

Рис. 97. *Callicladium haldaneanum*: А – перистом, общий вид, сегменты эндостома не перфорированные по киллю, $\times 75$.

СЕМ. CALLICLADIACEAE Jan Kučera & Ignatov – КАЛЛИКЛАДИЕВЫЕ

О.М. Афонина

Растения от среднего размера до крупных, в густых блестящих дерновинках. *Стебель* простертый, 5–15 см дл., правильно или неравномерно и неправильно перисто ветвящийся, обычно всесторонне уплощенно облиственный, с центральным пучком, иногда слабо развитым, без гиалодермиса; парафиллии отсутствуют; проксимальные веточные листья вокруг зачатков веточек либо крупные, пальчато лопастные, с реснитчатыми краями (*C. imponens*), либо листовидные или ланцетные. *Листья* прямо отстоящие или односторонне обращенные, из яйцевидно-ланцетного, продолговато-ланцетного или треугольно-ланцетного основания постепенно суженные в длинную или б. м. короткую верхушку, серповидно согнутые, складчатые или не складчатые; край отогнутый или полого загнутый в нижней части листа, выше плоский, цельный или вверху пильчатый; *жилка* короткая, двойная, иногда неясная; *клетки* в средней части листа линейные, гладкие, в углах основания листа квадратные и прямоугольные, толстостенные или б. м. тонкостенные, бесцветные или окрашенные, образующие б. м. хорошо ограниченную ушковую группу. *Односторонние, двудомные или ложноодносторонние. Внутренние перихециальные листья* прямые, ланцетные, длинно или коротко заостренные, складчатые или не складчатые, с плоскими или сильно отогнутыми в основании краями, жилка неясная. *Ножка* желтовато-коричневая или красновато-коричневая, длинная. *Коробочка* каштановая или красновато-коричневая, почти прямостоячая или слабо наклонен-

ная, длинно цилиндрическая, слегка согнутая в верхней части. *Крышечка* коническая, с косым клювиком. *Колечко* отпадающее фрагментарно или не отпадающее. *Перистом* полно развитый. *Споры* мелкие.

Семейство было недавно выделено на основании молекулярно-филогенетических данных (Kučera *et al.*, 2019). Включает 1 род.

Род 1. **Callicladium** H.A. Crum — **Калликладиум**

Тип рода – *Callicladium haldaneanum* (Grev.) Crum. До недавнего времени род был представлен одним видом, *C. haldaneanum*, но в результате молекулярно-филогенетической ревизии рода *Hypnum* два вида, *H. fujiyamae* и *H. imponens*, были переведены в род *Callicladium* (Kučera *et al.*, 2019). Таким образом, в настоящее время во флоре России этот род представлен тремя видами. Название от κάλλος – красота, κλάδος – ветвь (греч.).

1. Растения однодомные; листья не серповидно согнутые, прямо отстоящие или б. м. односторонне обращенные; край листа плоский или полого загнутый; ушковая группа образована квадратными, крупными, тонкостенными, б. м. вздутыми, бесцветными клетками, окруженными более мелкими и более толстостенными квадратными клетками ... 1. *C. haldaneanum* — Растения двудомные или ложноодносторонние; листья серповидно согнутые; край листа отогнутый в нижней части; ушковая группа образована квадратными или коротко прямоугольными, толстостенными или б. м. тонкостенными, вздутыми или не вздутыми клетками с оранжевато-коричневой или красновато-коричневой окраской 2
2. Стебель жесткий, красновато-коричневый; проксимальные веточные листья вокруг зачатков веточек широко ланцетные или пальчато-лопастные, с реснитчатыми краями; листья гладкие или слабо складчатые, в основании постепенно суженные; край листа внизу слабо отогнутый; перихециальные листья с сильно отогнутыми в основании краями, складчатые 2. *C. imponens* — Стебель более мягкий, светлый, с возрастом становится коричневатым; проксимальные веточные листья вокруг зачатков веточек ланцетные или треугольные; листья ясно складчатые, в основании слабо закругленные; край листа отогнутый в нижней половине или, иногда, почти до верхушки; перихециальные листья с плоскими краями, не складчатые 3. *C. fujiyamae*

- ◆
1. Autoicous; leaves straight to homomallous; leaf margins plane or slightly incurved; alar cells large, thin-walled, pellucid, inflated, sharply delimited 1. *C. haldaneanum*
Callicladium haldaneanum is a hemiboreal, circum-holarctic species that extends southward to southern Europe, the Caucasus, the Himalayan region, southern China, Japan, and as far south in North America as Arizona and Louisiana. In Russia it is widespread in the southern taiga and forest-steppe zones but rarer northward and absent in the Arctic; it is also common in the southern Russian Far East and southern Kamchatka, but rare in southern Siberia and absent in Zabaikalsky Territory, Buryatia, Yakutia, Magadan Province, and northern Kamchatka (Koryakia). It grows on rotten logs, tree bases, and occasionally on rocks. It can be distinguished from other species of *Callicladium*, *Hypnum* and *Stereodon* by the following features: sexual condition autoicous vs. dioicous; leaves erect, secund, cochleariform vs. falcate-secund; leaf margins entire, plane or slightly incurved vs. serrulate or serrate distally, recurved below.
 - Dioicous or phylloidioicous; leaves falcate-secund; leaf margins recurved below; alar cells small or large, thin- or thick-walled, reddish- or orange-brown, inflated or firm-walled, gradually delimited 2
 2. Plants rigid; stems golden to reddish-brown with age; proximal branch leaves lacinate to palmate and ciliate at margins; leaves not or weakly plicate, gradually rounded or straight to the insertions; leaf margins weakly recurved below; perichaetial leaves plicate; margins strongly recurved at base 2. *C. imponens*
Callicladium imponens is an amphiatlantic species known from Europe, Greenland and throughout eastern North America. In Russia it is known from a single locality in the North Caucasus: Belaya River basin, the Adygea Republic. All other records of the species from Russia are misidentified (mostly belong to *Hypnum cupressiforme*). In aspect it is similar to *Hypnum cupressiforme* but differs from that species – as well as from other *Callicladium* species – by the following features: stems rigid, red-brown vs. soft, pale-green; proximal branch leaves around branch primordia large, broadly lanceolate or palmate, ciliate at margins vs. small, narrowly lanceolate, compound, entire or serrulate at margins; and perichaetial leaves plicate vs. smooth.
 - Plants soft; stems pale to brownish with age; proximal branch leaves lanceolate or triangular and incised to bilobate at margins; leaves plicate, slightly rounded to the insertions; leaf margins recurved below or occasionally nearly to apices; perichaetial leaves smooth; margins plane 3. *C. fujiyamae*
Callicladium fujiyamae is known in Russia only from Shikotan Island (southern Kuril Islands) where it was collected in the crevice of a vertical cliff wall at 400 m elev. (Bakalin *et al.*, 2009; Afonina & Ignatova, 2009). The species also occurs in Japan, Korea, and China. In North America it is known only from Attu Island (westernmost tip of the Aleutian Islands). *Callicladium fujiyamae* is somewhat similar in aspect to *Calliargonella lindbergii*. However, it differs from *C. lindbergii* in the following features: stem hylodermis absent vs. present and well-developed; leaves plicate vs. smooth; and alar cells thick-walled, brownish vs. thin-walled, hyaline. *Callicladium fujiyamae* differs from *C. haldaneanum* in having falcate-secund rather than straight to homomallous leaves and brown rather than pellucid alar cells.
1. ***Callicladium haldaneanum*** (Grev.) H.A. Crum, *Bryologist* 74(2): 167. 1971. — *Hypnum haldaneanum* Grev. [as 'haldanianum'] *Ann. Lyceum Nat. Hist. New York* 1: 275–276, pl. 23 [center]. 1825. — *Heterophyllum haldaneanum* (Grev.) M. Fleisch., *Musci Buitenzorg* 4: 1177. 1923. — **Калликладиум Холдейна**. Рис. 98, 97.
Растения от среднего размера до крупных, образуют обширные плоские дерновинки, бледно-желто-зеленые, блестящие. *Стебель* простертый, до 6 см дл., неправильно или, реже, б. м. правильно перисто ветвящийся, округло или б. м. уплощенно облиственный, особенно близ концов побегов, с центральным пучком; проксимальные веточные листья вокруг зачатков веточек узко ланцетные, цельнокрайные или с единичными зубцами. *Стеблевые листья* прямо отстоящие или б. м. односторонне обращенные, 1.5–2.0×0.6–0.8 мм, продолговато-ланцетные, б. м. быстро суженные в короткую или, реже, довольно длинную верхушку, вогнутые, не складчатые; край листа цельный, плоский или полого загнутый; *жилка* двойная, короткая; *клетки* в средней части листа линейные, 50–85×5–8 μm, в углах основания крупные, квадратные и коротко прямоугольные, бесцветные, б. м. вздутые, окруженные более мелкими и более толстостенными бесцветными квадратными клетками. *Веточные листья* сходны со стеблевыми,

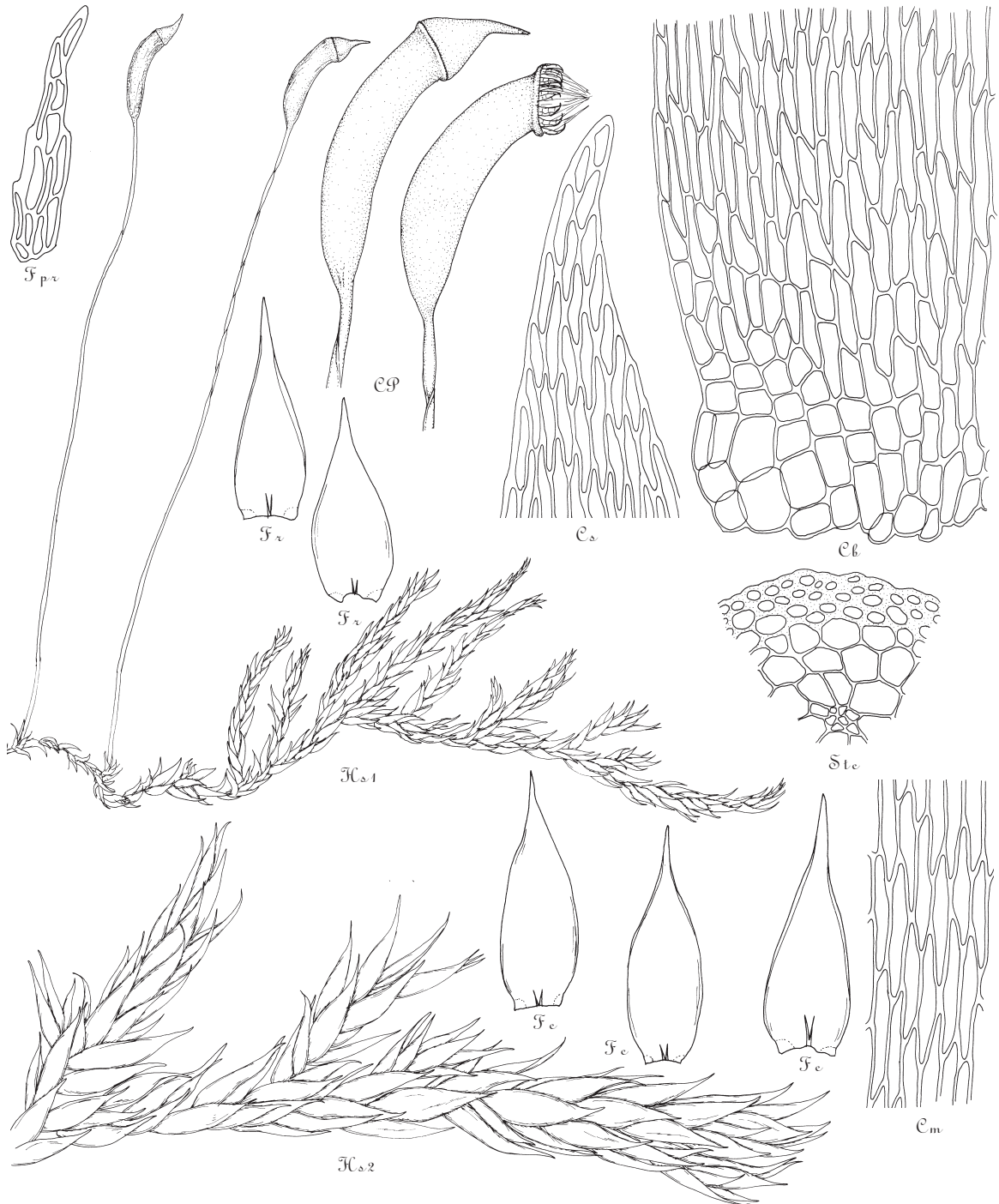


Рис. 98. *Callicladium haldaneanum*: Hs1 $\times 5$; Hs2 $\times 13.5$; CP $\times 15$; F $\times 23$; Ste $\times 317$; Fpr $\times 317$; Cs, m, b $\times 317$.

но мельче, 1.0–1.4 \times 0.3–0.5 мм. Однодомный. Спорофиты часто. Внутренние перихециальные листья прямые, ланцетные, не складчатые, с неясной жилкой. Ножка 15–25 мм, красно-коричневая. Коробочка красно-коричневая, прямостоячая, слабо согнутая в верхней части, 2.3–3.0 мм дл. Крышечка с широким косым клювиком. Колечко узкое,

отпадающее фрагментарно или не отпадающее. Зубцы экзостомы до 850 μm дл.; эндостом с высокой базальной мембраной, реснички обычно по 2. Споры 14–18 μm .

Описан из Канады (провинция Онтарио). Встречается практически во всех бореальных и умеренных регионах Голарктики, но не проникает в Арктику; на юг

распространен до Южной Европы, Кавказа, Гималаев, южных районов Китая и Японии. В России это широко распространенный вид от подзоны южной тайги до лесостепи, на севере более редкий, не отмечен в Арктике и избегает районы распространения многолетней мерзлоты; обычен на юге Дальнего Востока, но редок в Южной Сибири. Растет на валежнике, в основании стволов деревьев, реже на камнях. Назван в честь Д. Холдейна (D. Haldane), собравшего типовой образец.

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

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

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

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

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

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

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

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

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Основные признаки *Callicladium haldaneanum*, отличающие его от других видов этого рода, а также *Hypnum* и *Stereodon*, следующие. *Callicladium haldaneanum* – однодомный вид, обычно встречается со спорофитами, тогда как все другие двудомные; листья прямо отстоящие или односторонне обращенные, а не серповидно согнутые; край листа плоский или полого ложковидно загнутый, цельный, а не отогнутый и пыльчатый в верхней части листа.

2. ***Callicladium imponens*** (Hedw.) Hedenäs, Schlesak & D. Quandt, Bryoph. Diversity & Evol. 40(2): 45. 2018. — *Hypnum imponens* Hedw., Sp. Musc. Frond 290–291, pl. 77, f. 1–5. 1801. — *Hypnum cupressiforme* Hedw. subsp. *imponens* (Hedw.) Boulay, Musc. France, Mousses 1: 34. 1884. — **Калликладиум обманчивый**. Рис. 99.

Растения от среднего размера до крупных, образующие обширные плоские дерновинки, желто-зеленые или золотисто-коричневые. *Стебель* простертый, 5–10 см дл., красновато-коричневый, правильно перисто ветвящийся, округло облиственный, со слабо развитым центральным пучком; проксимальные веточные листья вокруг зачатков веточек крупные, широко ланцетные или пальчато лопастные, с реснитчатыми краями; веточки 3–12 мм дл., уплощенно облиственные. *Листья* серповидно согнутые, 1.8–2.4×0.6–0.8(–0.9) мм, треугольно- или продолговато-ланцетные, постепенно суженные в узкую верхушку, гладкие или слегка складчатые; край внизу слабо отогнутый, вверху пыльчатый; *жилка* двойная, короткая или неясная; *клетки* в средней части листа линейные, 50–70 (–80)×3–4(–5) μm, довольно толстостенные; клетки в основании листа более широкие, оранжевые или коричневатые, ушковая группа слабо выпуклая, образована коротко прямоугольными оранже-

вато-коричневыми, б. м. толстостенными клетками, самые нижние клетки прямоугольные, гиалиновые, тонкостенные. *Веточные листья* сходны со стеблевыми, но более мелкие и узкие. *Двудомный*. *Спорофиты* с территории России неизвестны. [*Внутренние перихециальные листья* прямые, удлиненно ланцетные, с длинной пыльчатой верхушкой, с сильно отогнутыми в основании краями, складчатые, жилка неясная. *Ножка* красновато-коричневая, 10–30 мм. *Коробочка* красновато-коричневая, прямостоячая или слабо наклоненная, цилиндрическая, слабо согнутая, 1.5–3.0 мм дл. *Крышечка* с клювиком. *Колечко* слабо дифференцировано, отпадающее фрагментарно или не отпадающее. *Реснички эндостома* по 1–2 или отсутствуют. *Споры* 15–20 μm.]

Описан из Пенсильвании (США). Амфиатлантический вид, часто встречается в восточной части Северной Америки, отмечен в Гренландии; в Европе известен на юго-западе Фенноскандии, в Великобритании, Дании, Венгрии, Германии, Польше, Латвии, а также в Испании. В России был найден только на Кавказе, в бассейне р. Белая, близ пос. Терновый в Кавказском заповеднике. Указания о нахождении вида в Сибири и на российском Дальнем Востоке были ошибочными.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv

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

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

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

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

Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

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

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Внешне вид имеет сходство с *Hypnum cupressiforme*; основные признаки, по которым он довольно легко узнается и отличается от видов рода *Hypnum*, а также *Callicladium*, это жесткий, красный стебель; крупные, широко ланцетные или пальчато-лопастные проксимальные веточные листья с реснитчатыми краями; складчатые перихециальные листья с сильно отогнутыми в основании краями.

3. ***Callicladium fujiyamae*** (Broth.) Jan Kučera & Ignatov, Taxon, 68(4): 645. 2019. — *Stereodon fujiyamae* Broth., Hedwigia 38(4): 232–233. 1899. — *Hypnum fujiyamae* (Broth.) Paris, Index Bryol. Suppl. 202. 1900. — **Калликладиум фудзиямский**. Рис. 100.

Растения крупные, образующие плоские дерновинки, золотисто-зеленые или красновато-бурые. *Стебель* простертый, 7–8(–15) см дл., неравномерно перисто ветвящийся, уплощенно облиственный, с центральным пучком; проксимальные



Рис. 99. *Callicladium imponens*: Hs1 $\times 6.5$; Hs2 $\times 14$; F $\times 32$; Stc $\times 320$; Fpr $\times 320$; Cs, m, b $\times 320$.

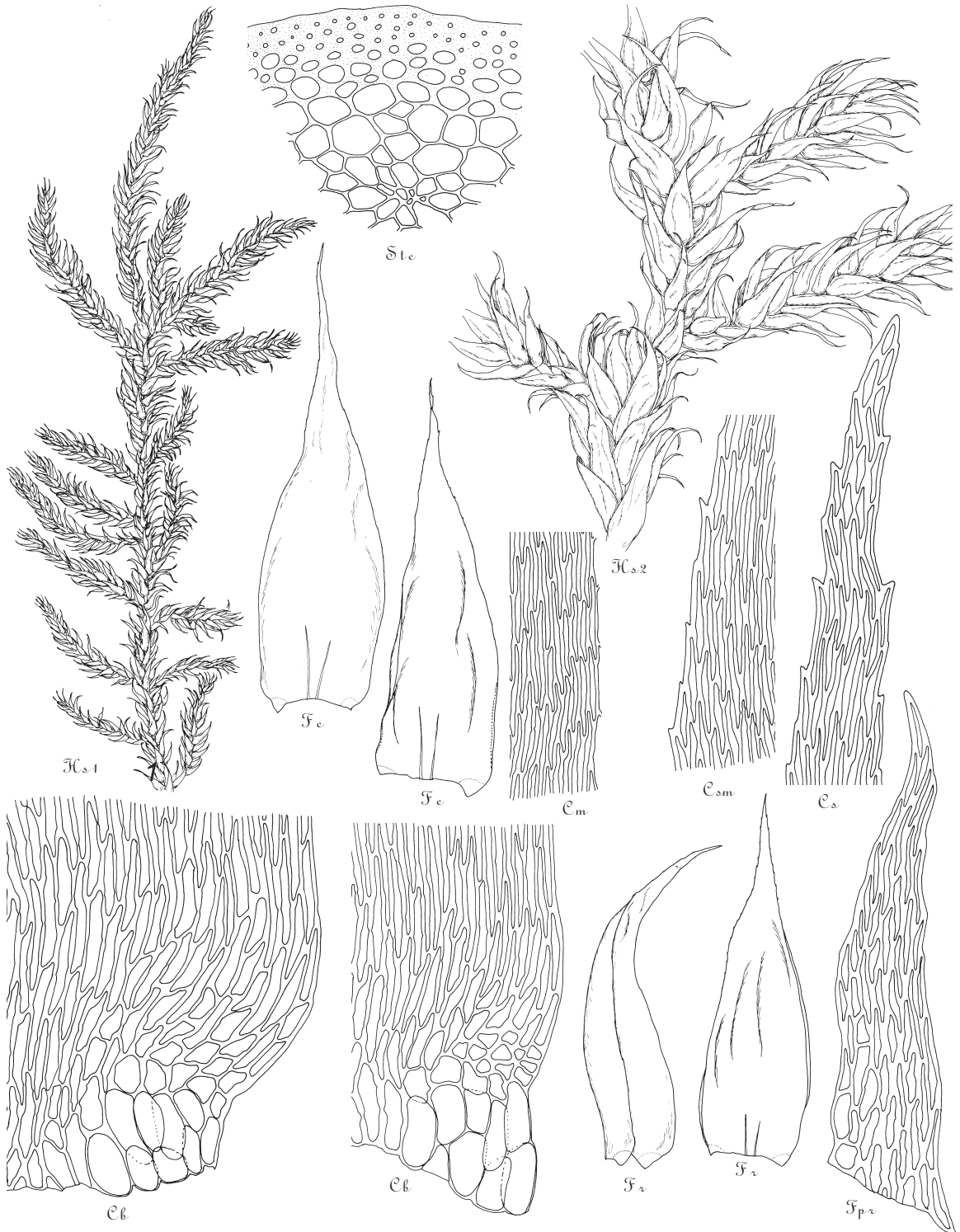


Рис. 100. *Callicladium fujiyamae*: Hs1 $\times 2.9$; Hs2 $\times 12$; F $\times 25.6$; Ste $\times 288$; Fpr $\times 288$; Cs, m, b $\times 288$.

веточные листья вокруг зачатков веточек ланцетные или треугольные; веточки 5–15 см дл., округло или б. м. уплощенно густо облиственные. Стеблевые листья серповидно согнутые, 2.3–3.0 \times 0.7–

1.0 мм, яйцевидно-ланцетные или продолговато-ланцетные, в основании слабо закругленные, постепенно суженные в длинную верхушку, складчатые; край сверху пильчатый, внизу цельный,

обычно отогнутый в нижней половине или, иногда, почти до верхушки; *жилка* двойная, ясная или слабо заметная, короткая или иногда достигает 1/5 длины листа; клетки в средней части листа линейные, (50–)60–80(–90)×2–3 μm, с довольно сильно утолщенными, пористыми стенками; клетки основания листа у жилки толстостенные, пористые, коричневато-желтые; ушковая группа хорошо дифференцирована, состоит из внутренних (расположенных ближе к жилке) толстостенных красновато-коричневых клеток и наружных, более крупных, тонкостенных гиалиновых клеток. *Веточные листья* сходны со стеблевыми, но мельче, 2.0–2.5 × 0.5–0.7(–0.8) мм. *Двудомный* или *ложнооддомный*; известны карликовые мужские растения, развивающиеся на листьях женских растений, и мужские растения нормального размера. *Внутренние перихециальные листья* отогнутые, не складчатые, вверху остро пильчатые. *Ножка* желто-красная, 14–40 мм. *Коробочка* каштановая, прямостоячая или наклоненная, длинно цилиндрическая, почти прямая, после рассеивания спор слегка изогнутая, около 2.5 мм дл. *Крышечка* коническая, с косым клювиком. *Колечко* не опадающее. *Реснички* эндостомы по 1–2. *Споры* 15–18 μm.

Описан из Японии (гора Фудзияма). Восточноазиатско-североамериканский вид. Довольно широко распространен в Японии (на островах Яку, Хонсю, Сикоку, Кюсю, Хоккайдо и Садо), считался эндемиком Японии (Ando, 1957), затем был найден в Корее, Китае и Север-

ной Америке (Аляска, о. Атту) (Schofield, 2014). В России известен только на Курильских островах (о. Шикотан) по сборам В.А. Бакалина (Bakalin *et al.*, 2009; Afonina & Ignatova, 2009). В Японии вид встречается в горных лесах на высоте от 130 до 2760 м над ур. м., растет преимущественно на гниющей древесине, а также в основании стволов деревьев, реже на почве; на Аляске отмечен на торфе в болоте; на о. Шикотан собран в трещине вертикальной скалы на высоте 400 м над ур. м.

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

Вид имеет внешнее сходство с *Calliergonella lindbergii*, но, в отличие от этого вида, у *Callicladium fujiyamae* стебель без гиалодермиса, листья складчатые и ушковая группа образована толстостенными окрашенными клетками, в то время как у *Calliergonella lindbergii* клетки ушковой группы гиалиновые, тонкостенные. Другой вид рода *Callicladium*, *C. haldaneanum* отличается от *C. fujiyamae* прямо отстоящими, а не серповидно согнутыми цельными листьями и не окрашенными клетками ушковой группы. Отличия от *C. imponens* заключаются в форме проксимальных веточных листьев: у *C. fujiyamae* они ланцетные или листовидные, а у *C. imponens* широко ланцетные или пальчато лопастные, с реснитчатыми краями; кроме того, перихециальные листья у *C. fujiyamae* не складчатые, с плоскими краями, а у *C. imponens* сильно складчатые, с отогнутыми краями.