; сегменты эндостомы 40–75 μm , более широкие, сросшиеся основаниями, оранжевые, позже белые, мелко папиллозные. Споры 27–35 μm .

Описан из Месопотамии и Курдистана – районов, в настоящее время находящихся на территории Ирака и Турции. Известен также из Ирана, Иордании, Афганистана, Туркмении и Таджикистана. В России вид найден в засушливых районах Кавказа: в Кабардино-Балкарии (долина р. Безенги) и Дагестане (Гунибское плато). Этот ксерофильный вид растет обычно на тонком слое почвы, покрывающем камни известняка и доломитов, а также в основании скал. Название вида в честь Гандель-Мазетти (Handel-Mazzetti, Heinrich Raphael Eduard, 1882–1940), итальянского миссионера и ботаника, одного из первых коллекторов флоры юга Китая.

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 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

Entosthodon handelii может быть принят за *E. fascicularis* и *E. abramovae*, а также за два средиземноморских вида, нахождение которых возможно в России – *E. obtusus* (Hedw.) Lindb. и *E. duriaei* Mont. Он отличается: от *E. fascicularis* б. м. выраженным двойным перистомом и вытянутыми клетками экзотеция; от *E. abramovae* – более узкими, преимущественно яйцевидно-ланцетными (а не яйцевидными) листьями, толстостенными клетками экзотеция, на поперечном срезе с клиновидными просветами и утолщениями, и более крупными спорами, 27–35 μm , крупно папиллозными (а не 17–23 μm , гладкими или с низкими папиллами). *Entosthodon handelii* отличается от *E. obtusus* явственно пыльчатым краем в верхней части листа (а не цельным или слабо городчатый) и удлинненно-грушевидной коробочкой с шейкой, по длине примерно равной урнчке (а не яйцевидно-грушевидной, с шейкой заметно короче урнчки). Отличия от *E. duriaei* включают форму листьев, наиболее широких ниже середины, явственно дифференцированную кайму и пыльчатый край в верхней части листа, тогда как у *E. handelii* каймы нет или она едва дифференцирована, край листа цельный или слабо городчатый, и жилку, достигающую 5/6 длины листа и более (а не около 1/2 длины листа у *E. handelii*).

Род 5. *Physcomitrium* (Brid.) Brid. — Фискомитриум

Растения в рыхлых дерновинках, небольших группах или растущие единичными особями, грязно- или бледно-зеленые. Стебель короткий,

простой или слабо ветвящийся. Листья немногочисленные, в верхней части стебля более крупные, продолговато-яйцевидные до обратнойяйцевидных, коротко туповато заостренные до коротко оттянуто заостренных; край листа плоский, цельный или б. м. крупно пыльчатого из-за выступающих верхних (наружных) углов клеток; жилка оканчивается на 1–4 клетки ниже верхушки листа или коротко выбегает; клетки пластинки в верхней части листа продолговато-шестиугольные, рыхлые, тонкостенные; в основании листа более длинные, прямоугольные; клетки по краю листа иногда длиннее, с желтоватой окраской, образуют слабо дифференцированную кайму. Однодомные, спорофиты часто. Андроцеи с булавовидными парафизами. Гинецеи с короткими нитевидными парафизами. Ножка в (1.2–)2–4 раза длиннее коробочки, желто-бурая. Коробочка светло буроватая до темно бурой, прямостоячая, симметричная, от узко кубковидной и обратнойяйцевидной до широко чашевидной, с короткой или б. м. длинной шейкой; клетки экзотеция прямоугольные или коротко прямоугольные, умеренно утолщенные, под устьем в нескольких рядах поперечно расширенные. Крышечка выпуклая, низко коническая или почти плоская, с крупной или очень мелкой бородавочкой или с коротким клювиком. Колечко не отделяющееся или отделяющееся фрагментарно. Перистом отсутствует. Споры крупные, 26–45 μm , крупно папиллозные (см. примеры, рис. 67С–Е). Колпачок узкий, в основании разделенный на прилегающие к крышечке 3–5 долей, покрывает крышечку лишь отчасти.

Тип рода – *Physcomitrium sphaericum* (Ludw.) Fuernr. Род включает от 25 до 65 видов (многие – слабо изученные), распространенных на всех континентах. Недавнее молекулярно-филогенетическое исследование Funariaceae (Liu *et al.*, 2012) свидетельствует о полифилетичности рода, выделение которого основано главным образом на признаках спорофита. Название вида от φύσκη – дуть, выдувать (греч.) [и отсюда: вздутый, пузыревидный] и μίτρα – шапка (греч.), по вздутому колпачку.

1. Коробочка полушаровидная до широко чашевидной, после рассеивания спор под устьем не суженная; шейки нет или она короткая, слабо отграниченная; споры созревают осенью .. 2
- Коробочка грушевидная или обратнойяйцевидная, после рассеивания спор под устьем перетянута; шейка отграниченная; споры созревают весной 4

2. Клетки экзотеция изодиаметрические, колленхиматические; листья туповатые; ножка 2–5 мм дл.; коробочка чашевидная до пиаловидной, после рассеивания спор до широко пиаловидной 5. *P. sphaericum*
- Клетки экзотеция коротко прямоугольные, не колленхиматические; листья заостренные; ножка 4–8 мм дл.; коробочка полушаровидная, после рассеивания спор до чашевидной 3
3. Листья в верхней части стебля обычно шпательевидные, коротко заостренные, с едва дифференцированным коротким кончиком или без него; жилка оканчивается непосредственно под верхушкой листа; клетки в верхней части листа преимущественно удлинено ромбические, 50–100×20–40 μm; края листа без каймы, в верхней части грубо пильчатые; колечко из 1 ряда мелких поперечно прямоугольных толстостенных клеток 3. *P. eurystomum*
- Листья яйцевидно-ланцетные, б.м. длинно заостренные, жилка оканчивается в верхушке листа или выбегает, формируя б. м. длинное остроконечие; клетки в верхней части листа преимущественно прямоугольные, 30–50×17–25 μm; вдоль края листа от основания до верхушки отчетливо дифференцирована кайма из 1–2 рядов узких удлинённых желтоватых клеток; в верхней части край мелко пильчатый; колечко из 1-ряда мелких поперечно прямоугольных толстостенных клеток 4. *P. acuminatum*
4. Коробочка широко обратнойяцевидная, б. м. быстро суженная в шейку, которая короче длины урночки; широко распространенный вид 2. *P. pyriforme*
- Коробочка узко грушевидная, очень постепенно суженная в шейку, которая равна или длиннее урночки; относительно редкий вид степной зоны 1. *P. arenicola*
- ♦
1. Capsules hemispheric to broadly cupulate, not constricted below mouth; neck absent or very short and not sharply delimited from urn; spores mature in late summer and autumn 2
- Capsules pyriform to obovate, usually constricted below mouth; neck clearly delimited from urn; spores mature in spring and early summer ... 4
2. Exothelial cells isodiametric, collenchymatous; leaves obtuse; setae 2–5 mm long; capsules broadly cupulate, often wider than long after dehiscence 5. *P. sphaericum*

This species occurs sporadically in southern Russian Far East and is very rare in other parts of the country. Its rarity may be apparent rather than real and due to its development in late summer and autumn when collecting activity is declining. The presence of conspicuously broad cupulate capsules sharply distinguish it from all other Russian species of the genus.

- Exothelial cells short-rectangular, evenly thick-walled; leaves acute; setae 4–8 mm long; capsules hemispheric to cupulate, equal to or slightly longer than wide after dehiscence 3
- 3. Upper leaves usually spatulate, broadly acute, weakly or not apiculate; costae subpercurrent; upper leaf cells mostly elongate-rhomboidal, 50–100×20–40 μm; leaf margins not bordered, serrate above; annuli with two rows of thick-walled cells 3. *P. eurystomum*

This species is more common in the southern regions of the Russian Far East and European Russia. The presence of capsules that are not constricted below the mouth is a critical diagnostic character of the species, but the same feature occasionally is present in poorly developed phenotypes of *P. pyriforme*. Difficult collections can be distinguished by the number of oblate cell rows below the mouth (2–5 in *P. eurystomum*, 5–13 in *P. pyriforme*); spore size (30–45 μm in *P. eurystomum*, 26–37 μm in *P. pyriforme*); setae length (4–6 mm in *P. eurystomum*, 5–8 mm in *P. pyriforme*), and spore maturation time (mid-summer to autumn in *P. eurystomum*, spring to early summer in *P. pyriforme*).

- All leaves ovate-lanceolate, acuminate, strongly mucronate; costae percurrent or excurrent; upper leaf cells mostly rectangular, 30–50×17–25 μm; leaf margins bordered throughout by 1–2 rows of elongate, narrowed, yellowish cells, crenulate above; annuli with one row of thick-walled cells 4. *P. acuminatum*

In Russia this species is known from a single collection from the Caucasus. Many authors consider *P. acuminatum* a synonym or infraspecific taxon of *P. eurystomum*, but the Russian collection contrasted sharply with *P. eurystomum* collections from Russia (see characters in the key) and agrees well with the distinctions made between these taxa in the literature.

- 4. Capsules broadly obovate, more or less abruptly constricted to necks; capsule necks shorter than urn; widespread species 2. *P. pyriforme*
- A common species in European Russia, also known from scattered localities in the southern part of West Siberia and a single locality in Yakutia.

— Capsules narrowly pyriform, gradually narrowed to necks; capsule necks equal to or longer than urn; rare species in steppe zone of European Russia

1. *P. arenicola*

This is a rare species in the steppe and forest-steppe zones of European Russia. It has narrow capsules that sharply distinguish it from other species of the genus, and somewhat resembles those of *Entosthodon hungaricus*. However, *E. hungaricus* differs in its much smaller plant size and in having thick-walled rather than thin-walled exothecial cells.

1. ***Physcomitrium arenicola*** Lazar., Ukrajins'k. Bot. Zhurn. 4: 37. 1928. — **Фискомитриум песчаный**. Рис. 67D, 82.

Растения в небольших группах, светло-зеленые. *Стебель* 2–3 мм дл. *Листья* продолговатояйцевидные, 1.7–2.2×0.6–0.9 мм, б. м. резко суженные в коротко оттянутую верхушку; край цельный; жилка оканчивается в верхушке листа; *клетки пластинки* 30–75×13–21 μm, б. м. прямоугольношестиугольные, в нижней части листа прямоугольные; по краю не дифференцированные. *Спорофиты* часто. *Ножка* 2–3(–5) мм. *Коробочка* желтовато-коричневая, часто с оранжевым оттенком, 1.5×0.5 мм, узко кубковидная или грушевидная, с длинной шейкой, под устьем суженная; клетки экзотеция тонкостенные, под устьем в 7–9 рядов квадратные до поперечно прямоугольных, толкостенные. *Крышечка* плоская, с клювиком. *Споры* 40–45 μm, оливково-бурые, созревают весной.

Описан из Украины. Эндемик южных районов Восточной Европы. В России встречается в пределах степной и лесостепной зон, от Белгородской и Липецкой областей до северного Причерноморья и Нижнего Поволжья. Указание для Нижегородской области нуждается в подтверждении. Растет на отмелях рек, оползающих склонах, стенках промоин по днищам оврагов, проплешинах на заброшенных полях.

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 Krm Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

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

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

По форме коробочки, имеющей длинную шейку, данный вид больше похож на *Entosthodon hungaricus*, чем на прочие виды *Physcomitrium*. Однако клетки экзотеция у *P. arenicola* коротко прямоугольные, с равномерно утолщенными стенками, а у *E. hungaricus* – узкие, с сильно

утолщенными продольными стенками. От *E. fascicularis*, у которого клетки экзотеция изодиаметрические, *P. arenicola* отличается более крупными спорами.

2. ***Physcomitrium pyriforme*** (Hedw.) Hampe, Linnaea 11: 80. 1837. — *Gymnostomum pyriforme* Hedw., Sp. Musc. Frond. 38. 1801. — **Фискомитриум грушевидный**. Рис. 67E, 83.

Растения обычно в небольших группах или формируют обширные рыхлые дерновинки, грязно- или бледно-зеленые. *Стебель* 1–5 мм дл. *Листья* до 3–3.5×1.0–1.3 мм, яйцевидные до шпательевидных, коротко и широко заостренные, вверху тупо или б. м. остро пильчатые; клетки 50–100 (–125)×20–40 μm, ромбические или ромбоидальношестиугольные, в нижней части листа прямоугольные. *Спорофиты* часто. *Ножка* 5–8 мм. *Коробочка* светло-коричневая, 1.0–1.9×0.7–1.3 мм, широко обратнояйцевидная или кубковидная, с б. м. короткой шейкой, в закрытом состоянии и в начале рассеивания спор не суженная или лишь немного суженная к устью, затем, по мере рассеивания спор, широко открытая, опорожненная – суженная под устьем. *Крышечка* с коротким клювиком. *Колечко* из 1–2 рядов мелких клеток, частично отпадающее. *Споры* 26–36 μm, желтовато-бурые, созревают весной.

Описан с характеристикой locus classicus “по всей Европе”. Один из наиболее широко распространенных видов рода. Обычен в большинстве стран Западной Европы, Северной Африке, Северной Америке; совершенно не проникает в Арктику и весьма редок в более северных таежных районах. За пределами Голарктики известен из Мексики, Австралии и Новой Зеландии. На территории России обычен в европейской части, от южной тайги и до степной зоны. В Сибири встречается sporadически в предгорьях Западного Саяна и в равнинных районах. Растет на влажной глинистой или илестой почве по берегам рек, озер, прудов, по сырым проселочным дорогам, как на открытых местах, так и среди леса, нередко бывает весьма обилён.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ki Ura

Kn **Le Ps** No Vo Km **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 Krm 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

Легко отличается от предыдущего и следующего видов по форме коробочки. Вместе с тем, по этому признаку *P. pyriforme* очень сильно варьирует, и отдельные

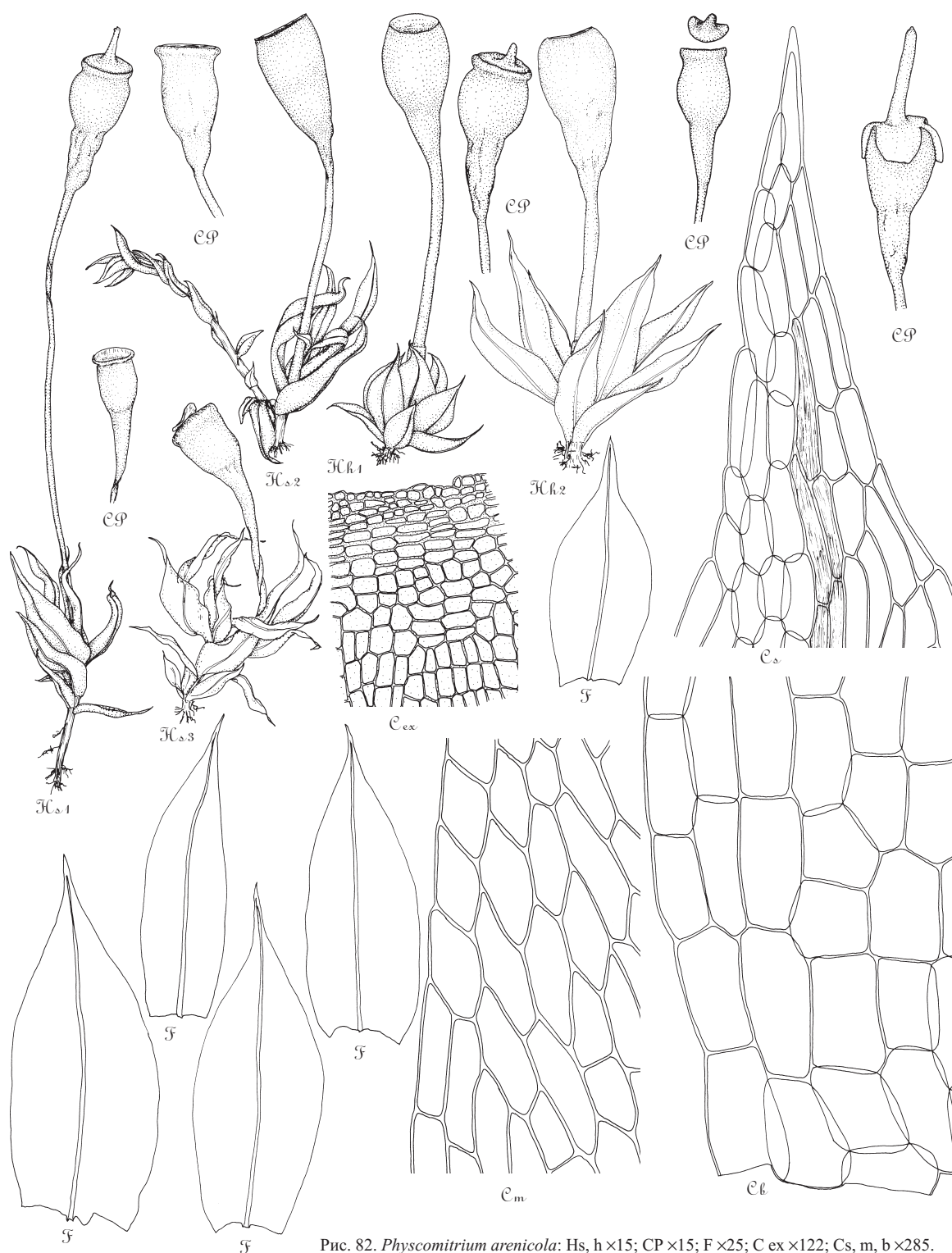


Рис. 82. *Physcomitrium arenicola*: Hs, h $\times 15$; CP $\times 15$; Ж $\times 25$; С ex $\times 122$; Сs, m, b $\times 285$.

образцы имеют менее суженные под устьем коробочки. Такие образцы иногда определяли как *P. eurystomum*; однако последний вид отличается коробочкой, длина которой равна ширине и которая никогда не бывает

суженной к устью и под ним (даже слабо), а также крупными темно-бурыми спорами, 30–45 μm , которые созревают осенью, а не весной или в начале лета, как у *P. pyriforme*.

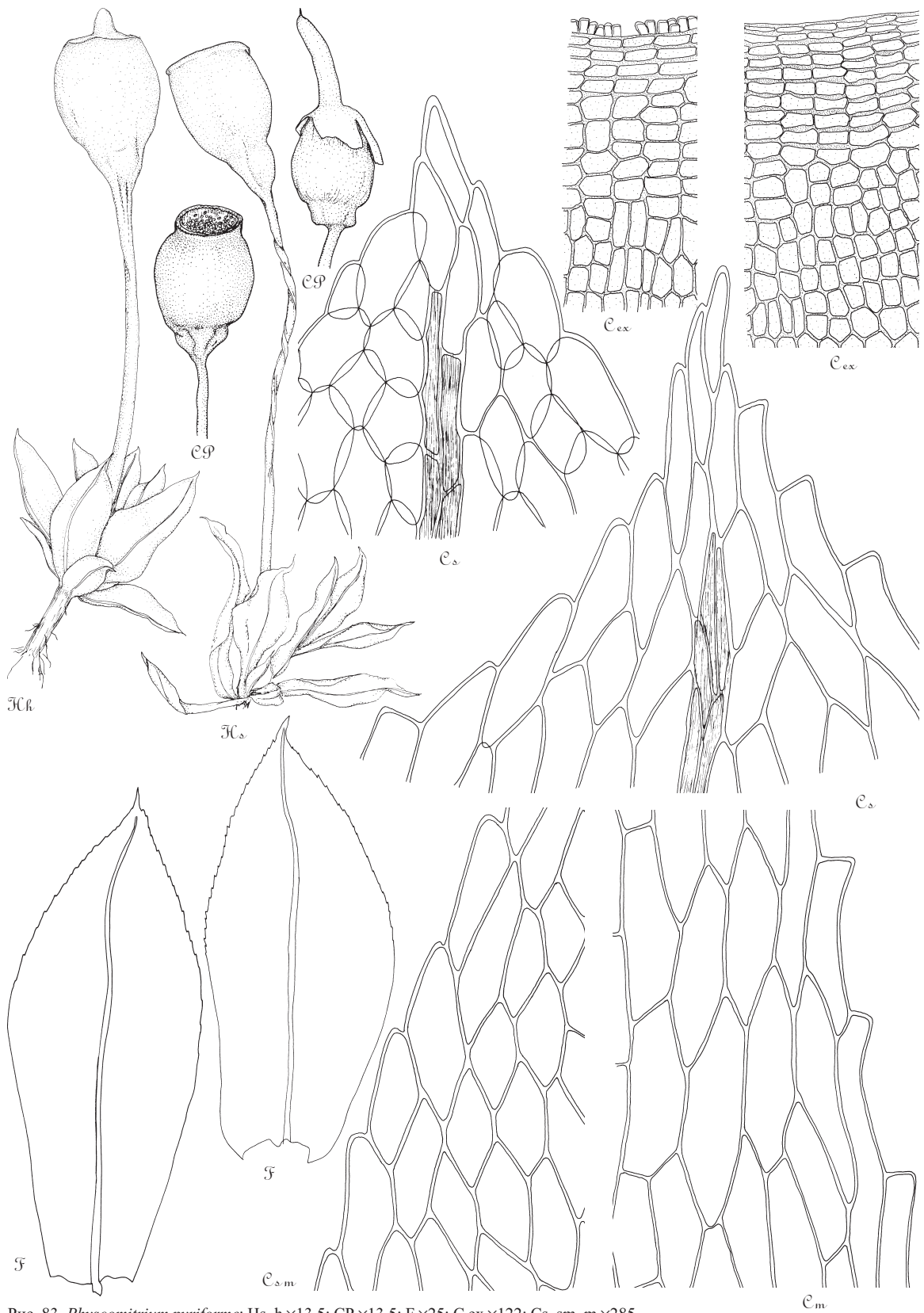


Рис. 83. *Physcomitrium pyriforme*: Жс, h×13.5; CP×13.5; Ф×25; Сex×122; Сs, sm, m×285.

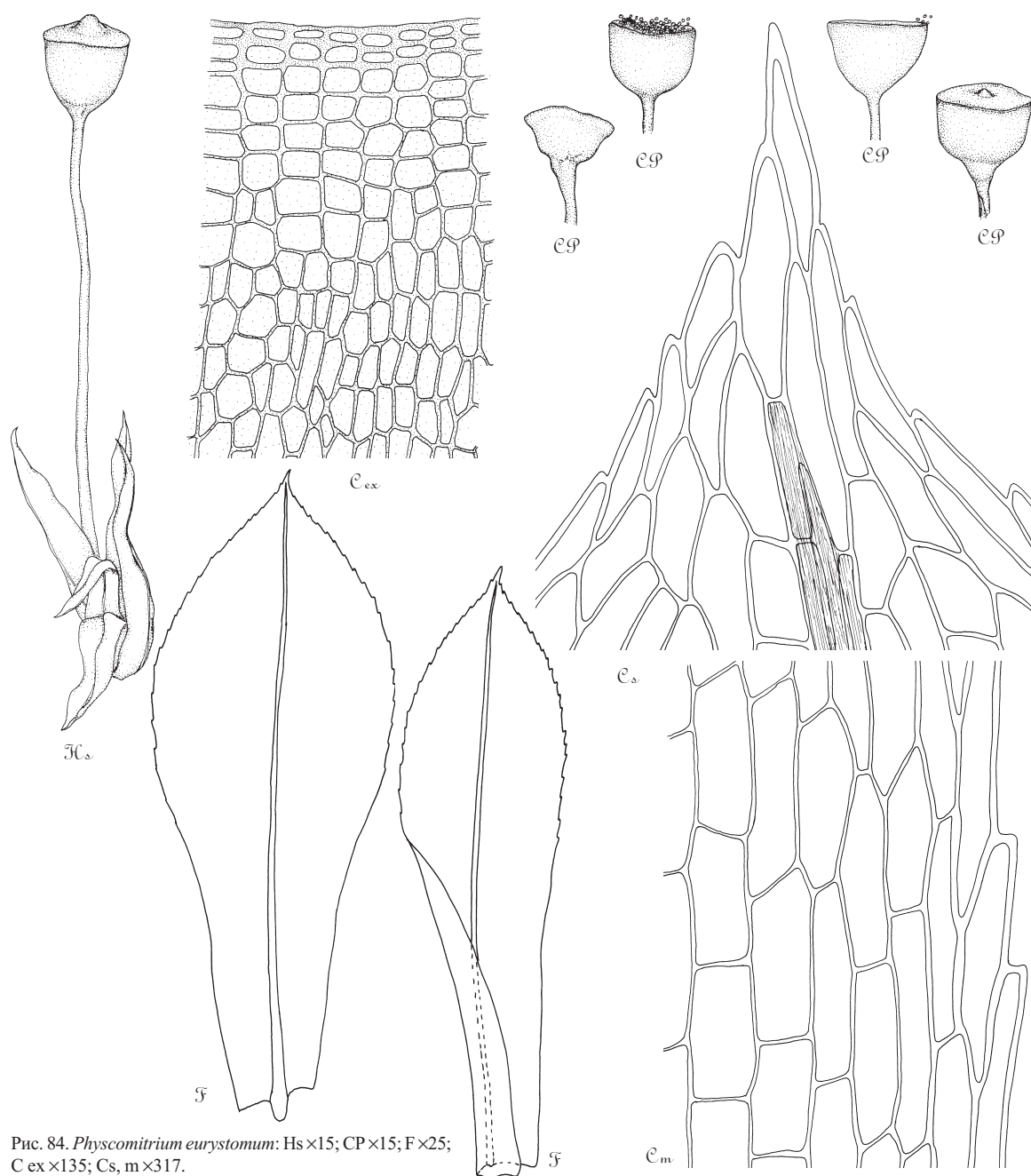


Рис. 84. *Physcomitrium eurystomum*: Hs $\times 15$; CP $\times 15$; F $\times 25$; C ex $\times 135$; Cs, m $\times 317$.

3. *Physcomitrium eurystomum* Sendtn., Denkschriften der Bayerischen Botanischen Gesellschaft in Regensburg 3: 142. 1841. — **Фискомитриум широкоустьевый**. Рис. 84.

Растения отдельные или в небольших группах, грязно- или бледно-зеленые. Стебель 1–5 мм дл. Листья до 3–3.5 $\times$ 1.0–1.3 мм, яйцевидные до spatulovidnykh, коротко и широко заостренные; край сверху тупо или б. м. остро пильчатый; клетки 50–100 (–125) $\times$ 20–40 μ m, ромбические или ромбо-

идально-шестиугольные, в нижней части листа прямоугольные. Спорофиты часто. Ножка 4–6 мм. Коробочка светло-коричневая, 1.0–1.9 $\times$ 0.7–1.3 мм, широко обратнояйцевидная или кубковидная, с б. м. короткой шейкой, не суженная к устью. Крышечка с коротким клювиком. Колечко из 2 рядов мелких поперечно прямоугольных клеток с утолщенными стенками, частично отпадающее. Споры 30–45 μ m, желтовато-бурые, созревают весной.

Описан из Силезии на территории Польши. Распространение вида нельзя считать удовлетворительно изученным, поскольку из-за не вполне точных описаний и признаков, в известной степени промежуточных между *P. pyriforme* и *P. sphaericum*, за него принимались маргинальные формы этих видов, особенно *P. pyriforme*. Довольно обычен вид на Дальнем Востоке, особенно в Приморье, в Сибири отмечен в Бурятии, Иркутской области, Забайкальском крае и на Алтае, а также в Якутии. Растет по окраинам полей и дорог, на сырой глинистой почве, по илистым отмелям. Встречается на Украине и, вероятно, будет найден в европейской части России.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura
Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv
Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko V1 Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
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

Physcomitrium euryostomum отличается от *P. sphaericum* острыми (а не тупыми) листьями; несколько более крупными спорами, 30–45 μm (а не 27–37); светло-коричневыми (а не темно-коричневыми), не колленхиматическими клетками экзотеция; более длинной ножкой, 4–6 мм (а не 1.5–2 мм, редко до 4 мм), а также коротко цилиндрической формой коробочки, тогда как у *P. sphaericum* коробочка суживается к основанию практически от устья. У *P. pyriforme* не вполне развитые коробочки весьма похожи на *P. euryostomum*. В большинстве случаев, если в образце много растений с коробочками, перетяжка под устьем хотя бы у некоторых, наиболее развитых растений позволяет легко исключить *P. euryostomum*; иногда, однако, когда коробочки единичные и не вполне развитые, определить растения по этому признаку сложно. Дополнительными признаками можно считать следующие: широкие клетки экзотеция под устьем у *P. euryostomum* в 2–5 рядов, у *P. pyriforme* – в 5–13 рядов; ножка у *P. euryostomum* 4–6 мм (а не 5–8), спороносит *P. euryostomum* в конце лета и осенью, а не весной. Отличия *P. euryostomum* от *P. acuminatum* рассмотрены в ключе и в комментарии к этому виду.

4. Physcomitrium acuminatum Bruch, Schimp. & W. Gümbel, Bryol. Eur. 3: 247. 300. 1841. — *Physcomitrium euryostomum* subsp. *acuminatum* (Bruch, Schimp. & W. Gümbel) Giacom., Istituto Botanico della R. Università R. Laboratorio Crittogamico Pavia, Atti 4: 227. 1847. — **Фискомитриум длиннозаостренный**. Рис. 85.

Растения розетковидные, одиночные или в небольших группах, грязно- или бледно-зеленые.

Стебель очень короткий, около 1 мм дл. *Листья* 2.0–2.7×0.8–1.1 мм, яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, постепенно длинно заостренные, в верхней части мелко пильчатые; *жилка* оканчивается в верхушке листа или выбегает, формируя б. м. длинное остроконечие; клетки 30–50(–65)×17–25 μm , б. м. правильно прямоугольные с отдельными ромбоидально-шестиугольными клетками, в нижней части листа прямоугольные; вдоль края листа от основания до верхушки в 1–2 рядах более узкие и длинные, 120–170×10–15 μm , желтоватые, формирующие отчетливо дифференцированную кайму. *Спорофиты* часто. *Ножка* около 5 мм. *Коробочка* светло-коричневая, 0.8–1.3×0.6–1.0 мм, кубковидная, с б. м. короткой шейкой, не суженная к устью. *Крышечка* коническая, с бугорком на верхушке. *Колечко* из 1 ряда мелких поперечно прямоугольных клеток с утолщенными стенками. *Споры* 26–36 μm , желтовато-бурые, папиллозные, созревают весной.

Описан из Швейцарии. Распространение вида не вполне ясно, так как долгое время он не рассматривался в качестве самостоятельного. Мельничук (1970) приводит его для европейской части СССР, Кавказа и Дальнего Востока. Для Саратовской области был указан Черепановой (1971), но образец в гербарии LE отсутствует. В настоящее время нам известен единственный образец вида из России, собранный в Кавказском заповеднике в 1951 году. В этом местонахождении произрастал на влажной почве на берегу р. Мзымта, в литературных указаниях также отмечался по краям канав, ручьев и дорог.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura
Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv
Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko V1 Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
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

Значительные отличия морфологии гаметофита *Physcomitrium acuminatum* от *P. euryostomum*, заключающиеся не только в сравнительно длинно заостренной верхушке листа с оканчивающейся в ней или выбегающей жилкой и дифференцированной кайме, но и в преимущественно ортогональной клеточной сети в верхней части листа, с более мелкими, чем у второго вида клетками, дают нам основание рассматривать их в качестве самостоятельных, хорошо отграниченных видов. Дифференцированная кайма и выбегающая жилка позволяют отличить *P. acuminatum* от всех остальных российских представителей рода.

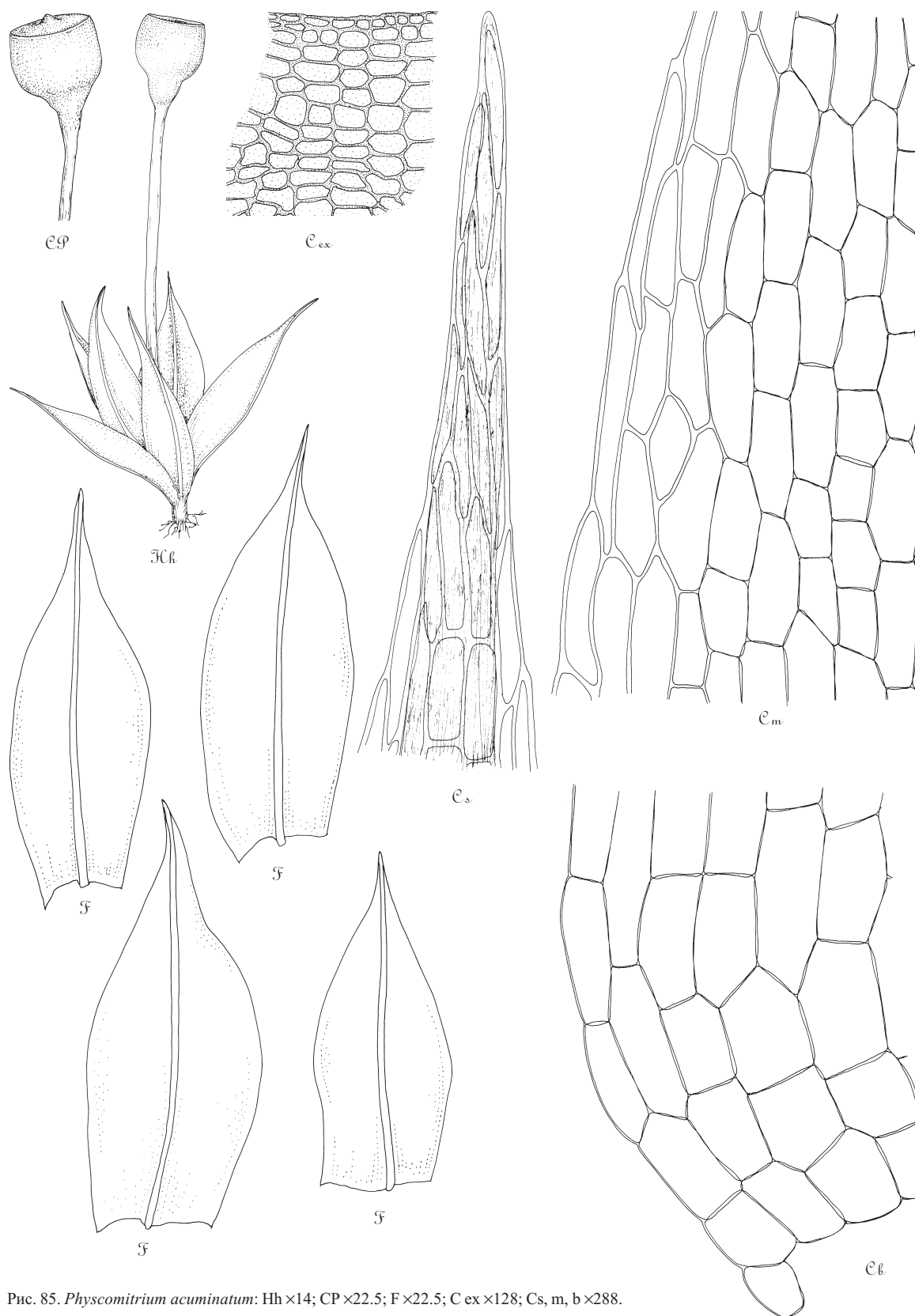


Рис. 85. *Physcomitrium acuminatum*: Hh $\times 14$; CP $\times 22.5$; F $\times 22.5$; C ex $\times 128$; Cs, m, b $\times 288$.

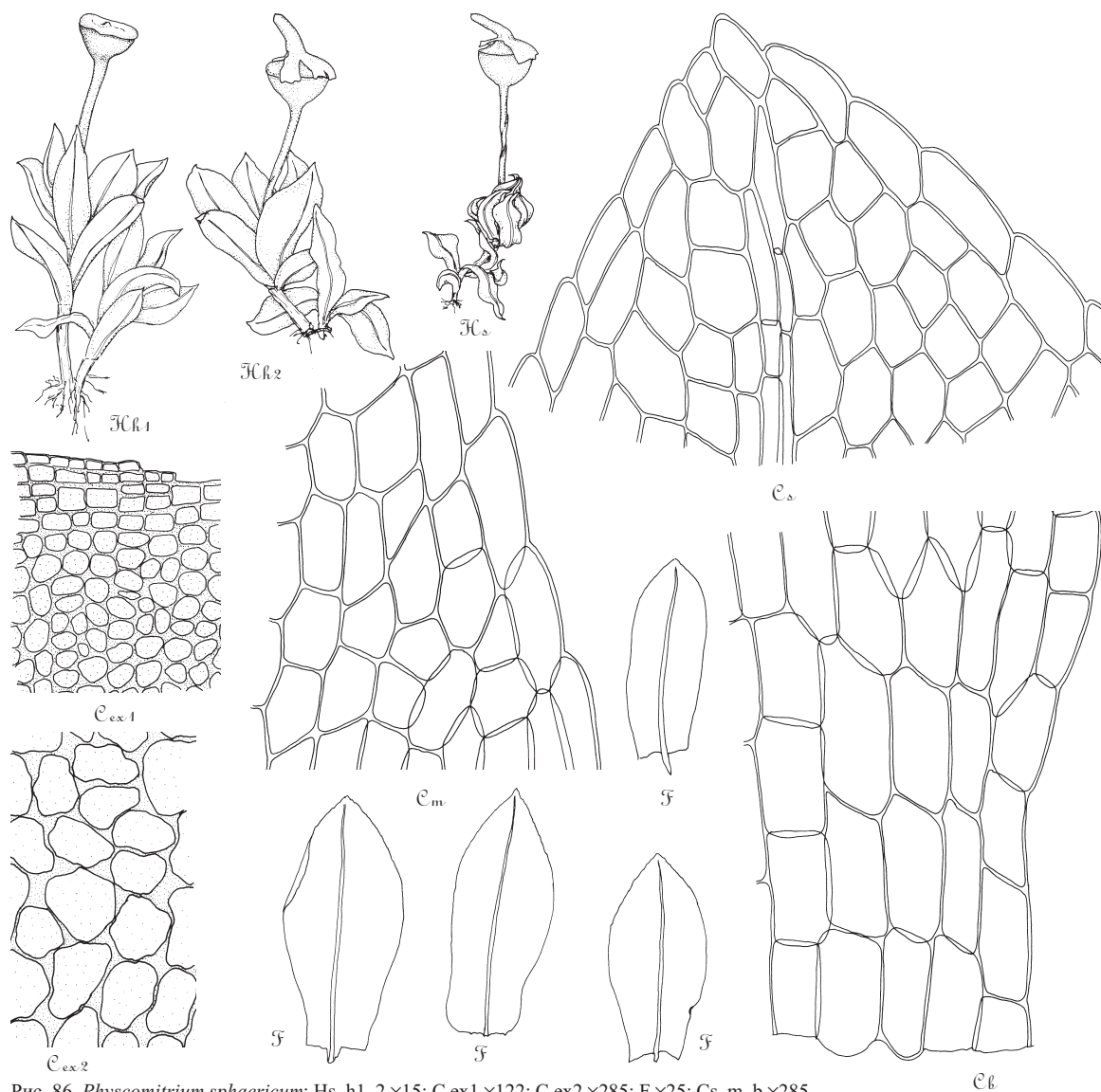


Рис. 86. *Physcomitrium sphaericum*: Hs, h1, 2 $\times 15$; C ex1 $\times 122$; C ex2 $\times 285$; F $\times 25$; Cs, m, b $\times 285$.

5. *Physcomitrium sphaericum* (Ludw.) Fuernr. in Hampe, Flora 20: 285. 1837. — *Gymnostomum sphaericum* Ludw. in Schkur, Deutschl. Krypt. Gew. 2(1): 26. 11b. 1810. — **Фискомитриум сферический**. Рис. 67C, 86.

Растения в небольших группах, грязно- или бледно-зеленые. *Стебель* 1–2 мм дл. *Листья* 1–1.5 $\times$ 0.5–0.7 мм, обратнойцевидные до spatuliformных, коротко и широко заостренные, на верхушке тупые; край цельный или вверху очень слабо и тупо пильчатый; клетки 30–50 $\times$ 20–30 μ m, округло-шестиугольные или неправильно много- или четырехугольные. *Ножка* буроватая, 1.5–2 (–4) мм. *Коробочка* в закрытом состоянии полушаровидная, практически без шейки, открытая с

очень широким устьем, чашевидная до почти блюдцевидной. *Крышечка* плоская, с бородавочкой. *Колечко* не опадающее, из 1–2 рядов мелких клеток. *Споры* 27–37 μ m, темно-бурые, созревают осенью.

Описан из умеренных районов Европы. Довольно распространенный вид в Японии, Китае, Корее, существенно более редкий в западной части Евразии (в Средней Азии, на Ближнем Востоке и в Европе, хотя указывается для большинства стран Северной и Центральной Европы). В России довольно обычен на юге Приморского края, также недавно обнаружен на Курильских островах (Итуруп), указан для Бурятии; единичные находки известны в европейской части России (Ленинградская, Московская и Рязанская области, Карелия, указывался для Марий-Эл). Разви-

вается в конце лета и осенью, с чем, вероятно, отчасти и связано то, что вид редко попадает в поле зрения коллекторов.

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 Evr **Prm** Sah **Kur**

Вид легко узнать по широко чашевидной коробочке, при подсыхании часть из них выглядят как почти блюдцевидные. *Physcomitrium sphaericum* мельче других видов рода и растет он не столь крупными дерновинками, как, например, *P. pyriforme*: если в старой колее найдено одно растение, второе может иногда быть обнаружено только после длительных упорных поисков. Furness & Hall (1981) обобщили наблюдения динамики численности вида в ряде районов Англии, где он в отдельные годы встречался массово, потом долгие годы вовсе не появлялся, а затем опять давал вспышки, б. ч. в конце более жаркого лета. Объяснение этому авторы видят в возможности сохранения жизнеспособных спор в иле на протяжении нескольких десятилетий.

Род 6. *Physcomitrella* Bruch, Schimp. & W. Gümbel — Фискомитрелла

Растения мелкие, растущие обычно единичными побегами или несомкнутыми группами, ярко- или светло-зеленые. *Стебель* короткий, розетковидно облиственный, иногда с единичными веточками. *Листья* узко обратнояйцевидные, коротко заостренные; край пильчатый в верхних 1/3–2/3; *жилка* оканчивается ниже верхушки листа; *клетки* продолговато-шестиугольные, рыхлые, тонкостенные. *Обоеполюй или несмешанно обоеполюй*. Парафизы немногочисленные, короткие, булабовидные. *Ножка* значительно короче коробочки. *Коробочка* маленькая, прямостоячая, округлая, с остро оттянутой верхушечкой, клейстокарпная, раскрывающаяся неправильным разрывом стенки; клетки экзотеция очень тонкостенные, из-за чего коробочка кажется прозрачной. *Споры* крупные, высоко игольчато папиллозные. *Колтачок* маленький, покрывает только самую верхушку коробочки.

Тип рода – *Physcomitrella patens* (Hedw.) Bruch, Schimp. & W. Gümbel. Род включает единственный вид с несколькими внутривидовыми таксонами (Tan, 1979). Название – уменьшительное от близкого рода, *Physcomitrium*.

♦ *Physcomitrella patens* is a sporadically occurring ephemeral plant, common in the middle part of European Russia where it grows on soil along river banks, bottoms of denudated ponds, and wet forest roads with semi-permanent pools, usually on fine silty soils. It is occasionally frequent in some regions of West and Central Siberia along sandbanks of the Ob and Abakan Rivers, but very rare on the Jenisey River and found twice in Yakutia on the banks of the Lena and Aldan Rivers, but only as single plant in both cases. Probably the strong fluctuation in water levels in the big Siberian rivers keeps it from being more common. In the mountain regions of South Siberia it occurs only at low altitudes, and in the Caucasus forest belt it was found once in a pool on a forest road.

1. *Physcomitrella patens* (Hedw.) Bruch, Schimp. & W. Gümbel, Bryol. Eur. 1: 13. pl. 3: *patens*. 1849. — *Phascom patens* Hedw., Sp. Musc. Frond. 20. 1801. — **Фискомитрелла отклоненная**. Рис. 67F, 87.

Стебель 2–5 мм дл. *Листья* 1.5–3.0×0.4–0.7 мм; клетки 40–90×15–25 μm. *Спорофиты* часто. *Коробочка* 0.5–0.8 мм в диаметре. *Споры* 25–30 μm, созревают с середины лета до осени.

Описан из Германии. Вид довольно обычен во многих районах Северной и Центральной Европы, но редок (хотя широко распространен) в азиатской части России и Северной Америке; отмечен также в Южной Европе, Ираке, Японии. На территории европейской части России известен из довольно многих областей, но б. ч. из немногих точек, что, несомненно, связано с трудностью поиска этого мелкого вида. На Кавказе найден единственный раз возле лужи на сырой лесной дороге в нижнем горном поясе. В Западной Сибири встречается местами в большом количестве по отмелям Оби и ее притоков. Также обилие по отмелям Абакана, но на Енисее, в который Абакан впадает, крайне редок (сборы XIX века в районе Енисейска). В Якутии известны всего две находки *Physcomitrella patens* на берегах Лены и Алдана, и в обоих случаях по одному растению. Явно паводковый режим здесь не позволяет развиваться виду в присущем ему обилии. *Physcomitrella patens* встречается на открытых местах, на глинистой или, чаще, илистой почве, на отмелях, на дне спущенных прудов, сырых проселочных дорогах. Помимо мелких размеров, недостаточная изученность распространения вида определяются также его поздним развитием, к концу лета и осенью, когда полевые работы уже заканчиваются. Видовой эпитет был дан по далеко отстоящим и отклоненным листьям, чем вид резко отличался от прочих видов рода *Phascom*, в котором он был описан.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura
 Kn **Le** **Ps** No **Vo** Ki Ud **Pe** Sv
Sm Br Ka Tv **Msk** **Tu** Ya Iv Ko VI **Rz** Nn **Ma** Mo Chu **Ta** **Ba** Che
 Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
 Krd Ady **St** KCh KB SO In Chn Da

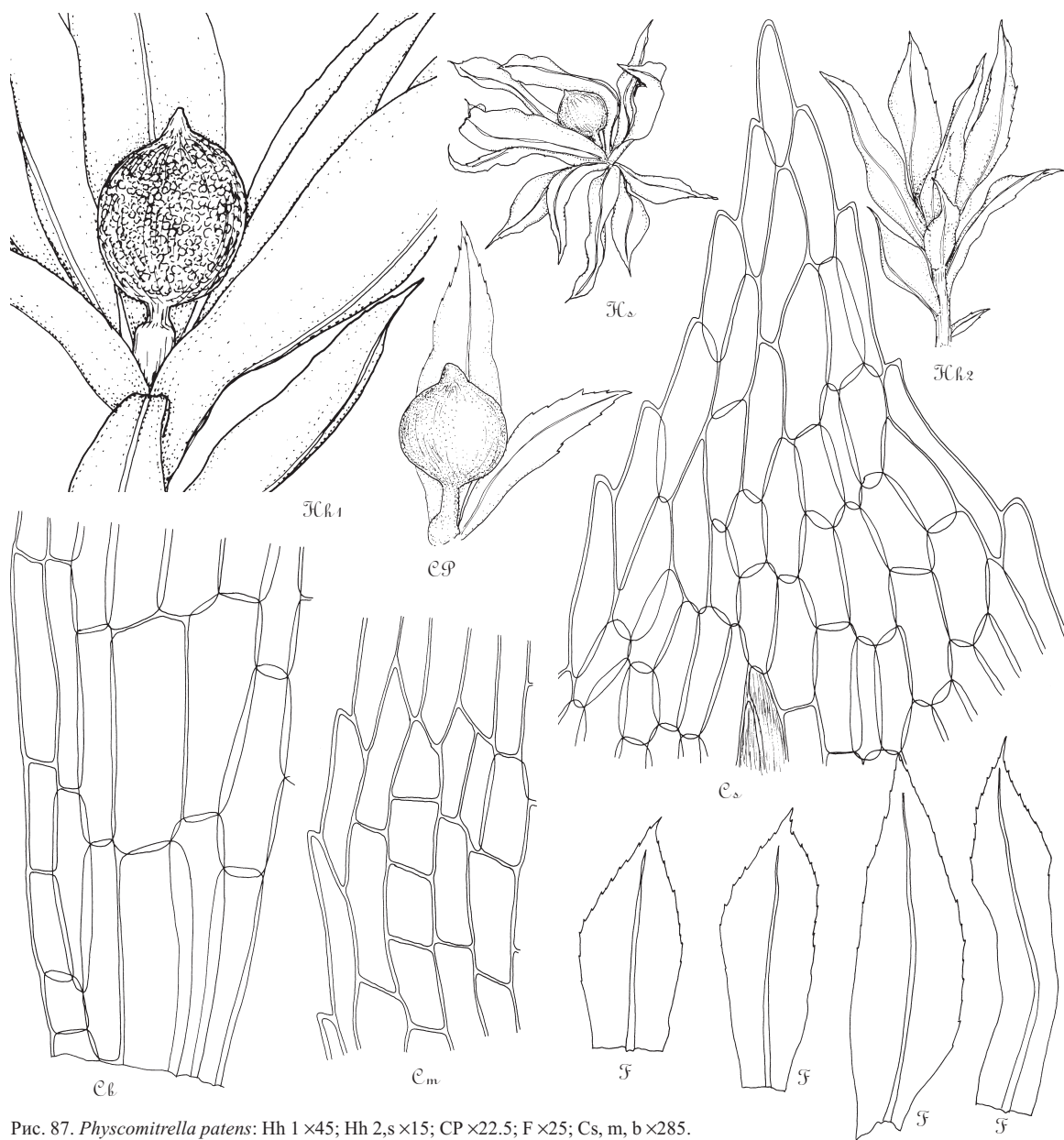


Рис. 87. *Physcomitrella patens*: Hh 1 $\times 45$; Hh 2, s $\times 15$; CP $\times 22.5$; F $\times 25$; Cs, m, b $\times 285$.

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** Im **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

От других мелких клейстокарпных видов *P. patens* легко отличается светло-желтой коробочкой, через тонкие, полупрозрачные стенки которой просвечивают контуры спор (до созревания), а также рыхлой, “фунариевой” клеточной сетью листа. От прочих видов

фунариевых может быть отличен и в стерильном состоянии по более сильно и остро пильчатому краю листа. На западе Северной Америки, а также в Китае и в Японии встречается *P. readeri* (Müll. Hal.) I.G. Stone & G.A.M. Scott, отличающаяся от *P. patens* более короткой жилкой, до 1/2–2/3 длины листа (многие авторы рассматривали ее как разновидность *P. patens*). Нахождение этого таксона на российском Дальнем Востоке весьма вероятно.