

СЕМ. ANOMODONTACEAE Kindb. —
АНОМОДОНОВЫЕ

И.В. Чернядьева, Е.А. Игнатова

Растения мелкие или крупные, в рыхлых или густых, ригидных, подушковидных дерновинках, темно- или желто-зеленые, матовые. Дифференциация на столоновидный первичный стебель с неограниченным ростом и с мелкими, расставленными расположенными листьями и вторичный стебель с ограниченным ростом и крупными листьями умеренно выражена. *Вторичный стебель* расставлен неправильно ветвящийся, густо всесторонне или близ верхушки несколько уплощенно облиственный; концы стебля и веточек часто утончаются, образуя флагоподобные побеги с мелкими расставленными листьями; центральный пучок развит или отсутствует; гиалодермис отсутствует; склеродермис хорошо развит, многослойный; парафиллии отсутствуют; проксимальные веточные листья вокруг зачатков веточек простые, яйцевидные, или составные, и тогда их доли линейно-ланцетные (Рис. 119); ризоиды на стебле ниже места прикрепления листа. *Листья* на вторичном стебле в сухом состоянии б. м. прилегающие, прямые или извилистые, во влажном от прямо до далеко отстоящих, иногда ломкие, из яйцевидного основания суженные в длинную или короткую верхушку, на верхушке широко закругленные или коротко, реже длинно заостренные, в основании сердцевидные, иногда с мочковидными ушками, или длинно и широко низбегающие, слабо волнующие, не складчатые; край плоский, цельный или городчатый, редко с зубчиками у верхушки листа; *жилка* сильная или слабая, оканчивается в верхушке листа или достигает 0.3 длины листа; *пластинка листа* однослойная или, редко, местами двуслойная; *клетки* изодиаметрические, *клетки* округло-квадратные и округло-многоугольные, толстостенные, с одной и несколькими папиллами, в средней части основания листа продолговатые, гладкие; папиллы выглядят в обычный микроскоп как одна центральная над просветом клетки (*Anomodontella longifolia*, *Anomodon solovjovii*, *Haplohymenium longinevrve*) или как несколько над просветом клетки, однако их строение более сложное и разнообразное (см. Рис. 120–122). *Веточные листья* сходны со стеблевыми. *Двудомные*. *Перихециальные листья* сильно или умеренно удлиняющиеся после оплодотворения, прямые или отогнутые, не складча-

тые, с жилкой до верхушки. *Ножка* длинная, редко короткая и тогда коробочка погруженная (*Anomodon solovjovii*). *Коробочка* прямостоячая, цилиндрическая или овальная, прямая. *Крышечка* коническая или с широким коротким клювиком. *Колечко* опадающее или не опадающее. *Перистом* сильно редуцированный: зубцы экзостомы во влажном состоянии прямостоячие, в сухом закрывают устье коробочки, белые, с низкими вентральными трабекулами, на дорсальной стороне внизу гладкие или слабо косо и только в самом основании поперечно исчерченные, или по всей поверхности папиллозные; эндостом с низкой базальной мембраной, сегменты узкие или полностью редуцированные, реснички отсутствуют, иногда эндостом полностью редуцирован. *Споры* мелкие. *Колпачок* клубковидный, гладкий или папиллозный, голый или волосистый.

Семейство включает 4 рода (иногда трактуемые как один), распространенных б. ч. в умеренной и субтропической зонах. Последние молекулярно-филогенетические данные (Ignatov *et al.*, 2019a) в целом согласуются с выделявшимися ранее в роде *Anomodon* подродами и секциями (Granzow-de la Cedra, 1997), но мы исключаем из Anomodontaceae *Pseudanomodon* [*A. attenuatus*, *A. giraldii*] (Neckeraaceae), *Claopodium* [*A. rostratus*] (Brachytheciaceae) и род *Herpetineuron* (близок к Thuidiaceae–Leskeaceae).

1. Растения крупные, листья 1.5–3.5 мм дл. ... 2
— Растения мелкие, листья 0.6–1.3 мм дл.
..... 4. *Haplohymenium*
2. Листья длинно заостренные; клетки пластинки листа с одной небольшой папиллой над просветом 1. *Anomodontella*
— Листья на верхушке закругленные или широко и коротко заостренные; клетки пластинки листа или с многочисленными папиллами, или с одной высоко конической папиллой (выше ширины клетки) и несколькими мелкими, почти не заметными (Рис. 121A–D) 3
3. Листья на верхушке широко заостренные, а если тупые, то с зубчиками на верхушке
..... *Pseudanomodon* (см. Neckeraaceae)
- Листья на верхушке закругленные (иногда бывает небольшая верхушечка) 4
4. Основания листьев мочковидные, свисающие углы основания листа с высокими игловидными папиллами ко всему краю (Рис. 120D); листья

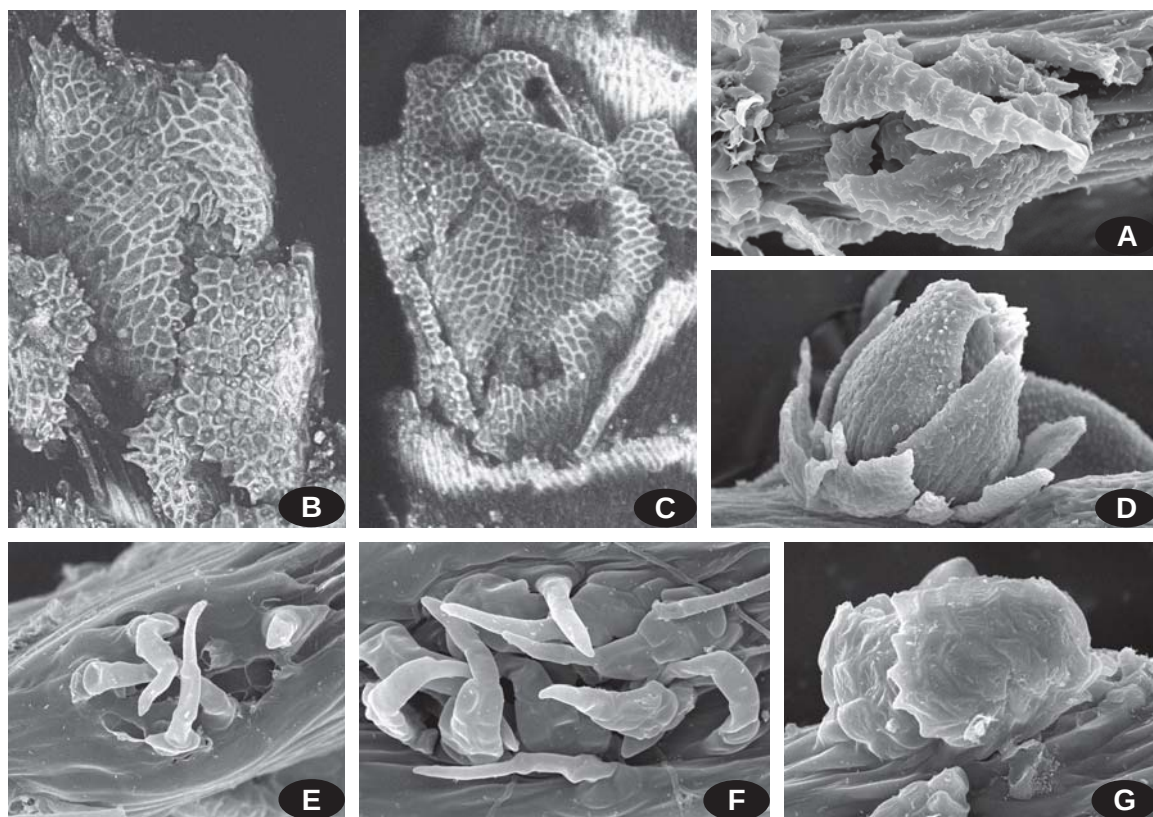


Рис. 119. Разнообразие строения проксимальных веточных листьев Anomodontaceae. А, D: *Anomodontella longifolia*, вариабельные, составные или глубоко разделенные на ланцетные или яйцевидно-ланцетные доли, или поперечно расширенные, умеренно надрезанные, $\times 300$, $\times 153$; В–С: *Anomodon viticulosus*, широко яйцевидные и поперечно расширенные, $\times 214$, $\times 150$; Е–F: *Anomodontopsis rugelii*, составные из ланцетных и шиловидных долей, $\times 360$, $\times 420$; G: *Haplohymenium longinerve*, широко яйцевидные, $\times 490$.

- на верхушке закругленные, но часто с небольшой верхушечкой, в сухом состоянии скрученные; проксимальные веточные листья составные (Рис. 119D–E) 2. *Anomodontopsis*
- Основания листьев не мочковидные, без высоких игловидных папилл по краю; листья на верхушке закругленные, без верхушечки, в сухом состоянии не скрученные или едва скрученные; проксимальные веточные листья широко яйцевидные, цельные (Рис. 119A) 3. *Anomodon*
- ◆
1. Plants medium-sized to large; leaves 1.5–3.5 mm long 2
 - Plants small; leaves 0.6–1.3 mm long 4. *Haplohymenium*
 2. Leaves long-acuminate; leaf cells unipapillose over cell lumina 1. *Anomodontella*
 - Leaves rounded or broadly acute; leaf cells pluripapillose, sometimes cells with one high, conic papilla and many small papillae that are not easy to see and so appear to be unipapillose (Fig. 121A–D) 3
 3. Leaf apices broadly acute or, if rounded, with few small teeth near apex *Pseudanomodon* (see Neckeraceae)
 - Leaf apices broadly rounded, rarely apiculate 4
 4. Leaves contorted when dry, rounded auriculate; basal leaf margins with fimbriate papillae (Fig. 120D); leaf apices rounded, sometimes apiculate; proximal leaves on branch primordia compound, narrowly lanceolate (Fig. 119D–E) 2. *Anomodontopsis*
 - Leaves straight or slightly contorted when dry, not auriculate, although long-decurrent and sometimes appearing to be auriculate; basal leaf margins crenulate-papillose or serrulate; leaf apices rounded, not apiculate; proximal leaves on branch primordia entire, broadly ovate (Fig. 119A) 3. *Anomodon*

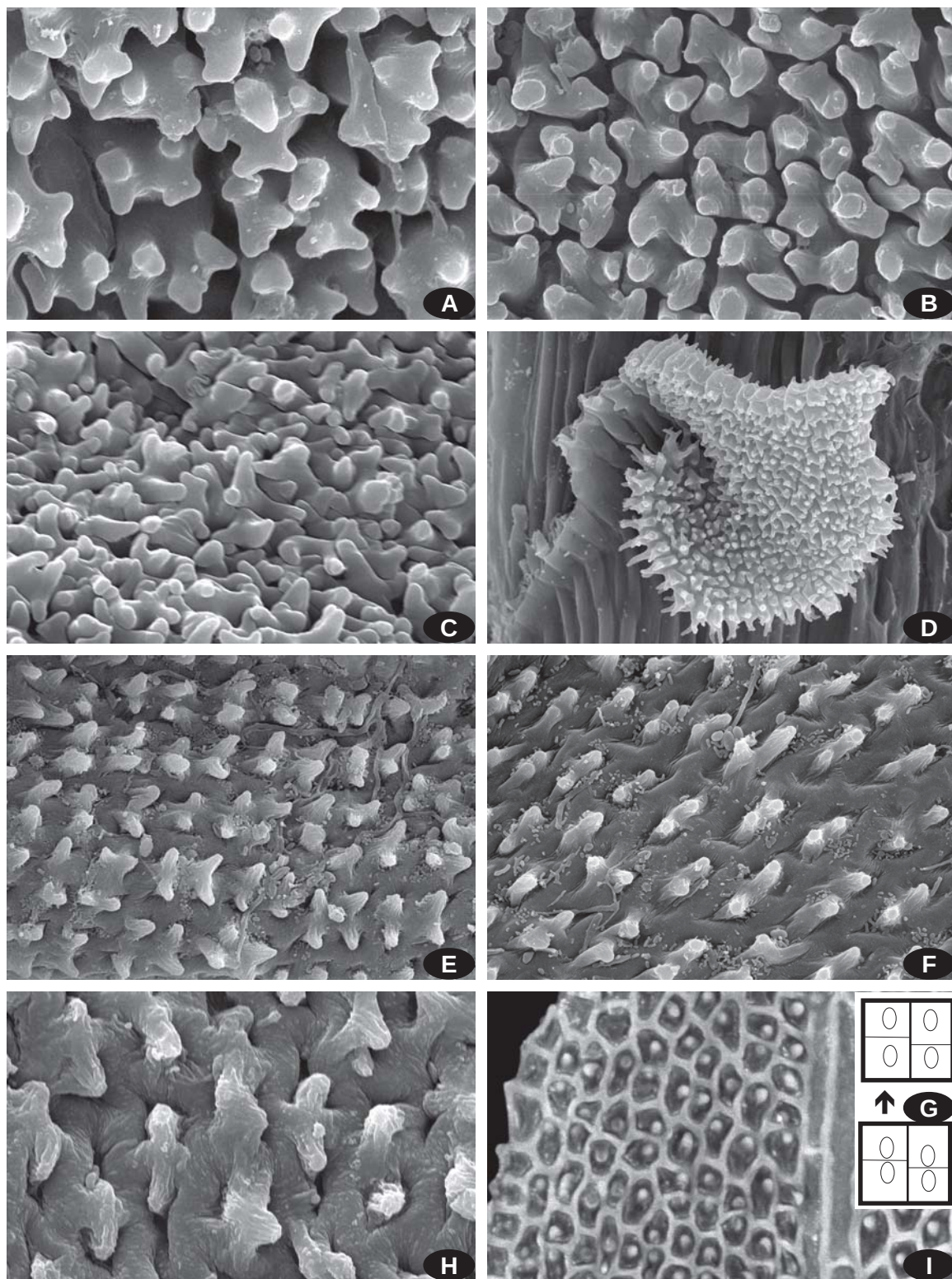


Рис. 120. Папиллозность листьев *Anomodon viticulosus* (A), $\times 2800$, *Anomodontopsis rugelii* (B–D), $\times 3000$, $\times 2500$, $\times 450$; *Anomodontella longifolia* (E–I), 720 , $\times 1000$, $\times 2080$, $\times 710$; A, B, D–F – листья высушены с сохранением формы влажного состояния; C, H – сухие листья; G – схема формирования “парных папилл” *Anomodontella*, которые выглядят в обычный микроскоп как одна центральная папилла на клетку; I – влажный лист.

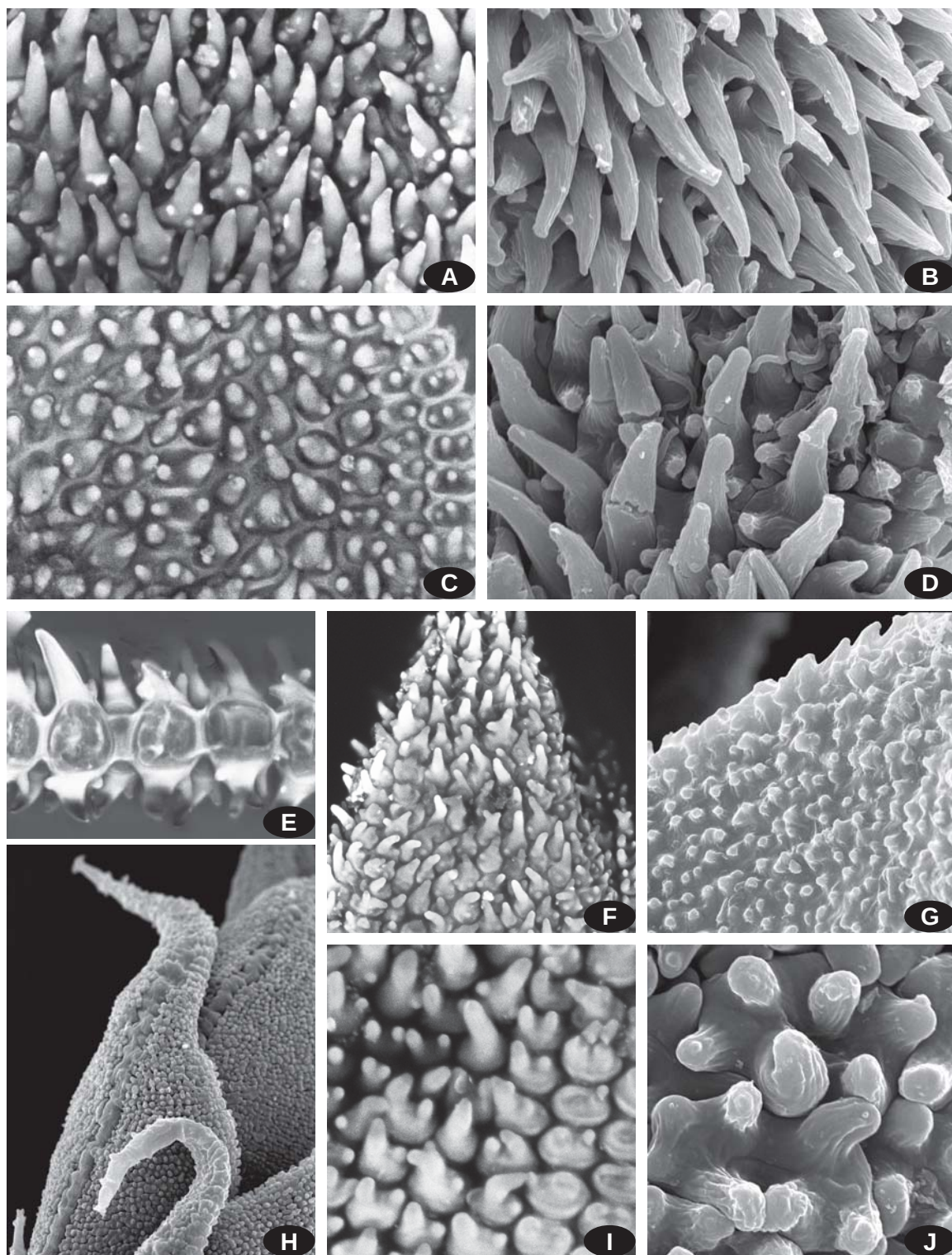


Рис. 121. *Anomodon solovjovii* (A–E), 720, $\times$ 1100, $\times$ 690, $\times$ 1850, $\times$ 750 и *Haplohymenium longinerve* (F–J), $\times$ 410, $\times$ 1000, $\times$ 370, $\times$ 880, $\times$ 2300. A, B, D – клетки верхне-средней части листа; C – клетки близ основания листа у края; E – поперечный срез листа; F, G – клетки верхушки листа, разные варианты; H – верхушки листьев; I–J – клетки верхне-средней части листа. Клетки этих видов в обычный микроскоп выглядят имеющими одну папиллу на клетку, поскольку более мелкие папиллы сложнее заметить. Однако по-настоящему одна папилла на клетку у них не образуется никогда.

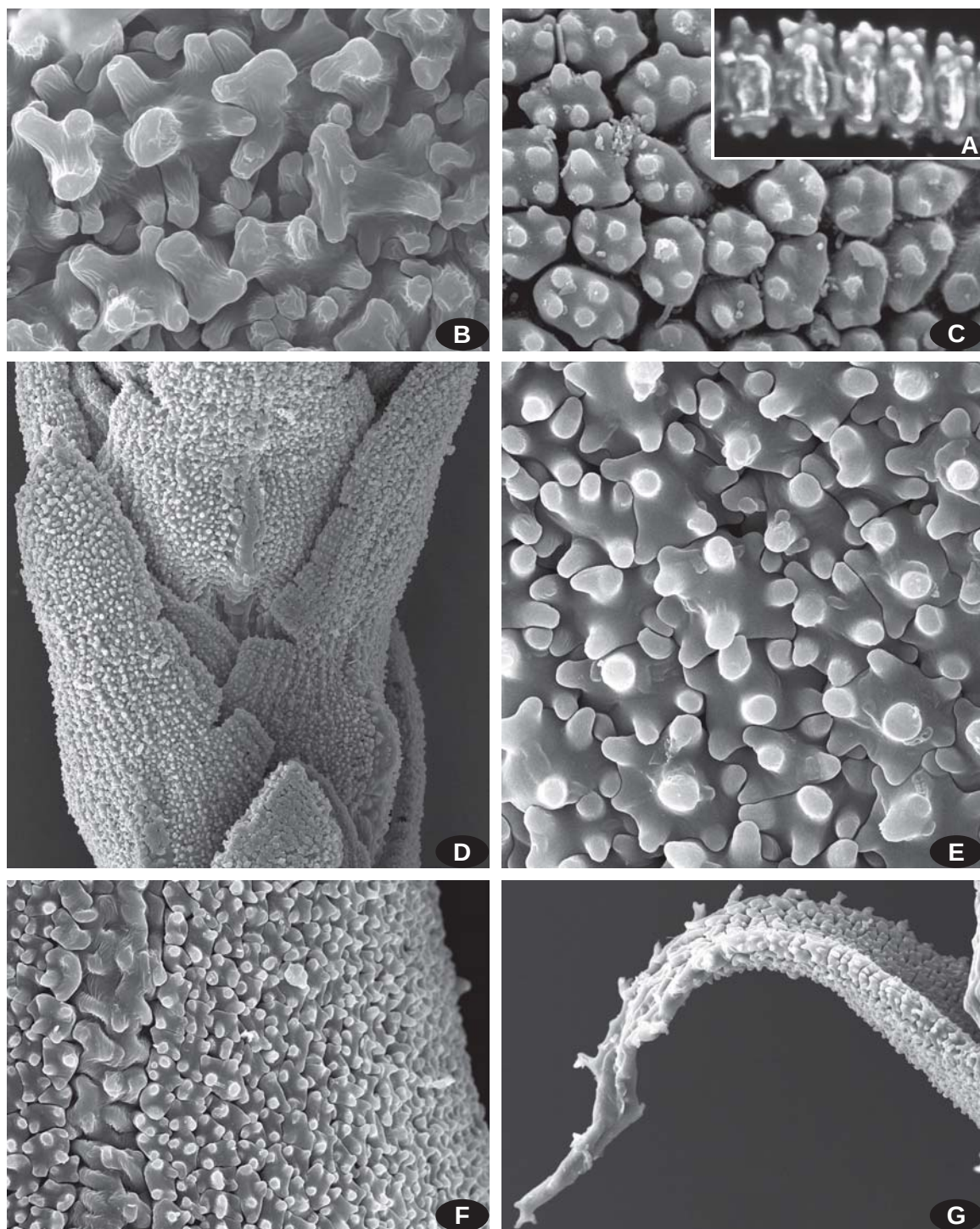


Рис. 122. Папиллозность листьев видов *Haplohymenium*: *H. triste* (A–C), $\times 930$, $\times 2600$, $\times 1380$; *H. sieboldii* (D–E), $\times 270$, $\times 2600$; *H. flagelliforme* (F–G), $\times 850$, $\times 350$. А – поперечный срез листа; В – вентральная сторона, С, Е, F – дорсальная сторона; G – верхушка листа с папиллозными зубцами по краю (папиллы на вентральной и дорсальной сторонах листа сходны). Папиллы выглядят в обычный микроскоп как 3–6 над просветом клетки. Их можно трактовать как несколько отдельных папилл, расположенных на сильно утолщенных клеточных стенках на вентральной и дорсальной поверхностях, или же рассматривать их как одну широкую массивную многовершинную папиллу. На дорсальной стороне листа расширенные части таких папилл в сухом состоянии почти смыкаются, создавая как бы дополнительный защитный слой (E, F). На некоторых листьях папиллы на дорсальной стороне расположены б. м. хорошо заметными продольными рядами (D).

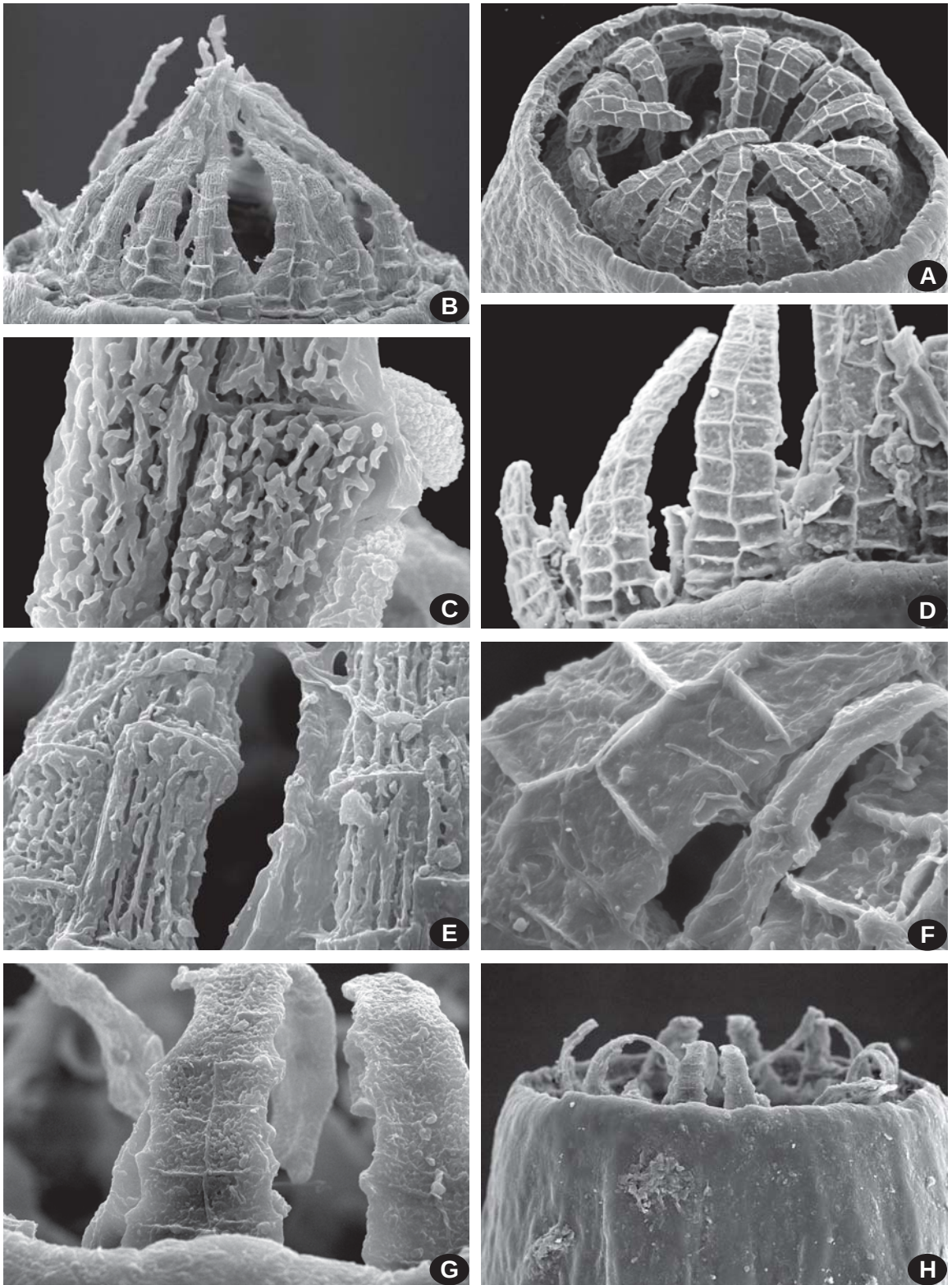


Рис. 123. *Anomodon viticulosus* (A,D,F), *Anomodontella longifolia* (B,C,E), *Anomodontopsis rugelii* (G, H). A,B,H – перистом, $\times 225$, $\times 260$ и $\times 145$; C, D, E – зубцы экзостомы на дорсальной стороне в средней части, $\times 2200$, $\times 700$, $\times 1500$; F,G – зубцы экзостомы на дорсальной стороне в основании (G – между зубцами виден также сегмент эндостомы), $\times 1640$ и $\times 720$.



Рис. 124. *Anomodontella longifolia*: Hs1 $\times 6$; Hs2–3 $\times 15$; F $\times 25$; Stf $\times 317$; Cs, m, b $\times 317$.

Род 1. **Anomodontella** Ignatov & Fedosov —
Аномодонтелла

Растения средних размеров, в рыхлых или густых дерновинках, светло-зеленые, желтовато-зеленые или светло-коричневатые, не блестящие. *Вторичный стебель* неправильно ветвящийся, всесторонне облиственный; веточки часто истонченные до флаголиковидных; центральный пучок слабый. *Листья* на вторичном стебле сухие прилегающие или прижатые, часто односторонне обращенные, влажные прямо отстоящие, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно длинно и узко заостренные, в основании широко низбегающие; край б. ч. плоский, в средней части местами узко отогнутый, цельный или городчатый от выступающих папилл; *жилка* оканчивается близ вер-

хушки листа или в ней, на дорсальной стороне гладкая или слабо мамиллозная; *пластинка листа* однослойная; *клетки* в верхней и средней части листа с обеих сторон с одной центральной папиллой, при этом папиллы, как это видно на молодых листьях, у соседних клеток сближены и расположены парами (Рис. 120E–I); *клетки* в основании у жилки коротко прямоугольные, гладкие. Веточные листья сходны со стеблевыми, но несколько мельче, жилка обычно короче, до 2/3–3/4 длины листа. *Спорофиты* редко. *Перихециальные листья* из эллиптического основания линейно-ланцетные; *клетки* удлинённые, гладкие. *Ножка* коричневатожелтая или коричневатая, длинная. *Коробочка* цилиндрическая, прямая. *Крышечка* с клювиком. *Колечко* не отпадающее. *Зубцы экзостомы* желто-

ватые или беловатые, на дорсальной стороне внизу поперечно штриховатые, вверх папиллозные; *эндостом* с низкой базальной мембраной и узкими сегментами, реснички отсутствуют. *Колпачок* голый.

Тип рода: *Anomodontella longifolia* (Schleich. ex Brid.) Ignatov & Fedosov. Род включает один вид. Название – уменьшительное от рода *Anomodon*.

♦ *Anomodontella* is a monospecific genus segregated from *Anomodon* on the basis of molecular phylogenetic evidence. It differs from other Anomodontaceae in having: unipapillose cells on both leaf surfaces (ventral papillae better developed than dorsal papillae); proximal leaves on branch primordia compound (but also compound in *Anomodontopsis rugelii*); long-acuminate leaves; perichaetial leaves with smooth, elongate cells; exostome teeth on outer (dorsal) surfaces striolate below and strongly papillose above. It differs from all other pleurocarpous mosses in having paired “geminate” papillae (Fig. 120E–I).

1. *Anomodontella longifolia* (Schleich. ex Brid.) Ignatov & Fedosov, Arctoa 28(1): 90. 2019. — *Pterigynandrum longifolium* Schleich. ex Brid., Muscol. Recent. Suppl. 4: 128. 1819[1818]. — *Anomodon longifolius* (Schleich. ex Brid.) Hartm., Handb. Skand. Fl. (ed. 3) 2: 300. 1838. — **АНОМОДОНТЕЛЛА ДЛИННОЛИСТНАЯ**. Рис. 124, 120E–I.

Стебель 3–7 см дл. *Листья* (1.0–)1.5–2.2(–2.6) × 0.3–0.7 мм; *клетки* в верхней части листа 6–12 µm, в основании у жилки коротко прямоугольные до прямоугольных, 15–30 µm дл.; *веточные листья* 1–1.5 мм дл. *Перихетальные листья* до 1.5 мм дл. *Ножка* до 7 мм. *Коробочка* около 1.5 мм дл. *Споры* 11–15 µm.

Описан из Швейцарии. Распространен на большей части территории Европы, включая равнинную часть европейской России и Урал, за исключением севера Скандинавии и островов Средиземного моря, на Кавказе, в северном Иране, далее на северном Алтае, Кузнецком Алатау и севере Западного Саяна, и на российском Дальнем Востоке, северо-востоке Китая и в Японии. В XIX веке в Московской и Тульской областях отмечался как нередкий вид, однако в настоящее время он стал заметно реже. Растет на стволах старых широколиственных деревьев, а также на затененных скалах и камнях, особенно на известняках.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No Yo Ki Ud Pe Sv

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

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

Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

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

Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

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

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Anomodontella longifolia характеризуется длинно и узко заостренными листьями, часто односторонне согнутыми, клетками с одной туповатой папиллой над просветом и развитием истонченных флаголиловидных побегов. Внешне она похожа на крупную *Pseudoleskeella nervosa*, от которой отличается отсутствием выводковых веточек в пазухах верхних листьев и папиллозными клетками листа. От *Haplohymenium longinerve*, для которого также характерны крупные центральные папиллы и развитие флаголиловидных побегов, *A. longifolia* отличается более крупными размерами растений, формой листьев, а также менее папиллозными, просвечивающими клетками листа.

Род 2. **Anomodontopsis** Ignatov & Fedosov — АНОМОДОНТОПСИС

Растения средних размеров, в густых подушковидных дерновинках, зеленые, желто-зеленые или желтовато-коричневатые, не блестящие. *Вторичный стебель* простой или слабо неправильно ветвящийся, с тупыми побегами, веточки часто дуговидно согнутые, на концах иногда флаголиловидно утонченные; центральный пучок отсутствует. *Листья* на вторичном стебле сухие сильно извилистые до курчавых, влажные прямо отстоящие, из широко яйцевидного основания сравнительно резко суженные в удлинённо языковидную верхушку, на верхушке закругленные, иногда со слабо выраженным остроконечием из 1–2-х клеток, в основании со свисающими мочковидными ушками; край волнистый, плоский, городчатый от выступающих папилл, по краю мочковидных ушек зубчатый от высоких игловидных папилл, иногда раздвоенных на верхушке; *жилка* оканчивается близ верхушки листа, на дорсальной стороне гладкая или слабо мамиллозная, вверх иногда раздвоенная; *пластинка листа* однослойная; *клетки* в средней части листа с 3–5 папиллами над просветом, в основании у жилки от коротко прямоугольных до прямоугольных, гладкие. *Веточные листья* сходны со стеблевыми, но несколько мельче, обычно до 1 мм дл. *Спорофиты* редко. *Коробочка* цилиндрическая, прямая. *Крышечка* высоко коническая. *Колечко* слабо дифференцированное, не опадающее. *Зубцы экзостомы* беловатые, узкие, на дорсальной стороне штриховато-папиллозные; *эндостом* сильно редуцированный, короткий или отсутствует. *Колпачок* голый.

Тип рода: *Anomodontopsis rugelii* (Müll. Hal.) Ignatov & Fedosov. Род включает один вид. Название – по сходству с близким родом *Anomodon*.

♦ *Anomodontopsis* is a monospecific genus segregated from *Anomodon* on the basis of molecular phylogenetic

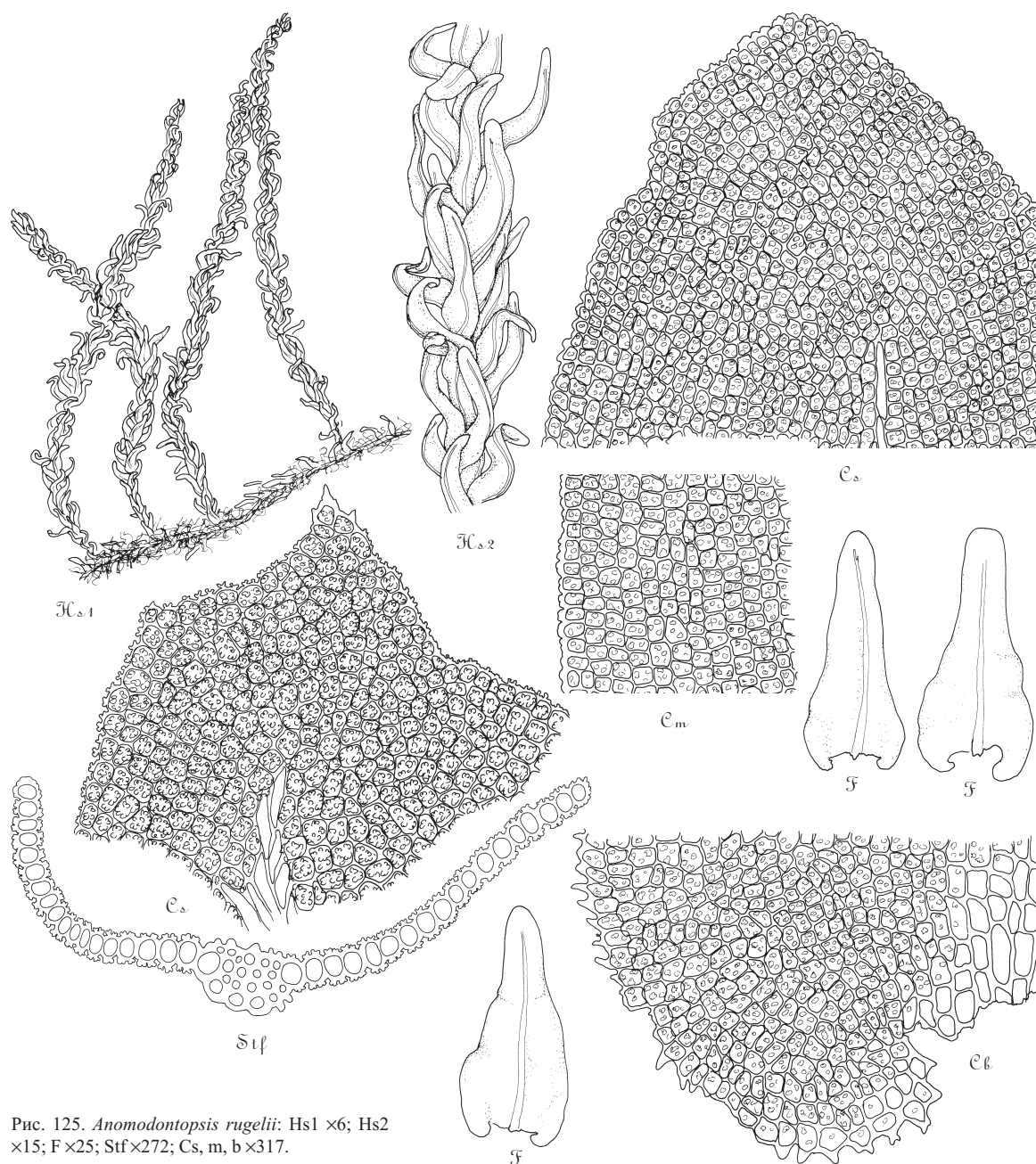


Рис. 125. *Anomodontopsis rugelii*: Hs1 $\times 6$; Hs2 $\times 15$; F $\times 25$; Stf $\times 272$; Cs, m, b $\times 317$.

evidence. It is similar to *Anomodon* in having a similar leaf shape and broadly rounded leaf apices, except a rare presence of small apiculus, which often is totally absent. However *Anomodontopsis* differs from *Anomodon* in having the proximal leaves on the branch primordia compound (cf. Figs. 119E–F and 19B–C) and rounded auriculate leaf bases. *Anomodontopsis rugelii* has scattered distribution in Holarctic, being more common in East Asia, and only from there its sporophytes are known. In European Russia it is known from few records in Leningrad and Tver Provinces; in Urals it occurs within forest and subalpine

zones. In the Caucasus it is frequent within forest zone. It is also common in the south of Russian Far East and known from the Kuril Islands, Kamchatka, Buryatia, Altai and Kemerovo Province. It grows mainly on rocks and occasionally on tree bases. The species can be recognized in the field by strongly contorted-incurred leaves and dark green color, with some reddish tint. The presences of auricles all around their margin is the main diagnostic feature of *A. rugelii* (Fig. 120D): a similarly looking *Anomodon viticulosus* with broadly decurrent leaves has leaf base cordate, not auriculate.

1. *Anomodontopsis rugelii* (Müll. Hal.) Ignatov & Fedosov, Arctoa 28(1): 90. 2019. — *Hypnum rugelii* Müll. Hal., Syn. Musc. Frond. 2(7/8): 473. 1851. — *Anomodon rugelii* (Müll. Hal.) Keissl., Ann. K. K. Naturhist. Hofmus. 15(2): 214. 1900. — **АНОМОДОНТОПСИС РУГЕЛЯ**. Рис. 125, 120B–D, 123G–H.

Стебель до 5 см дл. *Листья* 1.1–1.8(–2.0)×0.5–0.8 мм; *клетки* в средней части листа 6–10 µm, в основании у жилки до 30 µm дл. *Перихециальные листья* до 2.2 мм дл. *Ножка* около 1 см. *Коробочка* около 2 мм дл. *Споры* 10–25 µm.

Описан из Северной Америки (США, Теннесси). Широко распространен в Восточной Азии (Приморье, Китае, Японии, Корее, Гималаях), причем только отсюда известен со спорофитами; в Европе *A. rugelii* встречается реже и на более ограниченной территории: в горах Центральной Европы и на юге Скандинавии; нередко на Кавказе, отмечен в Турции и Иране, а также довольно широко распространен на востоке США и Канады. В европейской России это редкий вид, известный по единичным сборам из Ленинградской и Тверской областей (известен также в сопредельных районах Финляндии и стран Балтии) и на Южном и Среднем Урале (в лесном и подгольцовом поясе). В азиатской России вид обычен на юге Дальнего Востока, известны его находки на Камчатке и Курильских островах, в Бурятии, на Алтае и в Кемеровской области. Растет на камнях и на коре деревьев – берез, кленов, буков и др. Назван в честь коллектора, Фердинанда Игнациуса Хавьера Ругеля (Ferdinand Ignatius Xavier Rugel, 1806–1879), ботаника, работавшего б. ч. в США.

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

Anomodontopsis rugelii иногда бывает сложно отличить от *Anomodon viticulosus*, поскольку длинное и широкое избегание листьев второго вида может быть интерпретировано как свисающие мочковидные ушки. Их отличия заключаются в размерах листьев (в среднем ~1.5 мм дл. у *A. rugelii* против 2.5–3 мм у *A. viticulosus*); кроме того, у *A. rugelii* листья в сухом состоянии сильно извилистые или курчавые, а у *Anomodon viticulosus* согнутые или слабо извилистые. Важным признаком могут служить очень высокие, иногда раздвоенные на верхушках папиллы по краю мочковидных ушек у *A. rugelii* (Рис. 120D), в том числе и той части края, который обращен к стеблю, в то время как у *A. viticulosus* край избегания не отличается по характеру папиллозности от средней части листа.

Род 3. *Anomodon* Hook. & Taylor — **АНОМОДОН**

Растения крупные, зеленые, желто-зеленые или желтовато-коричневатые. *Вторичный стебель* простой или слабо неправильно ветвящийся, с тупыми побегами; центральный пучок развит или очень слабо дифференцирован, иногда отсутствует. *Листья* на вторичном стебле сухие прилегающие, согнутые или извилистые, влажные прямо отстоящие, из широко яйцевидного основания б. м. постепенно суженные в ланцетно-языковидную верхушку, на верхушке широко или узко закругленные, тупые, в основании сердцевидные и часто длинно и широко низбегающие; край плоский, волнистый, городчатый от выступающих папилл; *жилка* сильная, оканчивающаяся близ верхушки листа, на дорсальной стороне мамиллозная или гладкая; пластинка листа однослойная или, редко, местами двухслойная; *клетки* в верхней и средней части листа с несколькими мелкими папиллами, иногда одна папилла очень крупная, образующая высокий конус, маскирующая мелкие папиллы; в основании у жилки продолговатые, пористые, гладкие или с отдельными папиллами. Веточные листья сходны со стеблевыми, но мельче, жилка обычно короче, до 2/3–3/4 длины листа. *Спорофиты* редко. *Ножка* коричневато-желтая. *Коробочка* овальная или цилиндрическая, прямая или слабо согнутая. *Крышечка* с коротким широким клювиком. *Колечко* отпадающее. *Зубцы экзостомы* желтоватые или беловатые, на дорсальной стороне слабо папиллозные; *эндостом* до 2/3 длины экзостомы, с низкой базальной мембраной. *Споры* мелкие. *Колпачок* голый, гладкий или, редко, сверху папиллозный.

Тип рода – *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Taylor. Род включает 16–18 видов, распространенных преимущественно в зоне листопадных широколиственных лесов, с центром разнообразия в Восточной Азии. Название рода происходит от ἄνομος – неправильный, аномальный и ὀδοῦς, ὁδόντος – зуб, зубец (греч.), т. е. “с аномальным перистомом”, что связано с ошибкой Бриделя, который, впервые описывая виды рода (еще в роде *Neckera*), определил положение сегментов эндостомы как расположенных между зубцами экзостомы, а не во внутреннем круге (т. е. аномально), а Гукер и Тэйлор описали на этом основании новый род.

1. Клетки листа с одной высокой конической папиллой, которая значительно крупнее остальных папилл, обычно практически не заметных в световой микроскоп (Рис. 121A–E) 4. *A. solovjovii*

- Клетки листа с многочисленными мелкими папиллами 2
- 2. Листья в сухом состоянии изогнутые; растения крупные, вторичный стебель до 8 см дл. 1. *A. viticulosus*
- Листья в сухом состоянии прилегающие до прижатых, не изогнутые; растения средних размеров, реже крупные, вторичный стебель до 3 см дл. 3
- 3. Листья ломкие, в верхней части преимущественно однослойные; жилка на дорсальной стороне папиллозная; стебель с развитым центральным пучком 3. *A. thraustus*
- Листья не ломкие, в верхней части преимущественно двуслойные; жилка на дорсальной стороне гладкая; стебель с очень слабо дифференцированным центральным пучком или центральный пучок отсутствует .. 2. *A. minor*

♦

1. Leaf cells pluripapillose with one high, conic, inflated papilla and smaller, hardly seen papillae (Рис. 121A–E) 4. *A. solovjovii*

This rare species has been collected a few times in the Russian Far East in the south of Primorsky Territory. It is closely related to the Japanese *A. abbreviatus*, but differs in having shorter setae and immersed capsules. It differs from all other *Anomodon* species in having leaf cells with high, conic, inflated papillae (somewhat similar papillae occur in *Haplohymenium longinerve*). In the field plants of *A. solovjovii* have a “velvet” aspect because of the huge size of the leaf cell papillae. Under a compound microscope the leaf cells appear to be unipapillose, although in fact the leaf cells also have a few small, difficult to see papillae (Fig. 121A–E). *Anomodon solovjovii* grows on tree trunks in mixed valley forests (often in *Abies holophylla* communities).

- Laminal cells pluripapillose with many small papillae 2
- 2. Leaves curved to slightly contorted when dry; plants robust 1. *A. viticulosus*

A. viticulosus is a common European species present in the southern and western parts of European Russia. It occurs there in broad-leaved forests, although not abundantly in many places. In the Caucasus it is a common, widespread, epiphytic species; in the Urals it extends northward to the Middle Urals where it grows only on rocks. In the Altai foothills and some areas along the Katun River and Telezkoe Lake this species is so abundant that its

absence farther eastwards seems odd. Curiously, it is absent at almost the same point where another eastern species, *A. minor* (absent in the Altai), appears. *Anomodon viticulosus* is an epiphyte in areas with a mild climate, but an epilithic plant in harsher climates. This phenomena was nicely illustrated by Piippo (1983).

- Leaves erect, appressed when dry; plants medium-sized 3

3. Leaves fragile, unistratose above; costae papillose on dorsal surface; stem central strand well-developed 3. *A. thraustus*

A. thraustus has a disjunct distribution between East Asia and eastern North America. In Russia it is common in the Primorsky Territory and occurs sporadically in other parts of the Russian Far East. It is usually an epiphyte recognizable by its arcuate shoots (growing downwards but curved upwards at the ends) and fragile leaves. *Haplohymenium triste* is another Anomodontaceae species with fragile leaves but its plants are twice as small as those of *A. thraustus*. In eastern North America *A. thraustus* grows on limestone.

- Leaves firm, partly bistratose above; costae smooth on dorsal surface; stem central strand scarcely developed or absent 2. *A. minor*

Anomodon minor also has a disjunct distribution between East Asia and eastern North America. In Russia it is known from the southern Far East and West Sayan mountains where it grows on tree trunks and rocks. It also occurs in Central Yakutia growing on limestone cliffs. *Anomodon minor* is recognized in the field by its “very flat” leaf upper parts. The leaves are bistratose along the costae and sometimes bistratose almost to the leaf margins. In addition, the costae are forked at the ends and this is easy to see because the costae are conspicuously glossy.

1. **Anomodon viticulosus** (Hedw.) Hook. & Taylor, Muscol. Brit. 79–80. 1818. — *Neckera viticulosa* Hedw., Sp. Musc. Frond. 209–210, pl. 48, f. 4–8. 1801. — **АНОМОДОН ПЛЕТЕВИДНЫЙ**. Рис. 126, 119A, 120A.

Растения крупные, зеленые, желто-зеленые или желтовато-коричневатые. *Вторичный стебель* до 8 см дл., простой или слабо неправильно ветвящийся, с тупыми побегами, центральный пучок развит. *Листья* на вторичном стебле сухие прилегающие, согнутые или извилистые, влажные прямо отстоящие, 2.0–3.0×0.8–1.1 мм, из широко яйцевидного основания б. м. постепенно суженные в ланцетно-языковидную верхушку, на верхушке

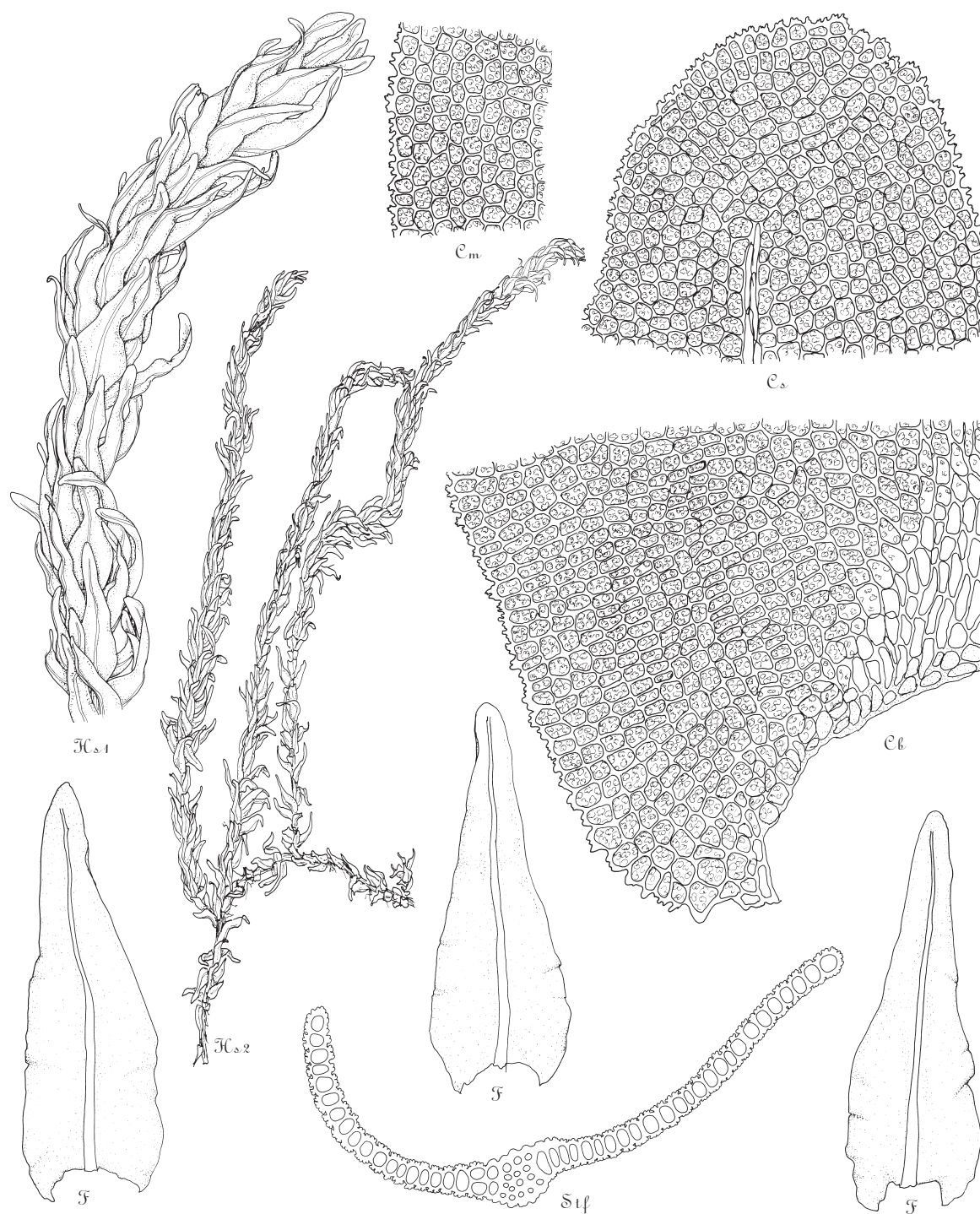


Рис. 126. *Anomodon viticulosus*: Жс2 $\times 5$; Жс2 $\times 13.5$; Ж $\times 25$; Стф $\times 256$; Сс, м, б $\times 317$.

широко или узко закругленные, тупые, в основании сердцевидные и часто длинно и широко низбегающие; край волнистый, городчатый от выступающих папилл; жилка сильная, оканчиваю-

щаяся близ верхушки листа, на дорсальной стороне мамиллозная или гладкая; пластинка листа однослойная; клетки в верхней части листа 8–12 μm , с несколькими папиллами над просветом, в

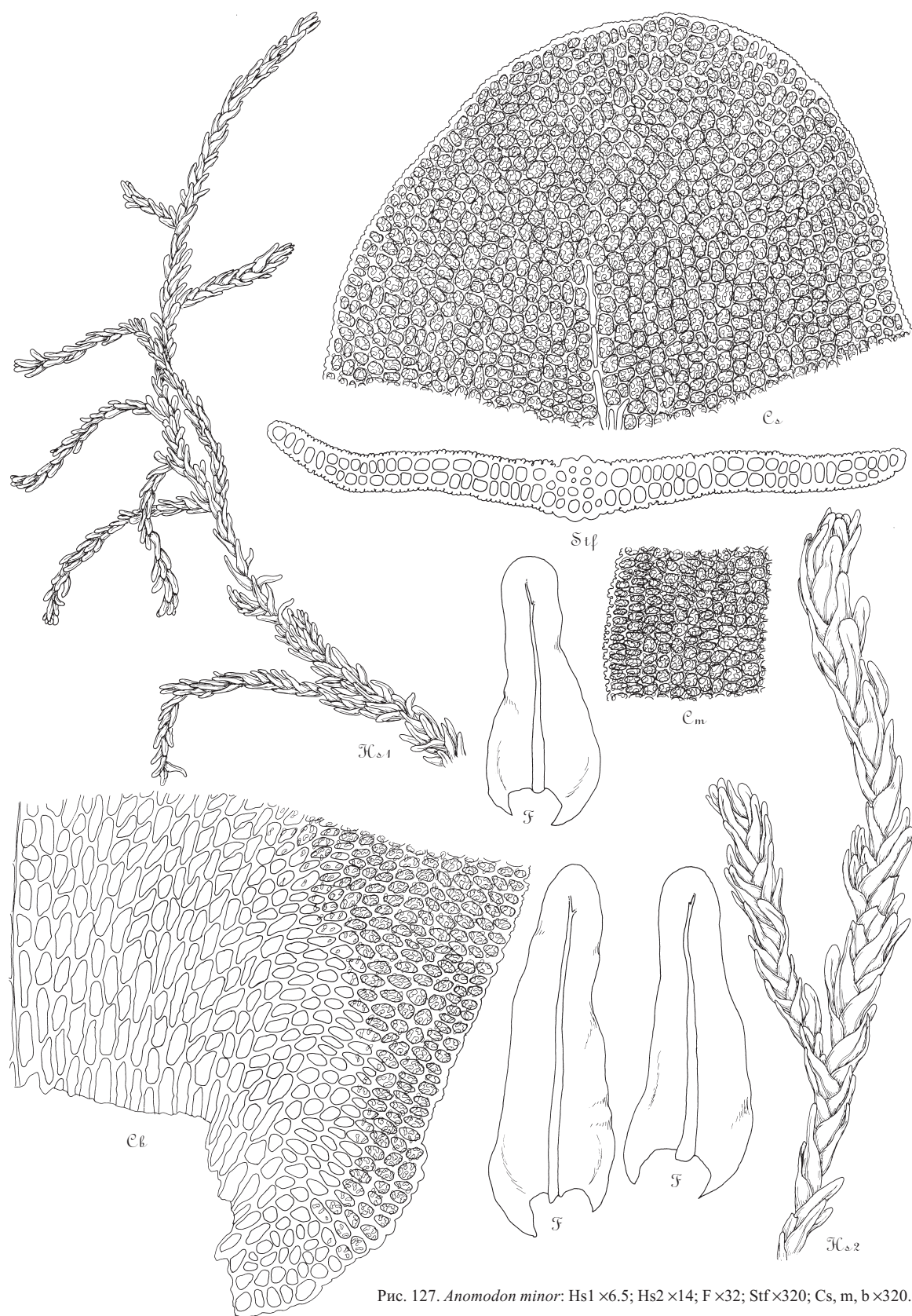


Рис. 127. *Anomodon minor*: Hs1 $\times 6.5$; Hs2 $\times 14$; F $\times 32$; Stf $\times 320$; Cs, m, b $\times 320$.

основании у жилки 30–50 μm дл., гладкие или с отдельными папиллами. Веточные листья сходны со стеблевыми, но мельче, обычно до 2.5 мм дл., жилка обычно короче, до 2/3–3/4 дл. листа. *Ножка* желто-коричневая, до 2 см. *Коробочка* прямая или слабо согнутая, до 3 мм дл. *Зубцы экзостомы* желтоватые или беловатые, на дорсальной стороне внизу гладкие или слабо поперечно исчерченные, вверху слабо папиллозные; *сегменты эндостомы* до 1/3–3/4 длины экзостомы, на низкой базальной мембране. *Споры* 12–16 μm . *Колпачок* гладкий.

Описан из Германии. Широко распространен на большей части территории Европы, островах Средиземного моря, в Алжире, на Канарских островах, в Турции, Ливане, Иране, на Кавказе, в горах Средней Азии, на Алтае, в Гималаях, на большей части территории Китая и Японии, в Корее, на востоке Северной Америки. В России довольно обычен на Кавказе, а в равнинных районах встречается спорадически в зоне широколиственных лесов, реже севернее. Вид приурочен к старовозрастным лесам, сокращение которых в XX веке привело к значительному сокращению количества и размеров его популяций, особенно в подзоне хвойно-широколиственных лесов. *Anomodon viticulosus* растет на стволах старых широколиственных деревьев и на сухих затененных скалах и камнях, обычно известьсодержащих пород. Популяции его как эпилита более устойчивы, и на севере таежной зоны (Карелия, Кольский полуостров) он уже не растет как эпифит и встречается только в районах, где имеются многочисленные скальные выходы. Также это преимущественно скальный вид на большей части Урала и в горах юга Сибири. Интересно, что на Алтае *A. viticulosus* местами весьма част, но восточнее Енисея полностью исчезает, а в подходящих для него местобитаниях появляется и становится массовым *A. minor*, который отсутствует на Алтае. Ареалы этих видов перекрываются крайне незначительно в Хакасии и на юге Красноярского края. Название – уменьшительное от *vitex* – виноград (лат.), по характерному плетобразному облику побегов этого вида.

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 **Tu Ba Che**

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

Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

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

Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

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

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

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Anomodon viticulosus можно узнать по крупным, желто-зеленым растениям, а также по слегка извилистым в сухом состоянии листьям с широко закругленной верхушкой. Отличия от *Anomodontopsis rugelii* и *Anomodon minor* обсуждаются в комментариях к этим видам.

2. **Anomodon minor** (Hedw.) Lindb., Bot. Not. 1865(7): 126. 1865. — *Neckera viticulosa* var. *minor* Hedw., Sp. Musc. Frond. 210, pl. 48, f. 6–8. 1801. — **АНОМОДОН МАЛЫЙ**. Рис. 127.

Растения от средних размеров до крупных, светло-, темно- или желто-зеленые, желтовато-коричневые, внизу буроватые. *Вторичный стебель* до 3 см дл., неправильно ветвящийся, округло или уплощенно облиственный; центральный пучок развит. *Листья* на вторичном стебле сухие прилегающие до прижатых, не извилистые, иногда слабо волнистые, влажные от прямо до далеко отстоящих, часто двусторонне отстоящие, особенно на боковых веточках, 1.4–2.0×0.6–0.8 мм, из широко яйцевидного основания б. м. постепенно суженные в языковидную верхушку, на верхушке широко закругленные, в основании сердцевидные, длинно и широко низбегающие; край не волнистый, цельный или слабо городчатый от выступающих папилл; *жилка* сильная, оканчивается близ верхушки листа или ниже, иногда на верхушке раздвоенная, на дорсальной стороне гладкая, светлая; *пластинка листа* в нижней части однослойная, в верхней части частично или почти полностью двуслойная; *клетки* в верхней части листа 8–14 μm , с несколькими папиллами над просветом, в основании у жилки до 40 μm дл., гладкие. Веточные листья сходны со стеблевыми, но несколько мельче. *Спорофиты* редко. *Ножка* 0.6–1.2 см, желтая. *Коробочка* овальная, прямая, 1.5–2.5 мм дл. *Зубцы экзостомы* бледно-желтые, на дорсальной стороне слабо папиллозные; *эндостом* с низкой базальной мембраной, сегменты или реснички отсутствуют или очень короткие. *Споры* 9–18 μm . *Колпачок* гладкий.

Описан из Северной Америки (Пенсильвания). Вид широко распространен на востоке Северной Америки, известен из Мексики и Центральной Америки; в Азии встречается в Японии, Китае, Пакистане. В России нередок на востоке Южной Сибири (Иркутская обл., Бурятия, Забайкалье), на юге Дальнего Востока, есть находки на юге Красноярского края, в Хакасии и Якутии, одна находка на Камчатке. В горах распространен в пределах лесного пояса, на небольших высотах, до 1300 м над ур. м. (в Забайкальском крае). На Дальнем Востоке растет в широколиственных и смешанных лесах на коре клена, ясеня, липы, вяза и др., равно как и на камнях, а в более суровом климате исключительно как эпилит.

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

Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv

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

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

Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

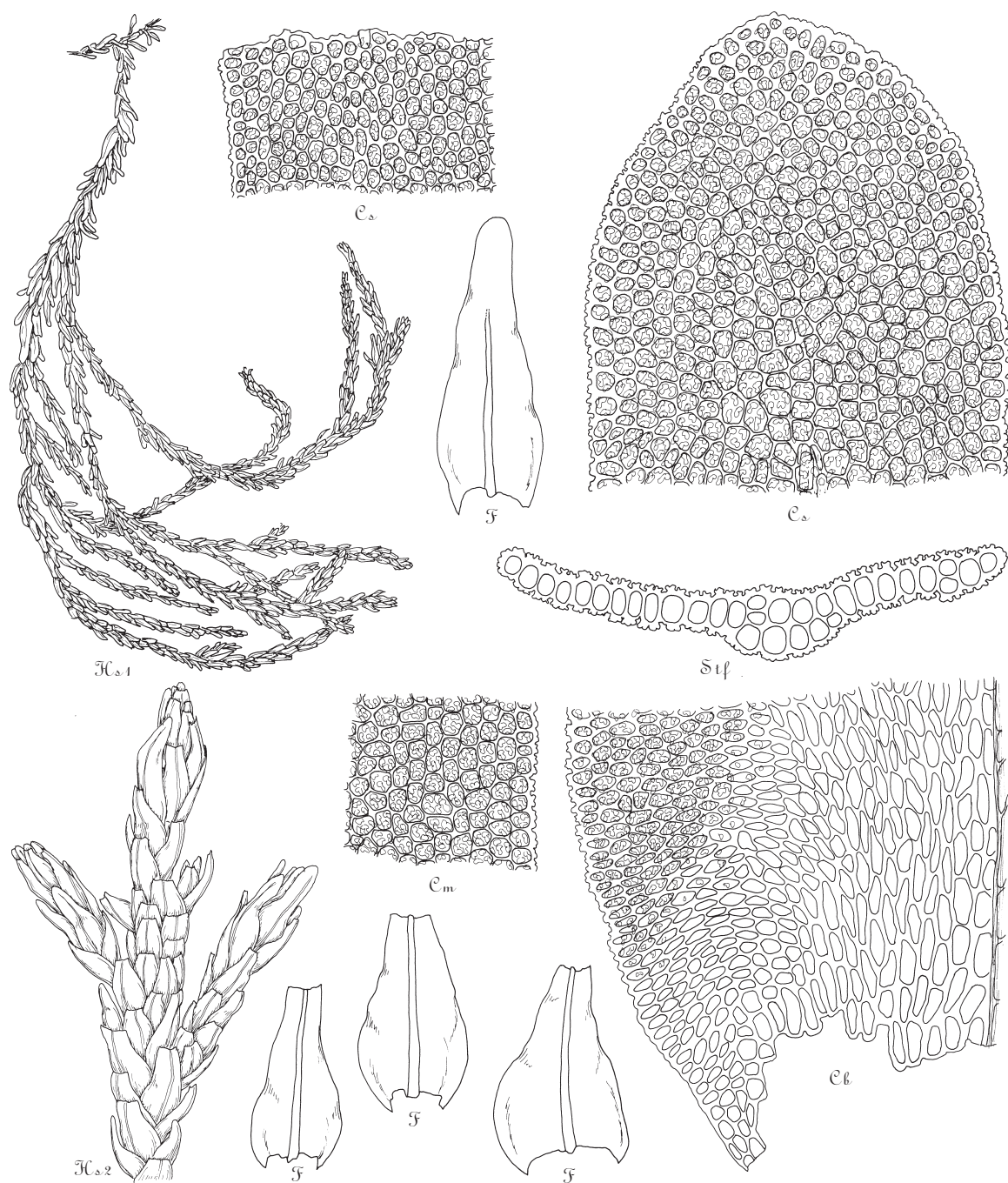


Рис. 128. *Anomodon thraustus*: Hs1 $\times 6.5$; Hs2 $\times 22.5$; F $\times 32$; Stf $\times 320$; Cs, m, b $\times 320$.

YG Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI Chw Chc Chs Chb
Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn
Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm **Irn 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

Крупные растения *Anomodon minor* имеют некоторое сходство с *A. viticulosus*; их можно отличить по прямым, а не извилистым в сухом состоянии листьям, а

также по частично двуслойной в верхней части пластинке листа (у *A. viticulosus* пластинка листа однослойная). Внешне некоторые образцы *A. minor* похожи на *A. solovjovii*, который, однако, хорошо отличается клетками с одной высокой и острой папиллой, которая выделяется среди малозаметных низких папилл (у *A. minor* клетки с несколькими мелкими, многовершинными папиллами над просветом), а также погруженной

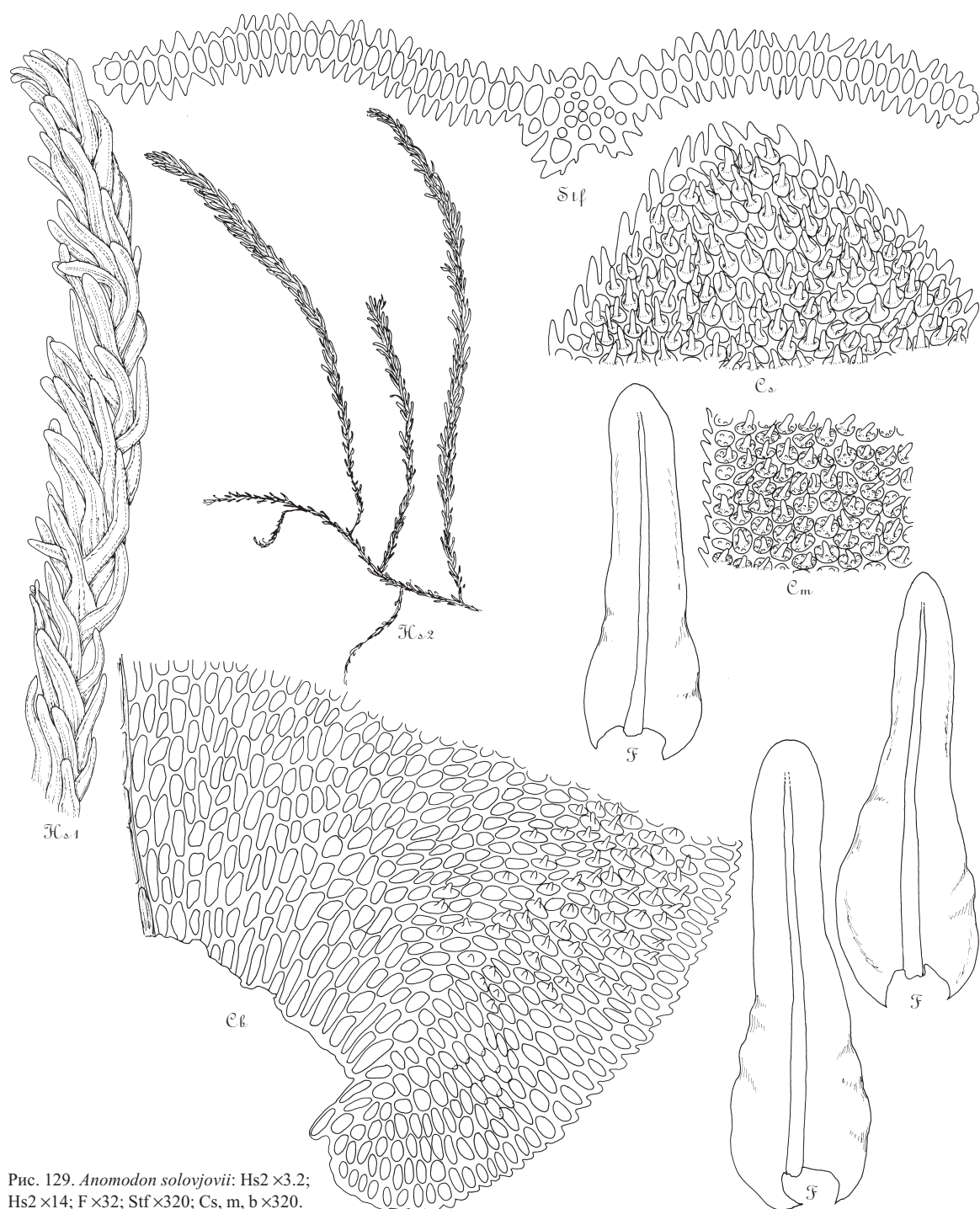


Рис. 129. *Anomodon solovjovii*: Hs2 $\times 3.2$; Hs1 $\times 14$; F $\times 32$; Stf $\times 320$; Cs, m, b $\times 320$.

в перихетальные листья коробочкой. Отличия от *A. thraustus* даны в комментарии к этому виду.

3. *Anomodon thraustus* Müll. Hal., Nuovo Giorn. Bot. Ital., n.s., 5(2): 207. 1898. — **АНОМОДОН обломанный**. Рис. 128.

Растения средних размеров, зеленые или желто-зеленые. *Вторичный стебель* до 2 см дл., неправильно ветвящийся, округло облиственный, центральный пучок развит. *Листья* на вторичном стебле сухие прямые или слегка извилистые, влаж-

ные прямо или далеко отстоящие, 1.2–1.8×0.4–0.6 мм, из широко яйцевидного основания б. м. постепенно суженные в языковидную верхушку, на верхушке широко закругленные, в верхней половине ломкие, в основании сердцевидные, длинно низбегающие; край цельный или слабо городчатый от выступающих папилл, по краю избегания иногда с мелкими зубчиками; *жилка* сильная, достигает 1/2–2/3 длины листа, вверху часто раздвоенная, плохо заметная, на дорсальной стороне папиллозная; *пластинка листа* однослойная, в верхней части с отдельными двуслойными участками; *клетки* в верхней части листа 6–10 µm, с несколькими многовершинными папиллами над просветом, в основании у жилки 10–40 µm дл., гладкие. Веточные листья сходны со стеблевыми. *Спорофиты* редко. *Ножка* до 1.3 см, желтоватая. *Коробочка* овальная, прямая, 1.3–1.8 мм дл. *Зубцы экзостомы* желтоватые, до 300 µm дл., на дорсальной стороне папиллозные; *эндостом* с очень низкой базальной мембраной и рудиментарными сегментами, реснички отсутствуют. *Споры* 16–19 µm. *Колпачок* гладкий.

Описан из Китая. Преимущественно восточно-азиатский вид, распространенный в Китае, Корее, Японии, Индии, известны находки в Пакистане. На востоке Северной Америки является редким видом; приводился также для Мексики. В России встречается на юге Дальнего Востока, где нередок. Известен по единичным находкам в Забайкальском крае. Указывался для Красноярского края, но эти данные требуют подтверждения. Растет в диапазоне высот от уровня моря до 1000 м, в широколиственных и смешанных лесах на стволах осины, дуба, клена, чозения, бука и др., изредка на камнях.

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

Вид можно узнать по очень ломким листьям с папиллозной на дорсальной стороне жилкой. Он близок к *A. minor*, от которого отличается ломкими листьями с папиллозной на дорсальной стороне жилкой (против гладкой) и стеблем с центральным пучком. Кроме того, у *A. thraustus* листья в верхней части б. ч. однослойные, с отдельными двуслойными участками, тогда как у *A. minor* верхняя часть листа преимущественно двуслойная. Ломкие листья характерны также для *Haplohyemium triste*, который отличается меньшими размерами рас-

тений и листьев (длина листа 0.5–0.9 мм против 1.2–1.8 мм), маленьким остроконечием на верхушках листьев (у *A. thraustus* листья на верхушке широко закругленные), более короткой, слабой жилкой и мелкими, менее густо расположенными папиллами на пластинке листа.

4. *Anomodon solovjovii* Laz., Rev. Bryol. Lichénol. 5: 45, 1. 1933. — **Аномодон Соловьева**. Рис. 129, 121A–E.

Растения от среднего размера до крупных, в густых дерновинках, светло- или желтовато-зеленые, желтовато-коричневатые, внизу коричневые, не блестящие, выглядят “бархатистыми” из-за высоких папилл на пластинке листа. *Вторичный стебель* 3–6 см дл., неправильно ветвящийся, округло облиственный, веточки часто дуговидно согнутые; центральный пучок отсутствует. *Листья* на вторичном стебле сухие от прилегающих до прижатых, влажные прямо отстоящие, 1.2–2.5×0.5–0.7 мм, из яйцевидного основания постепенно суженные в длинную языковидную верхушку, на верхушке закругленные, широко и коротко низбегающие; край плоский, мелко пильчатый от выступающих высоких папилл; *жилка* оканчивается близ верхушки листа, на дорсальной стороне вверху остро папиллозная, у сухих листьев сильно выступающая; *пластинка листа* однослойная; *клетки* в верхней части 7–15 µm, в центре с одной высокой (до 15 µm выс.) конической папиллой, маскирующей многочисленные мелкие папиллы; в нижней части по краю поперечно эллиптические, в основании у жилки продолговатые, до 30 µm дл., гладкие. Веточные листья сходны со стеблевыми. *Спорофиты* редко. *Ножка* желто-коричневатая, до 1 мм. *Коробочка* погруженная в перихециальные листья, прямо-стоячая, овальная, прямая, до 2 мм дл. *Крышечка* с клювиком. *Зубцы экзостомы* желтоватые, на дорсальной стороне внизу гладкие, вверху папиллозные; *эндостом* с низкой базальной мембраной и короткими сегментами, реснички отсутствуют. *Споры* 16–30 µm. *Колпачок* вверху папиллозный.

Описан из окрестностей г. Владивосток. Редкий восточноазиатский вид, встречается в центральном Китае (особая разновидность), Корее, в Приморском и Хабаровском крае в России. Произрастает в широколиственных лесах на коре дуба, березы, граба и др. Название в честь выдающегося лесоведа Константина Петровича Соловьева (1896–1987), который в 1931 г., будучи ассистентом лесного факультета Дальневосточного университета, первым собрал этот вид.

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

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

Вид характеризуется клетками с одной высокой и острой конической папиллой, маскирующей многочисленные мелкие папиллы, что придает листьям “бархатистую” текстуру, а также коробочкой, погруженной в перихециальные листья. Вид очень похож на восточноазиатский вид *A. abbreviatus* Mitt., известный из Японии, Кореи и Китая, от которого отличается погруженной коробочкой, папиллозным колпачком, а также сильно выступающей, папиллозной в верхней части листа жилкой (против почти гладкой). *Anomodon abbreviatus* приводился для Приморского края (Cherdantseva *et al.*, 2006; Ignatov *et al.*, 2006) на основании ошибочного определения *A. solovjovii*, однако его находки на российском Дальнем Востоке возможны. Отличия *A. solovjovii* от *A. minor* даны в комментарии к этому виду.

Род 4. *Haplohymenium* Dozy & Molk. — Гаплогимиениум

Растения мелкие, в рыхлых дерновинках, желтовато- или буровато-зеленоватые, не блестящие. *Вторичный стебель* простертый или свисающий, неправильно ветвящийся, часть веточек на верхушке флагелловидно истонченные; центральный пучок слабый или отсутствует. *Листья* на вторичном стебле сухие прилегающие, влажные далеко отстоящие до оттопыренных, из яйцевидного или широко эллиптического основания постепенно или внезапно суженные в ланцетную или языковидную верхушку, иногда ломкие, на верхушке заостренные, острые или тупые, закругленные, часто с маленькой верхушечкой из 1–3 прозрачных, не папиллозных клеток; край плоский, городчатый от выступающих папилл, вверху иногда с крупными, назад отогнутыми зубцами; *жилка* до верхушки или до 1/3 длины листа, на дорсальной стороне гладкая или с редкими папиллами; *пластинка листа* однослойная; *клетки* в верхней и средней части листа с несколькими мелкими папиллами, иногда одна папилла очень крупная, образующая высокий конус, маскирующая мелкие папиллы; в нижней части у жилки клетки эллиптические, гладкие. Веточные листья сходны со стеблевыми. *Спорофиты* редко. *Перихециальные листья* из эллиптического основания линейно-ланцетные, клетки с несколькими папиллами. *Ножка* коричневая, длинная. *Коробочка* овальная, прямая. *Крышечка* коническая, с клювиком. *Колечко* из крупных клеток, отпадающее. *Зубцы экзостомы* светло-желтые, на дорсальной стороне папил-

лозные; *эндостом* с низкой базальной мембраной, сегменты и реснички редуцированные, или эндостом отсутствует. *Споры* крупные. *Колпачок* на верхушке слабо папиллозный, иногда с волосками.

Тип рода — *Haplohymenium sieboldii* (Dozy & Molk.) Dozy & Molk. Род включает 5 видов, из которых только один японский вид, *H. pseudotriste* (Müll. Hal.) Broth., не найден в России. Название от ἀπλός – простой, одиночный, от ὑμήν, -ένος – пленка, по перистому, кажущемуся простым, поскольку эндостом очень сильно редуцирован.

1. Листья в оттянутой верхушке с крупными зубцами, перпендикулярными или назад отогнутыми; обычно имеются тонкие флагеллоподобные побеги с мелкими листьями 2. *H. flagelliforme*
- Листья без крупных зубцов в верхушке листа, край мелко пильчатый или почти цельный; флагеллоподобные побеги, как правило, отсутствуют 2
2. По крайней мере некоторые листья с длинно оттянутой верхушкой; жилка оканчивается в верхушке листа или немного ниже; клетки листа на дорсальной стороне часто с одной высоко конической папиллой, маскирующей остальные мелкие папиллы; реже все клетки с многочисленными папиллами (обычно у растений в угнетенном состоянии) 1. *H. longinerve*
- Листья без длинной оттянутой верхушки; жилка до 0.3–0.75 длины листа; все клетки листа с многочисленными папиллами 3
3. Листья ломкие, из яйцевидного основания резко суженные в языковидную верхушку, на верхушке тупые или закругленные; край городчатый или мелко пильчатый; жилка до 0.3–0.6 длины листа 3. *H. triste*
- Листья не ломкие, постепенно коротко заостренные; край почти цельный; жилка до 0.5–0.75 длины листа 4. *H. sieboldii*

1. Leaf apices with strong, perpendicular or reflexed teeth; plants usually with numerous flagellate shoots 2. *H. flagelliforme*
This species is recognized by its pendent habit. It usually grows on thin *Abies* twigs in valley forests.
- Leaf apices serrulate or subentire; plants without or rarely with flagellate shoots 2
2. At least some leaves with long attenuate tips; costae long, subpercurrent; leaf cells “pseudo-

unipapillose", i.e., upper cells with one large papilla and several small, difficult to see papillae, occasionally cells pluripapillose in places or rarely throughout 1. *H. longinerve*

Haplohymenium longinerve is often separated in identification keys by its "unipapillose" leaf cells. The presence of high papillae can usually be seen in the upper half of the leaves with a compound microscope. These papillae are especially easy to see "in profile" on the back (dorsal) side of the leaf acumina (Fig. 121F). Closer to the leaf margins (Fig. 121G, I) and at the middle of the leaves most cells are pluripapillose. However, in some collections from plants in relatively harsh environments, e.g., on open, sunny, or exposed to wind rock outcrops, most or even all of the cells are pluripapillose. Also plants with well-developed, high papillae have some small leaves with only pluripapillose cells. No unipapillose cells were seen in the Kuril Islands collections made by Bakalin and this resulted in erroneous identifications. However, molecular phylogenetic analysis by Ignatov *et al.* (2019a) demonstrated that these plants were identical in all DNA markers to other specimens of *H. longinerve*. The large papillae of *H. longinerve* are similar to those occurring in *Anomodon abbreviatus* and *A. solovjovii*; this papillae pattern has been termed "pseudounipapillose" (Czernyadjeva & Ignatova, 2019). Although the high, conic papillae usually dominate, small, round papillae are also generally present, albeit they are not easy to see with a compound microscope.

— Leaves without long attenuate tips; costae short, ending near mid-leaf; leaf cells consistently pluripapillose, all papillae equal in size 3

3. Leaf tips and laminae strongly fragile; leaves ovate at base, abruptly narrowed above into lingulate acumina; apices obtuse or rounded; margins crenulate or serrulate; costa reaches 0.3–0.6 the leaf length 3. *H. triste*

This common epiphytic species in the Russian Far East also grows on rocks. It is best recognized by its very fragile leaves that are nearly always broken in the upper half. In Siberia it also occurs in Transbaikalia and Central Yakutia. In the Caucasus it was previously known only in Georgia from a single collection, but has recently been found in Ingushetia, the Russian Caucasus.

— Leaf tips and laminae not or weakly fragile; leaves ovate-lanceolate, gradually tapered above; apices acute; margins subentire; costa reaches 0.5–0.75 the leaf length 4. *H. sieboldii*

Diagnostic characters of *H. sieboldii* include: ovate-lanceolate, gradually tapered, acute leaves; costae extending above mid-leaf; and pluripapillose leaf cells. This species is closely related to *H. triste*. That species differs from *H. sieboldii* in having more fragile leaves that are ovate at base; abruptly narrowed above into lanceolate or oblong acumina; often rounded apices with small apiculi; and shorter costae. Watanabe (1972) also distinguished them by the presence of a stem central strand in *H. triste* and its absence in *H. sieboldii*; however, specimens of *H. triste* from Asian Russia have stems with very weak or almost absent central strands.

1. ***Haplohymenium longinerve*** (Broth.) Broth., Nat. Pflanzenfam. I(3): 986. 1907. — *Anomodon longinervis* Broth., Hedwigia 38: 243. 1899. — **Гаплогимениум длинножилковый**. Рис. 130, 121F–J.

Растения мелкие, в рыхлых дерновинках, желтовато-зеленые, не блестящие. *Вторичный стебель* простертый, 3–6 см дл., неправильно ветвящийся, веточки часто на верхушках флагеллоидные; центральный пучок отсутствует. *Листья* на вторичном стебле сухие прилегающие, влажные прямо отстоящие, 0.4–0.6×0.15–0.2 мм, из расширенного яйцевидного основания постепенно заостренные, на верхушке острые или, иногда, туповатые; край плоский, мелко пильчатый или городчатый от выступающих высоких папилл; *жилка* оканчивается близ верхушки листа, на дорсальной стороне гладкая; *клетки* в верхней части листа 6–12 μm, с обеих сторон с одной высокой конической папиллой, маскирующей многочисленные мелкие папиллы, реже все клетки с многочисленными папиллами; клетки в нижней части листа у жилки эллиптические, до 20 μm дл., гладкие. Веточные листья флагеллоидных побегов внезапно длинно узко заостренные, на верхушке с 1–3 почти гладкими клетками, 0.6–0.8 мм дл., жилка до 1/2–2/3 длины листа. *Спорофиты* редко, с территории России неизвестны. [*Перихециальные листья* до 2 мм дл., на верхушке зубчатые, клетки с одной папиллой над просветом. *Ножка* до 2 мм, желтовато- или красновато-коричневая. *Коробочка* 0.7–0.9 мм дл. *Эндостом* отсутствует. *Споры* 20–30 μm. *Колтачок* с единичными волосками.]

Описан из Японии. Восточноазиатский вид, встречается на юго-востоке Китая, Тайване, в Корее и Японии. В России известен только на юге Дальнего Востока в Хабаровском и Приморском крае, на Южных Куриль-

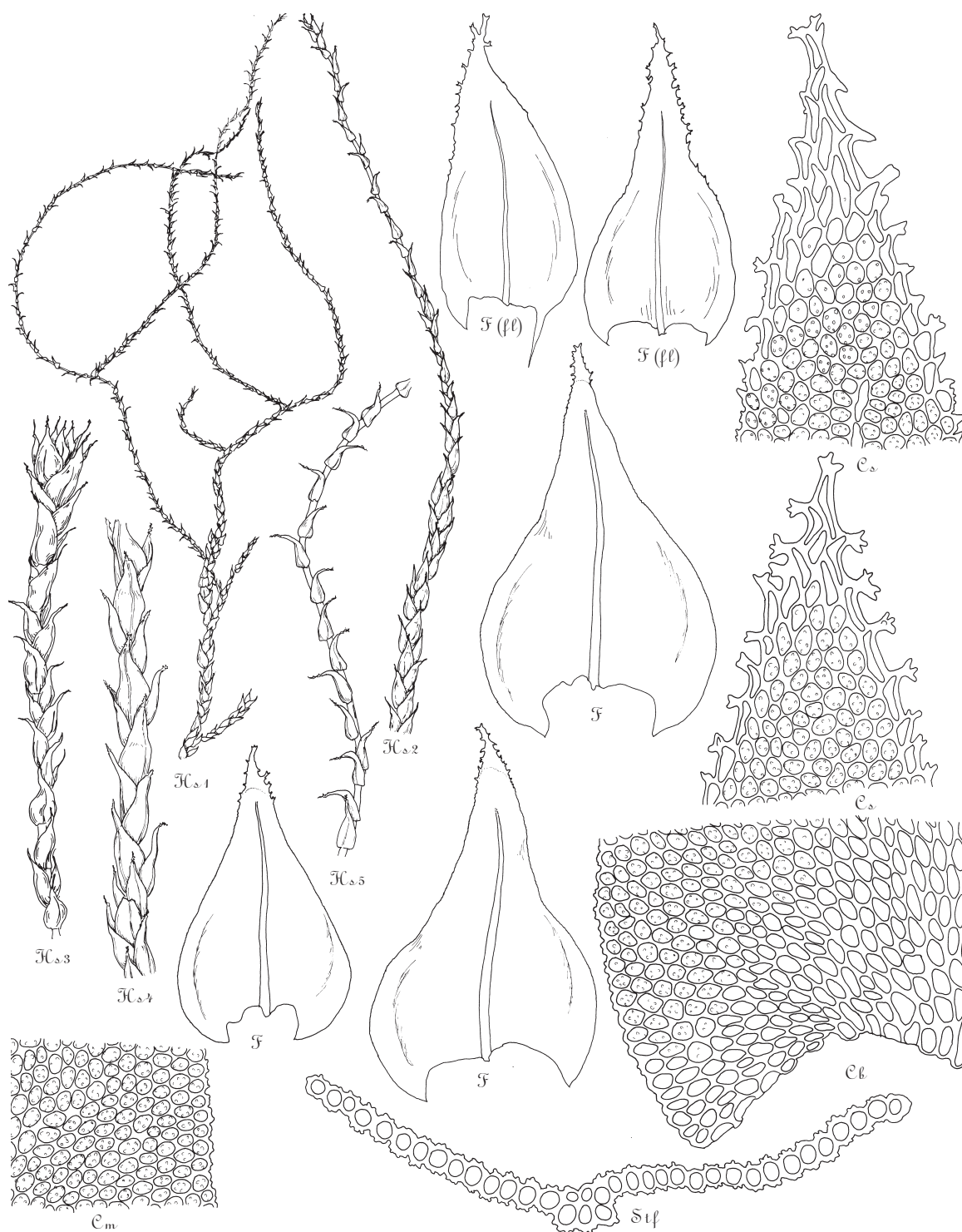


Рис. 131. *Haplohymenium flagelliforme*: Hs1 $\times 6.5$; Hs2 $\times 14$; Hs3–5 $\times 22.5$; F $\times 70$; Stf $\times 320$; Cs, m, b $\times 320$.

наличия высоких папилл, особенно в верхней части листа. В то же время у угнетенных растений высокие папиллы бывают слабо или совсем не выражены, что приводило к многочисленным ошибкам в определении. Такие растения можно принять за *H. triste*; однако у

этого вида листья обычно б. м. ломкие (у *H. longinerve* практически не ломкие), внезапно суженные в языковидную верхушку (у *H. longinerve* листья постепенно заостренные). Отличия от *H. flagelliforme* заключаются в отсутствии крупных зубцов на верхушках листьев.

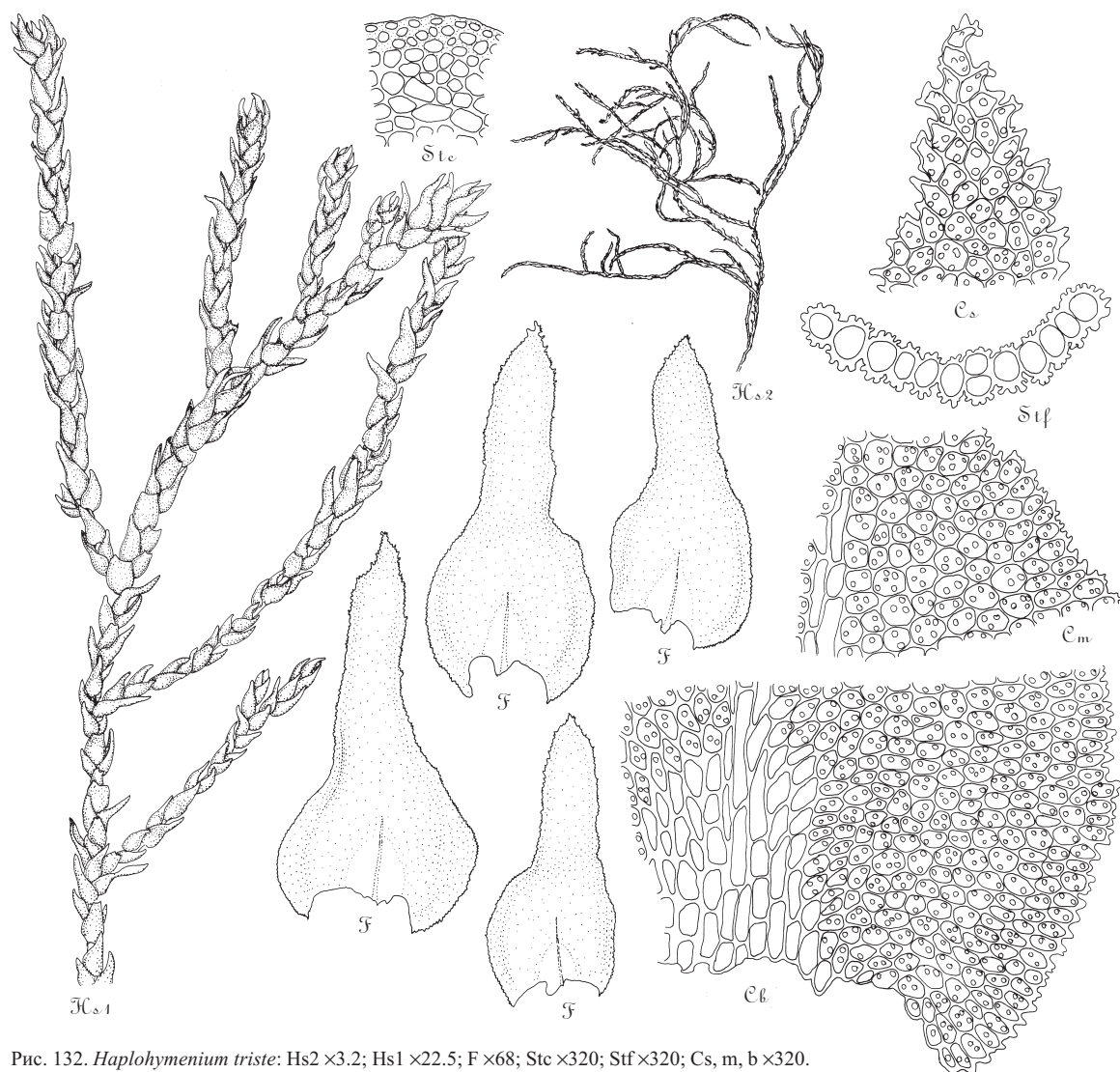


Рис. 132. *Haplohymenium triste*: Hs2 $\times 3.2$; Hs1 $\times 22.5$; F $\times 68$; Stc $\times 320$; Stf $\times 320$; Cs, m, b $\times 320$.

Отличия от *Anomodontella longifolia* даны в комментарии к этому виду.

2. ***Haplohymenium flagelliforme*** L.I. Savicz, Bot. Mater. Inst. Sporov. Rast. Glavn. Bot. Sada R.S.F.S.R. 1: 98, 101. 1922. — *Anomodon flagelliformis* (L.I. Savicz) Granzow, Contr. Univ. Michigan Herb. 21: 245. 1997. — **Гаплогимениум флагелловидный**. Рис. 131, 122F–G.

Растения мелкие, желтовато-зеленые до темно-зеленых, не блестящие. *Стебель* простертый, 2–5 см дл., неправильно ветвящийся, стебель и веточки часто на концах флагелловидные; центральный пучок отсутствует. *Листья* на вторичном стебле сухие прилегающие, влажные прямо отстоящие до оттопыренных, 0.9–1.3 $\times$ 0.4–0.7 мм, из сердцевидного основания постепенно

заостренные, вогнутые; край плоский, вверху с несколькими крупными, перпендикулярными до отогнутых зубцами, ниже городчатый; *жилка* до 0.75–0.8 длины листа, на дорсальной стороне папиллозная; *клетки* в средней части листа 7–12 μm , с 2–6 папиллами над просветом; несколько клеток в верхушке листа продолговатые, до 20 μm дл., гладкие; клетки в основании листа у жилки удлинено ромбоидальные, до 35 μm дл., гладкие, по краю основания листа часто поперечно эллиптические, толстостенные. Веточные листья сходны со стеблевыми. Листочки на флагелловидных участках стебля и веточек 0.2–0.4 мм дл., с сильно зубчатой верхушкой, в сухом состоянии оттопыренной или назад отогнутой. *Спорофиты* неизвестны.

Описан из России (Приморский край). Встречается также в Еврейской автономной области. Редкий восточноазиатский вид, за пределами юга российского Дальнего Востока известный из центрального и северо-восточного Китая и Японии (Хонсю, Кюсю). Произрастает в горных районах в нижней части лесного пояса, на высоте до 350 м над ур. м., на стволах и тонких ветвях пихты, клена, липы и др., редко на камнях.

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

Вид можно узнать по многочисленным флаго-видным побегам с оттопыренными листочками, вверху по краю сильно зубчатыми. От остальных видов рода он отличается крупными, часто многовершинными, перпендикулярными или оттопыренно отогнутыми зубцами на верхушках стеблевых и веточных листьев.

3. *Haplohymenium triste* (Ces.) Kindb., Rev. Bryol. 26: 25. 1899. — *Leskea tristis* Ces., Syllab. Musc. 67. 1838. — *Anomodon tristis* (Ces.) Sull., Manual (ed. 2) 658. 1856. — Гаплогимиениум печальный. Рис. 132, 122A–C.

Растения мелкие, желтовато-зеленые или коричневатозеленоватые, не блестящие. Стебель простертый, 2–4 см дл., неправильно ветвящийся, центральный пучок слабый или отсутствует. Листья на вторичном стебле сухие прилегающие, влажные отстоящие до оттопыренных, 0.5–0.9×0.2–0.5 мм, из яйцевидного или широко эллиптического основания внезапно суженные в ланцетную или языковидную ломкую верхушку, на верхушке тупые, закругленные, реже широко заостренные, часто с маленьким остроконечием из 1–3 прозрачных, разреженно папиллозных клеток; край плоский, городчатый, на верхушке иногда мелко пильчатый от выступающих папилл; жилка до 0.3–0.6 длины листа, на дорсальной стороне гладкая или с отдельными папиллами; клетки в верхней части листа 9–12(–16) μm, с несколькими папиллами над просветом, в основании листа у жилки эллиптические, до 30 μm дл., гладкие. Веточные листья сходны со стеблевыми, 0.9–1.3 мм дл. Спорофиты на территории России неизвестны. [Перихециальные листья из яйцевидного основания линейно-ланцетные, до 1.1 мм дл., клетки с несколькими папиллами над просветом. Ножка до 2 мм, коричневая. Коробочка 0.8–1.2 мм дл. Эндостом отсутствует. Споры

20–25 μm. Колпачок с длинными волосками, на верхушке папиллозный.]

Описан из Италии. В Европе редок, известен из Франции, Швейцарии и Румынии. Приводился для черноморского побережья Кавказа в Грузии. В восточной Азии это нередкий вид, распространенный в Китае, Корее, Японии и на юге российского Дальнего Востока. Является частым видом и на востоке Северной Америки, известен также из Центральной (Коста-Рика) и Южной (Боливия) Америки и с Гавайских о-вов. В России наиболее част на юге Дальнего Востока, встречается также в восточных районах южной Сибири, на запад до Забайкальского края, Бурятии и Иркутской области. По единичным находкам известен на юге Якутии. Недавно был найден и в российской части Кавказа, в республике Ингушетия. Встречается б. ч. в нижней части лесного пояса, но в Забайкалье некоторые находки были сделаны на высотах 1200–1570 м над ур. м. Растет как на стволах деревьев (березы, липы, дуба, тополя, пихты, бука и др.), так и на камнях и скалах, чаще сухих, в нишах курумов.

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

Для *Haplohymenium triste* характерна сильная вариабельность формы и размера листьев; их верхушки обычно языковидные, но иногда могут быть очень узкими, треугольными; они могут быть коротко заостренными или на верхушке закругленными, часто с небольшим оттянутым остроконечием. От *H. sieboldii* этот вид отличается тем, что листья из широкого основания всегда внезапно сужены в верхушку (у *H. sieboldii* более постепенно суженные); папиллозно городчатыми краями листьев (против почти цельных), а также ломкостью листьев (у *H. sieboldii* листья не ломкие). Кроме того, у *H. triste* всегда обнаруживаются тупые или закругленные на верхушке листья, а у *H. sieboldii* верхушки листьев всегда острые. Еще один восточноазиатский вид, *H. pseudotriste* (Müll. Hal.) Kindb., пока не найденный на российском Дальнем Востоке, отличается от *H. triste* более мелкими размерами листьев (0.4–0.6 мм дл. против 0.5–0.9 мм) и несколько уплощенно, а не округло облиственными побегами.

4. *Haplohymenium sieboldii* (Dozy & Molk.) Dozy & Molk., Musc. Frond. Ined. Archip. Ind. 4: 127, 40. 1846. — *Leptohymenium sieboldii* Dozy & Molk., Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 3, 2: 310. 1844. — *Anomodon sieboldii* (Dozy & Molk.) Granzow, Contr. Univ. Michigan Herb. 21: 243. 1997. — Гаплогимиениум Зибольда. Рис. 133, 122D–E.

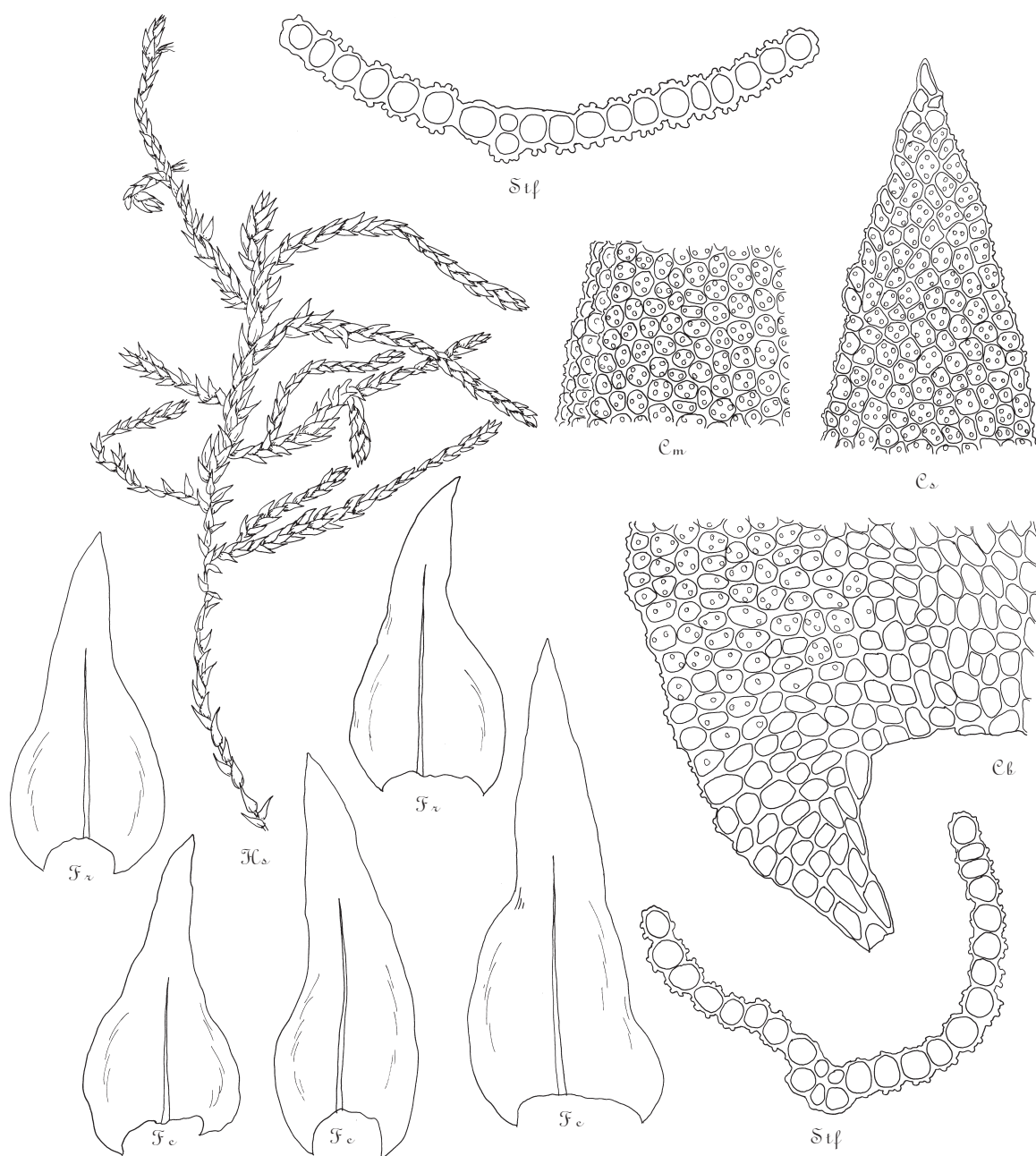


Рис. 133. *Haplohymenium sieboldii*: Hs $\times 12.6$; F $\times 63$; Stf $\times 320$; Cs, m, b $\times 320$.

Растения мелкие, в рыхлых дерновинках, желтовато-зеленые или буроватые, матовые. Стебель простертый, 1–3 см дл., неправильно ветвящийся, центральный пучок слабый или отсутствует. Листья на вторичном стебле сухие прилегающие, влажные прямо отстоящие, 0.5–0.9 $\times$ 0.2–0.4 мм, из яйцевидного основания б. м. постепенно суженные в ланцетную верхушку, на верхушке острые; жилка до 0.5–0.75 длины листа, на дорсальной стороне гладкая или с отдельными папиллами; клетки в

верхней части 9–13 μm , округлые или округло-многоугольные, толстостенные, с несколькими папиллами над просветом, в верхушке листа несколько клеток гладкие; клетки в нижней части у жилки эллиптические, до 30 μm дл., гладкие, по краю основания листа поперечно эллиптические, до 16 μm шир. Веточные листья сходны со стеблевыми, но несколько мельче, на верхушке острые или туповатые. Спорофиты на территории России неизвестны. [Перихециальные листья с продол-

говатым основанием и узко ланцетной верхушкой, до 1.3 мм дл. Ножка до 5 мм дл., желтовато-бурая. *Коробочка* 0.8–1.0 мм дл. *Колпачок* сверху папиллозный, с рассеянными длинными волосками].

Описан из Японии. Известен из Кореи и с Тайваня. В России это очень редкий вид, известный по немногочисленным коллекциям из Приморского края и Забайкалья. Растет в лесном поясе в горах, в Забайкалье до 1200 м над ур.м., на камнях.

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

Haplohymenium sieboldii был собран в Приморском крае еще в 20-х годах XX века, но образцы были отнесены к этому виду лишь недавно из-за того, что его не всегда легко отличить от широко распространенного и переменного *H. triste*. Отличия между ними даны в комментарии к этому виду. Другой представитель рода, *H. longinerve*, также имеет заостренные стеблевые листья, но он характеризуется клетками с одной высокой игольчатой папиллой, маскирующей многочисленные мелкие папиллы. Клетки, которые выглядят мультипапиллозными в обычный световой микроскоп, у этого вида встречаются преимущественно на веточных листьях или в нижней части стеблевых; у сильно угнетенных растений *H. longinerve* высокие игольчатые папиллы могут отсутствовать. В таком случае диагностическим признаком может служить длина жилки: до 0.5–0.75 длины листа у *H. sieboldii* и до 0.8–0.9 длины листа у *H. longinerve*.