

Род 10. **Cratoneuron** (Sull.) Spruce —**Кратоневрон**

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

*Растения* средних размеров, в густых или рыхлых, жестких или мягких дерновинках, от зеленых до буро-зеленых или золотисто-бурых, иногда инкрустированные карбонатным материалом. *Стебель* простертый, восходящий или прямостоячий, правильно перисто ветвящийся в одной плоскости или неправильно ветвящийся, все-сторонне густо или рыхло облиственный, веточки все-сторонне или слегка уплощенно облиственные; центральный пучок слабо развитый; ризоиды многочисленные, иногда образуют густой войлок; парафиллии многочисленные или единичные, яйцевидные или треугольно-ланцетные, б. м. широкие, без длинно заостренной верхушки из одного ряда клеток. *Стеблевые листья* односторонне согнутые, реже прямые, прямо отстоящие, яйцевидно-треугольные или яйцевидно-ланцетные, постепенно заостренные и незадолго до верхушки с более резким сужением в узко ланцетную верхушку, к основанию закругленные и широко низбегающие, вогнутые или слабо вогнутые, не складчатые или слабо продольно складчатые; край плоский, пильчатый от верхушки почти до основания; *жилка* оканчивается в верхушке листа, редко несколько ниже места сужения листа в короткую верхушку, сильная; *клетки* б. ч. 1.5–6(–10):1, умеренно толстостенные, гладкие, в в углах основания листа резко увеличенные, вздутые, бесцветные, тонкостенные, образующие крупную, хорошо обособленную группу, как правило, доходящую до жилки. *Веточные листья* более мелкие, иногда значительно мельче стеблевых. *Двудомные*. *Перихециальные листья* складчатые, с сильной жилкой до середины листа. *Коробочка* наклоненная, цилиндрическая, согнутая. *Перистом* полно развитый. *Споры* мелкие.

Наличие листовидных парафиллиев, а также отличия в общем облике и жесткая консистенция растений явились основанием для выделения рода *Cratoneuron* в монотипное семейство (Ochyra, 1989), что не было подтверждено объединенным анализом молекулярных и морфологических данных (Vanderpoorten *et al.*, 2002a,b).

Тип рода – *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce. Род включает два вида, оба встречаются в России. Название от κράτος – сильный; νεῦρον – жилка (греч.), по мощной жилке.

1. Листья широко треугольно-сердцевидные или узко треугольно-ланцетные, часто односто-

ронне согнутые, реже совершенно прямые; жилка до верхушки листа и иногда коротко выбегающая; клетки пластинки листа короткие, 15–30(–40)×5–8 μm, 2–4(–6):1; парафиллии развиты, реже отсутствуют; широко распространенный вид ..... 1. *C. filicinum*

— Листья яйцевидные, всегда прямые, жилка оканчивается заметно ниже верхушки листа; клетки пластинки листа длинные, 25–45(–65)×5–7 μm, 5–8:1; парафиллии отсутствуют; редкий северный и высокогорный вид ..... 2. *C. curvicaule*

♦

1. Leaves broadly triangular-cordate to narrowly triangular-lanceolate, often homomalous or fallcate-secund, rarely straight; costae percurrent to shortly excurrent; leaf cells 15–30(–40)×5–8 μm, 2–4(–6):1; paraphyllia present or, rarely, absent; widespread ..... 1. *C. filicinum*

*Cratoneuron filicinum* is a subcosmopolitan species that is widespread throughout the Holarctic and also occurs in East/South Africa, South America and New Zealand. In Russia it is common in wet, calcareous areas, especially along springs, calcareous rocks on river/stream banks, concrete, and granite blocks along rivers as well as many other types of wet habitats. The species absence in most regions is most likely due to under exploration or lack of data basing.

— Leaves ovate, consistently straight; costae ending well below leaf apices; leaf cells 25–45(–65) μm, 5–8:1; paraphyllia absent; rare northern and high montane species ..... 2. *C. curvicaule*

Ochyra (1989) placed *Cratoneuron curvicaule* in the monospecific genus *Callialaria* because it lacks paraphyllia, which he considered to be a character state of importance at the family level. Ochyra (1989) placed *Cratoneuron* in the Cratoneuraceae while *Callialaria* was retained in Amblystegiaceae. Subsequent studies on paraphyllia (Ignatov & Hedenäs, 2007; Spirina *et al.*, 2020) found paraphyllia to be extremely plastic structures that are sometimes present or absent in the same species. Even in *Cratoneuron filicinum* paraphyllia are not always present. Molecular phylogenetic studies (Hedenäs, 2011) nevertheless confirmed the separate status of *C. curvicaule*. In Russia *C. curvicaule* has been reported from many northern regions basing on atypical soft-leaved morphotypes of *C. filicinum*. It is confirmed here from Altai Republic (southern Siberia), Anabar Plateau (northern Siberia), Yakutia, and Wrangel Island near Chukotka.

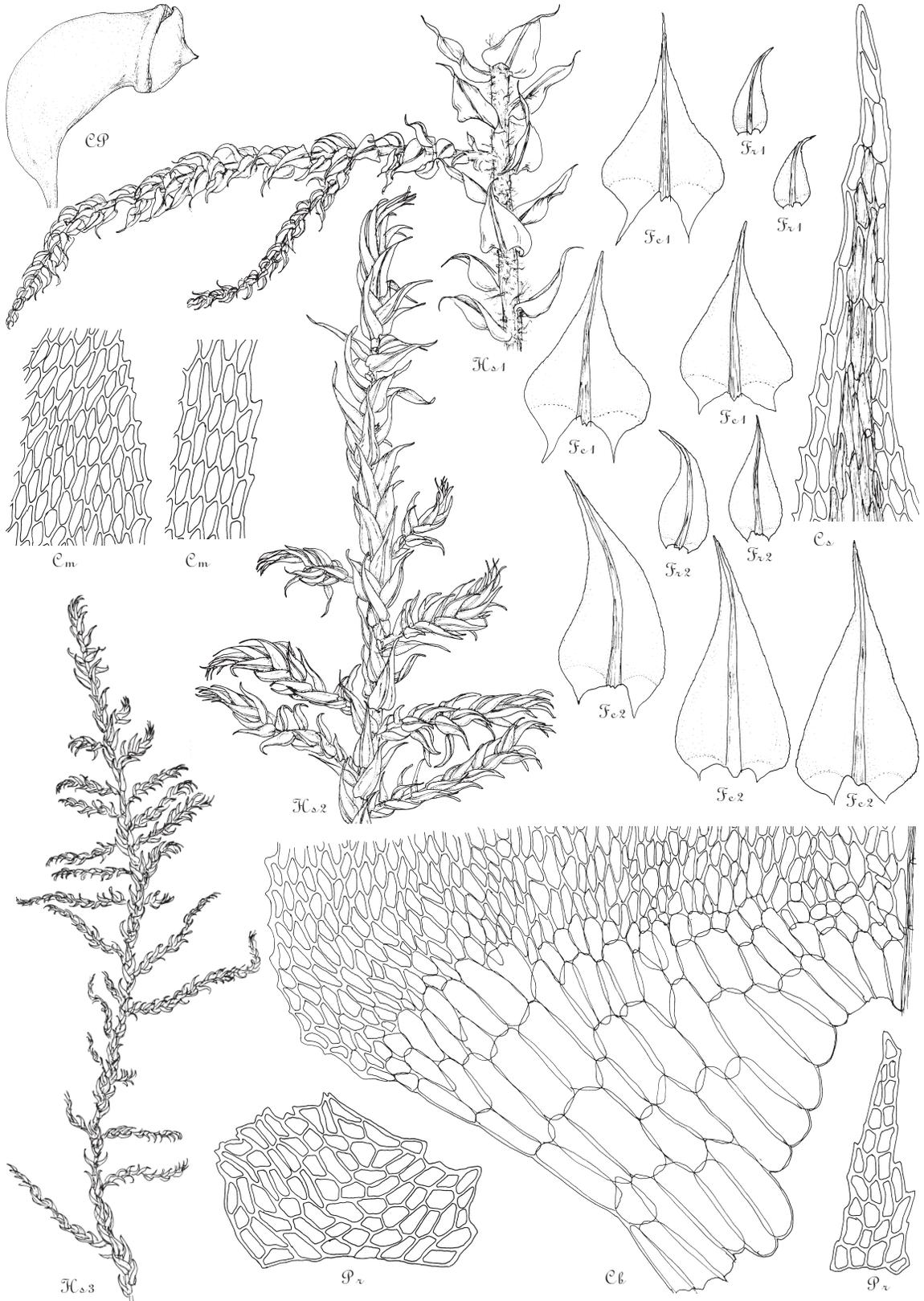


Рис. 212. *Cratoneuron filicinum*: Hs3  $\times 6$ ; Hs1, 2  $\times 15$ ; CP  $\times 12$ ; F (1 и 2 – с разных образцов)  $\times 25$ ; Pr  $\times 317$ ; Cs, m  $\times 317$ ; Cb  $\times 285$ .

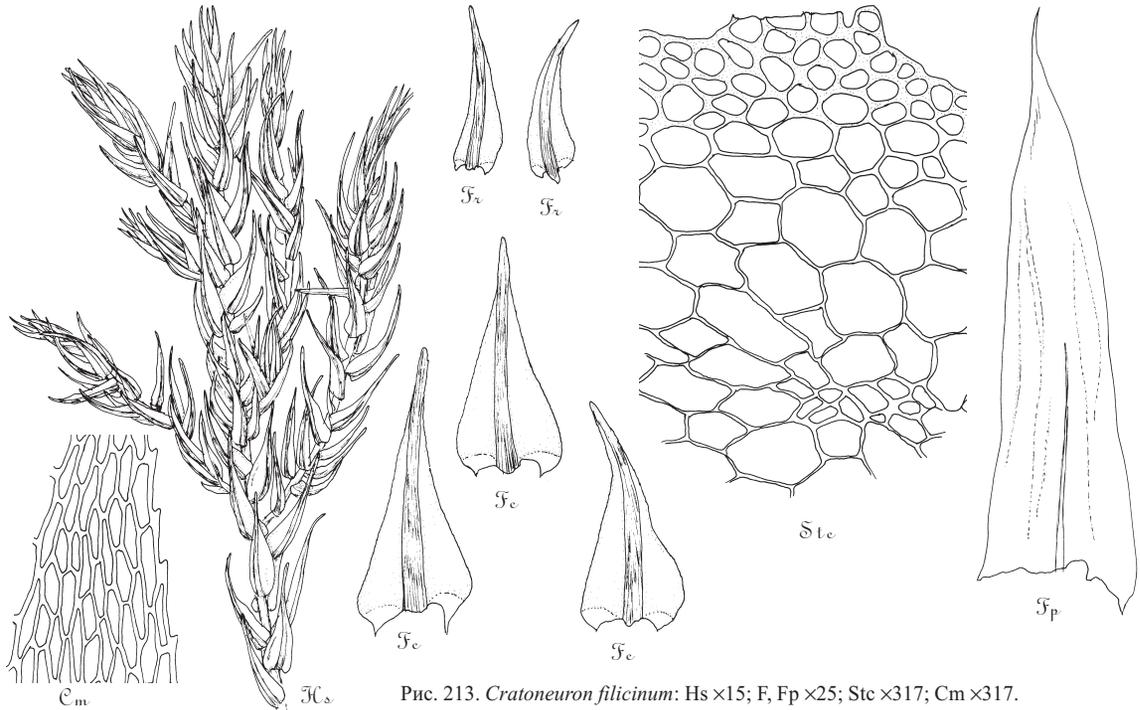


Рис. 213. *Cratoneuron filicinum*: Hs  $\times 15$ ; F, Fp  $\times 25$ ; Stc  $\times 317$ ; Cm  $\times 317$ .

1. *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce, Cat. Musc. 21. 1867. — *Hypnum filicinum* Hedw., Sp. Musc. Frond. 285. 76 f. 5–10. 1801. — **Кратоневрон папоротниковидный**. Рис. 212, 213.

*Растения* от мелких до умеренно крупных, в жестких, реже мягких, рыхлых дерновинках, зеленые или, реже темно или буровато-зеленые, не блестящие. *Стебель* 2–7(–15) см дл., простертый или, чаще, восходящий до прямостоячего, иногда с ризоидным войлоком, правильно или, особенно у плавающих форм, неправильно ветвящийся. *Стеблевые листья* отстоящие, согнутые, реже прямые, 0,9–1,3 $\times$ 0,4–0,7 мм, яйцевидные, внезапно суженные в ланцетную оттянутую верхушку, в основании сердцевидные, вогнутые, складчатые или не складчатые, край сильно пильчатый по всей длине; *жилка* сильная, 70–200  $\mu$ m шириной в основании, оканчивается в верхушке листа или коротко выбегает; *клетки* 15–30(–40) $\times$ 5–8  $\mu$ m, 2–4(–6):1, умеренно толстостенные; клетки углов основания крупные, прямоугольные, тонкостенные, прозрачные или буровато окрашенные, в резко отграниченной группе, доходящей до жилки. *Веточные листья* мельче стеблевых. *Двудомный, спорофиты* редко. *Ножка* около 3 см. *Коробочка* до 3 мм дл. *Споры* 16–20  $\mu$ m.

Описан из Германии и Австрии. Субкосмополит, встречается практически по всей территории Голарктики (от высокой Арктики до Северной Африки, Южного Китая и т. п.), а также в Восточной и Южной Африке, Центральной

и Южной Америке, Новой Зеландии. На территории России распространен практически повсеместно, за исключением некоторых островов Северного Ледовитого океана (например, Земли Франца Иосифа); на других островах, однако, например, на острове Врангеля и Северной Земле, этот вид встречается. Отсутствует в некоторых районах с очень кислыми почвами, например, местами, на Среднем Урале). Растет обычно на выходах ключей, а также по берегам рек, озер, на бетонных облицовках набережных и каналов; на сырых камнях и почве.

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

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

**Sm Br Ka Ty 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 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**

*Cratoneuron filicinum* – очень вариабельный вид. Когда он растет у выходов ключей, его можно сразу узнать по правильно перистому ветвлению и слабо согнутым ригидным листьям. Однако подводные его формы, имеющие неправильное ветвление и прямые листья, не сразу можно отличить от видов *Hygroamblystegium*; для этого требуется изучение клеток основания листа с помощью микроскопа, чтобы понять есть ли крупные клетки в основании листа (тогда это *Cratoneuron*), или нет (тогда это *Hygroamblystegium*).

2. *Cratoneuron curvicaule* (Jur.) G. Roth, Hedwigia 38(Beibl. 1): 6. 1899. — *Hypnum curvi-*

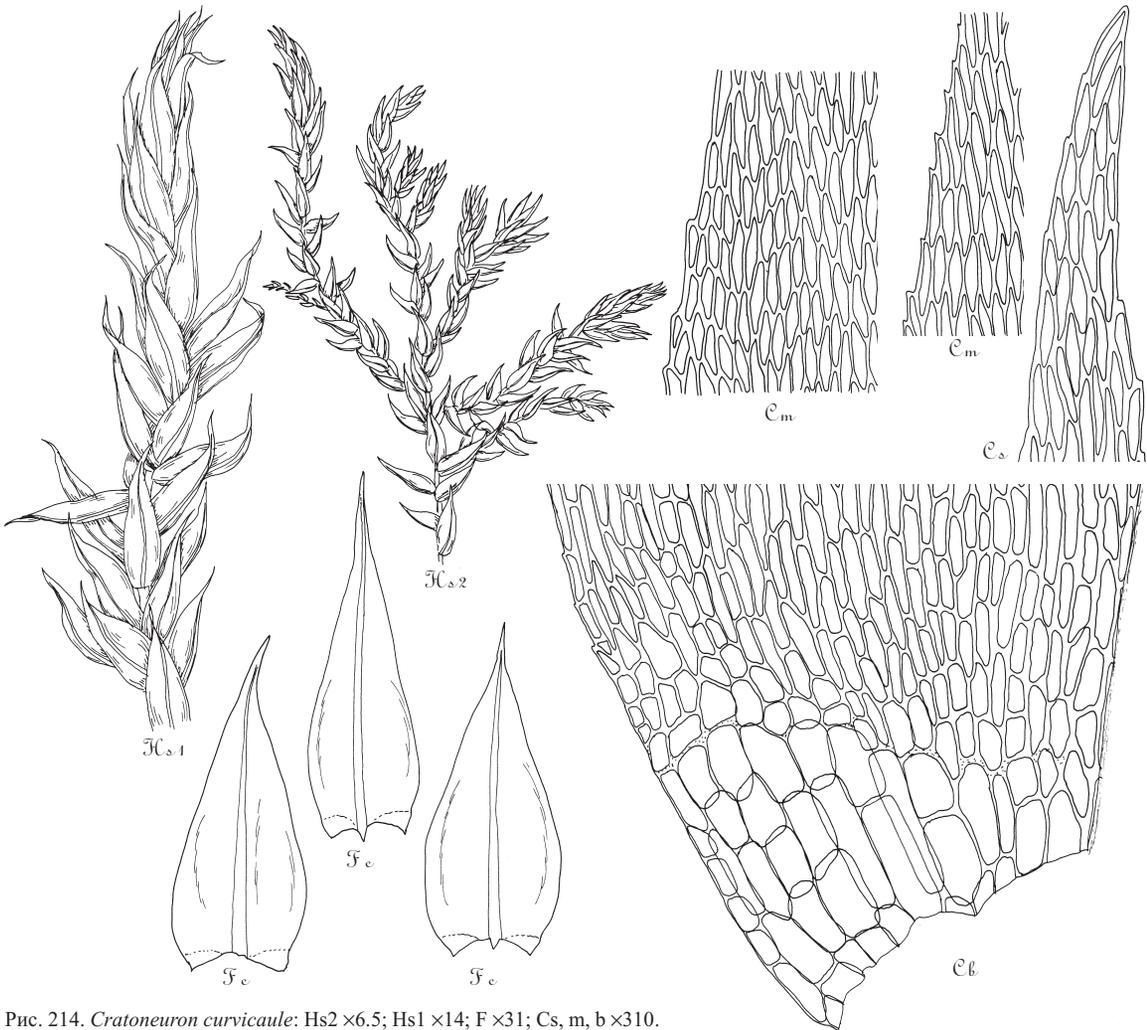


Рис. 214. *Cratoneuron curvicaule*: Hs2  $\times 6.5$ ; Hs1  $\times 14$ ; F  $\times 31$ ; Cs, m, b  $\times 310$ .

*caule* Jur., Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 14: 103. 1864. — *Callialaria curvicaulis* (Jur.) Ochyra, J. Hattori Bot. Lab. 67: 219. 1989. — **Кратоневрон согнуто-стебельный**. Рис. 214.

*Растения* от мелких до средних размеров, в мягких, рыхлых или б. м. густых дерновинках, зеленые, желто- или буровато-зеленые, умеренно блестящие. *Стебель* 2–5(–10) см дл., простертый или восходящий, без ризоидного войлока, неправильно ветвящийся. *Стеблевые листья* черепитчатые, рыхло прилегающие, прямые, 1.0–1.5 $\times$ 0.4–0.6 мм, яйцевидные, постепенно заостренные или в верхней части с небольшим сужением в узко ланцетную короткую верхушку, в основании сердцевидные, вогнутые, не складчатые или едва складчатые; край сильно или умеренно сильно пильчатый по всей длине; *жилка* сравнительно слабая, 45–60  $\mu$ m шир. в основании, оканчивается немного ниже верхушки листа; *клетки* 25–45(–65) $\times$ 5–7  $\mu$ m, 5–8(–10):1,

умеренно толстостенные; клетки углов основания крупные, прямоугольные, тонкостенные, прозрачные или буровато окрашенные, в резко или умеренно резко отграниченной округлой группе, иногда сильно вздутой, занимающей 0.5–1.0 расстояния до жилки. *Веточные листья* мельче стеблевых. *Двудомный*, известны только женские растения этого вида. *Спорофиты* неизвестны.

Описан из Германии (Альпы в Баварии). Понимание вида у разных авторов значительно различалось, в связи с чем его распространение, соответственно, описывалось разными авторами по-разному. Подробное описание его морфологии дал Р. Охыра (Ochyra, 1989), а его генетическая обособленность была подтверждена Л. Хеденасом (Hedenäs, 2011). Вид характерен для высокогорий Центральной Европы; кроме того, Охыра (Ochyra, 1989) указывал его в горах Средней Азии, Монголии, Китая и в Гималаях в Индии. Многочисленные указания из других районов, в том числе Северной Европы, Северной Америки, и т. д. им подтверждены

не были. В России образцы, полностью соответствующие как описаниям упомянутых авторов, так и европейским гербарным материалам, есть на юго-восточном Алтае (2450 м над ур.м.), Анабарском плато, в Якутии, Магаданской области, Камчатке, Чукотке и на о. Врангеля. Многие литературные указания, проверенные по гербарным образцам, показали ошибочность определений данного вида: они относятся, как оказалось, к нетипичным морфотипам *C. filicinum* с более длинными клетками.

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 Km **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

Ришард Охыра (Ochуга, 1989) выделил *Cratoneuron curvicaule* в отдельный род *Callialaria* по отсутствию парафиллиев, которые он считал важным признаком, из-за чего *Cratoneuron* был выделен в семейство Cratoneuraceae, а *Callialaria* оставлена в Amblystegiaceae. Последующие исследования показали, однако, что парафиллии – очень пластичная структура (Ignatov & Hedenäs, 2007; Spirina *et al.*, 2020), нередко отсутствующая и у *C. filicinum*. Внешне *C. curvicaule* часто больше похож на виды *Brachythecium*, чем на *C. filicinum*, благодаря мягким растениям, слабо ветвящемуся стеблю, отсутствию парафиллиев, листьям с не выбегающей жилкой и более длинным клеткам пластинки листа. От видов *Brachythecium* его отличают все-таки более короткие клетки, в среднем 6:1, и строение зачатков веточек, типичное для амблистегиевых, с самым наружным веточным листом в латеральном положении, тогда как у брахитециевых он обращен вниз (Рис. 2 на с. 20). Признаки, отличающие *C. curvicaule* от *C. filicinum*, даны в ключе.

#### Род 11. *Microamblystegium* Fedosov, Ignatova & Jan Kučera — Микроамблистегиум

В.Э. Федосов

*Растения* очень мелкие, в умеренно густых, тонких ковриках, зеленые, желтовато- или оливково-зеленые. *Стебель* простертый, неправильно ветвящийся, рыхло округло облиственный, коровый слой не дифференцирован; центральный пучок отсутствует. *Стеблевые листья* сухие прижатые, влажные прямо отстоящие, из яйцевидного основания б. м. постепенно или внезапно суженные в узкую ланцетную или треугольную верхушку, на верхушке острые или, реже, туповатые, к основанию слегка суженные, не низбегающие или очень коротко низбегающие, умеренно вогнутые,

не складчатые; жилка простая, до 0.3–0.7 длины листа, иногда коленчато изогнутая; край плоский, неровный или слабо городчатый в месте сужения листа; клетки в середине листа ромбоидальные или удлиненно ромбоидальные, постепенно удлиняющиеся к верхушке, с умеренно утолщенными стенками, гладкие, клетки края листа прямоугольные и квадратные, клетки углов основания листа квадратные и коротко прямоугольные, образующие нерезко отграниченную ушковую группу из нескольких клеток. *Веточные листья* немного мельче стеблевых. *Гаметангии* и *спорофиты* неизвестны.

Тип рода – *Microamblystegium saxicola* Fedosov, Ignatova & Jan Kučera. Род включает 1 вид. Название указывает на морфологическое сходство с родом *Amblystegium* и очень мелкие размеры растений.

♦ *Microamblystegium saxicola* was recently described from Shikotan Island (South Kuril Islands) and is currently known only from the type locality. It was found in moist, shady cliff crevices on acidic rock. The minute plants of *M. saxicola* are similar in size to several other species occurring in the Russian Far East. It differs from *Arvernella pisarenkoi* in having leaves with shoulders vs. gradually tapered; single vs. forked costae; and shorter leaf cells (2.5(3):1 vs. 3–4:1). *Amblystegium fauriei* (endemic to Japan) has longer leaf cells that are prorate at the upper ends. In *M. saxicola* the leaf cells are smooth. *Serpoleskea confervoides* differs from *M. saxicola* in having stems with a well developed sclerodermis, while the stem cells in *M. saxicola* are uniform in transverse sections. *Ignatovia microphylla* is a minute, saxicolous moss from the Russian Far East. It differs from *M. saxicola* in having leaves with stouter costae that extend beyond midleaf and ovate, round or transversely ovate, thick-walled leaf cells. In *M. saxicola* the costae are short, extending only to midleaf, and the leaf cells are rhomboidal to elongate-rhomboidal with moderately thickened walls. Although molecular phylogenetic evidence (Fedosov *et al.*, 2021) indicates *M. saxicola* is closest to *Cratoneuron* and *Palustriella*, those genera are much larger plants with stems that often have paraphyllia and leaves that have longer costae.

1. *Microamblystegium saxicola* Fedosov, Ignatova & Jan Kučera, Arctoa 30(2): 421. 2021. — Микроамблистегиум скальный. Рис. 215.

*Стебель* 10 мм дл. *Стеблевые листья* (0.22–) 0.27–0.35(–0.40)×0.10–0.13(–0.16) мм; клетки (9–)15–17(–25)×5–6(–7) μm, клетки по краю листа 9–18×4–6 μm, клетки углов основания 9–15×5–10 μm.

*Microamblystegium saxicola* был недавно описан с Южных Курильских островов (о. Шикотан) и в настоящее время известен только по типовому образцу. Вид рос во влажной затененной нише скалы, сложенной кислыми породами.

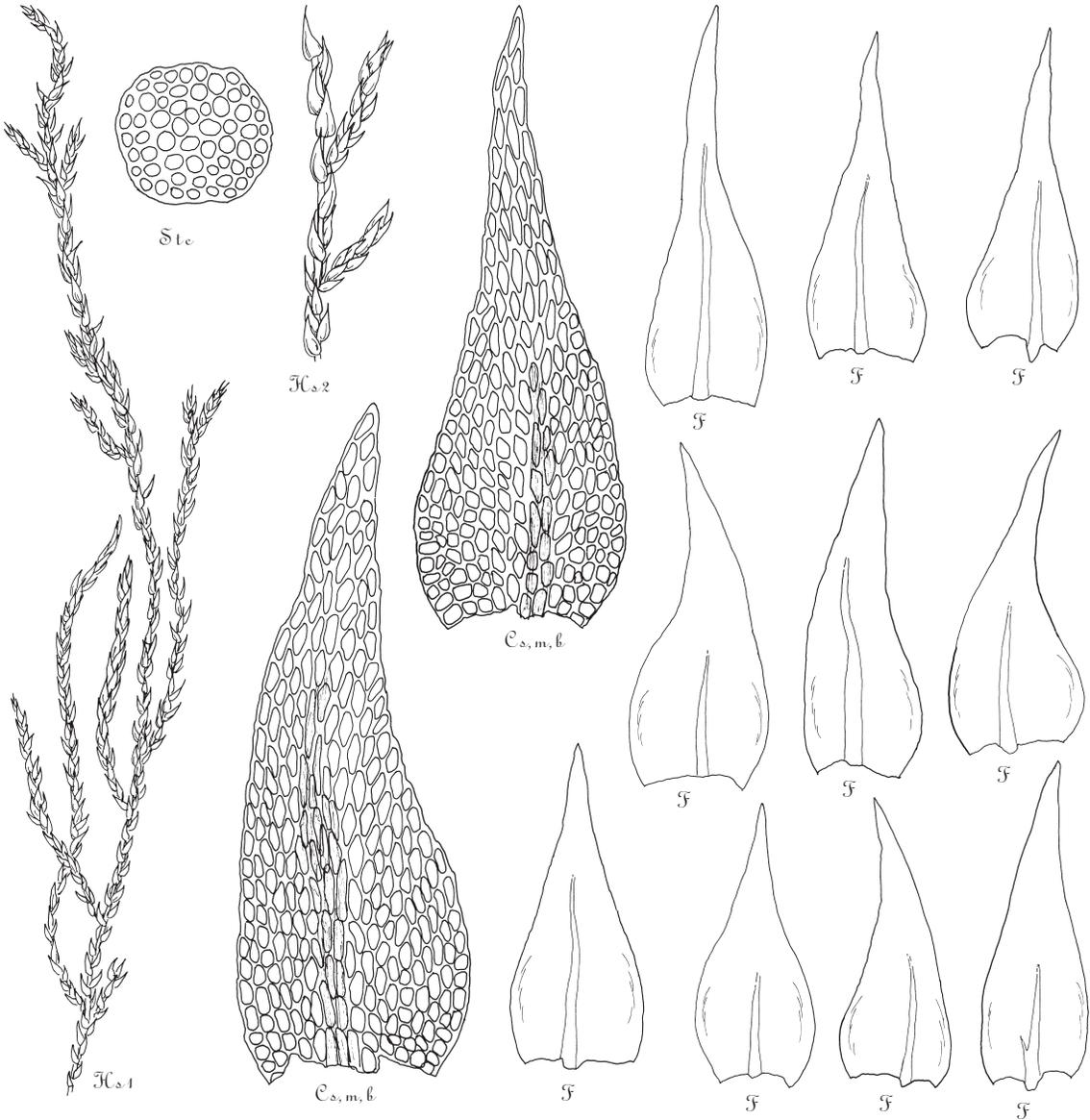


Рис. 215. *Microamblystegium saxicola*: Hs1  $\times 18.5$ ; Hs2  $\times 30$ ; F  $\times 155$ ; Stc  $\times 310$ ; Cs, m, b  $\times 310$ .

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 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**

Очень мелкие размеры растений делают *Microamblystegium saxicola* похожим на несколько других видов, встречающихся на российском Дальнем Востоке и на сопредельных территориях. Он отличается от *Arvernella pisarenkoi* простой, а не вильчатой жилкой, более резко суженными к верхушке листьями, более узко заостренной

верхушкой и более короткими клетками пластинки листа (б. ч. 2.5(3):1 против 3–4:1). Описанный из Японии *Amblystegium fauriei* Broth. & Paris имеет более длинные клетки пластинки листа с выступающими верхними углами (у *Microamblystegium saxicola* клетки гладкие). *Serpoleskea confervoides* имеет хорошо развитый склеродермис стебля, тогда как у *Microamblystegium saxicola* стебель на поперечном срезе состоит из однородных клеток. *Ignatovia microphylla*, эпилитный вид, недавно описанный из Приморского края, имеет более длинную, доходящую почти до самой верхушки листа, более мощную жилку и более мелкие, округлые, толстостенные клетки пластинки листа. Известные из Японии *Hygroamblystegium calcareum* Kanda и *Cratoneuron tenerimum* (Warnst.) Kanda отличаются от *Microamblystegium saxi-*

*cola* дифференцированным склеродермисом и центральным пучком в стебле, а *Cratoneuron tenerrimum* также имеет хорошо дифференцированные вздутые клетки в углах основания листа, характерные для рода *Cratoneuron*. Согласно молекулярно-филогенетическим данным (Fedosov *et al.*, 2021), *Microamblystegium saxicola* наиболее близок к последнему роду и р. *Palustriella*, однако не имеет с ними явного морфологического сходства, что, по-видимому, связано с очень мелкими размерами.

## Род 12. **Hygroamblystegium** Loeske — Гигроамблистегийум

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

*Растения* от мелких до средних размеров, в б. м. рыхлых дерновинках, желто-, темно- или буровато-зеленые, реже светло-зеленые (*H. humile*), не блестящие. *Стебель* простертый или восходящий, неправильно ветвящийся, всесторонне густо или рыхло облиственный; со слабым центральным пучком или без него (*H. tenax*). *Стеблевые листья* прилегающие, прямо, реже далеко отстоящие, ланцетные или яйцевидно-ланцетные, постепенно суженные в острую или тупую верхушку, к основанию полого закругленные, не избегающие или коротко низбегающие, б. м. сильно или слабо вогнутые, не складчатые; край плоский, цельный или пильчатый; *жилка* оканчивается в верхушке, реже в середине листа, сильная или слабая; *клетки* б. ч. 2–6:1, довольно толстостенные или тонкостенные, гладкие, в углах основания б. м. квадратные, нерезко отграниченные от клеток пластинки, или б. м. увеличенные, тонкостенные, слабо отграниченные. *Веточные листья* сходны со стеблевыми. *Однородные. Перихециальные листья* складчатые, с простой жилкой. *Коробочка* наклоненная, дуговидно согнутая. *Перистом* полно развитый. *Споры* от мелких до крупных.

Тип рода – *Hygroamblystegium irriguum* (Hook. & Wils.) Loeske (= *H. tenax* (Hedw.) Jenn.). В роде разные авторы признают от 1 до 5 видов. Таксономия рода существенно изменилась в результате исследования последовательностей ДНК. В частности, А. Вандерпоортен (Vanderpoorten, 2004) показал, что морфотипы *Hygroamblystegium* с мощной жилкой, которые обычно определяли как *H. tenax* и *H. fluviatile*, представлены в нескольких отдельных филогенетических линиях, в которых также есть и морфотипы и со слабой жилкой, которые соответствуют ‘морфологическим видам’ *H. varium* и *H. humile*. Эти результаты были интерпретированы таким образом, что морфологические критерии в данной группе не работают, а все растения этой группы следует относить к одному очень поли-

морфному виду, *Hygroamblystegium varium* (Vanderpoorten, 2004). Такая трактовка представлена во Флоре Северной Америки (Vanderpoorten, 2014) и Флоре Швеции (Hedenäs *et al.*, 2014). Вместе с тем, в отдельных регионах данные виды имеют вполне определенные отличия, так что, например, Б. Аллен во “Флоре мхов штата Мэн” (Allen, 2014) и авторы чек-листа мохообразных Европы (Hodgetts *et al.*, 2020) сохраняют консервативный подход и признают самостоятельность четырех традиционно признававшихся в Европе и Северной Америке видов. Мы также следуем данному подходу, поскольку, большинство этих ‘морфологических’ видов имеют сильно не совпадающую между собой и экологию, и географию, за исключением, возможно, только пары *H. tenax* и *H. fluviatile*, отличия между которыми преимущественно количественные. Название от ὑγρός – влага (греч.), *Amblystegium* – название рода мхов, из которого данный род, представленный преимущественно гигрофитами, был выделен.

1. Жилка оканчивается в середине листа; побеги б. м. уплощенно облиственные, листья далеко отстоящие; клетки углов основания значительно шире клеток пластинки; в сырых, обычно временно заливаемых местообитаниях ..... 4. *H. humile*
  - Жилка оканчивается в верхушке листа; побеги всесторонне облиственные, листья от прилегающих до отстоящих; клетки углов основания немного шире клеток пластинки; в сухих или постоянно сырых местообитаниях ..... 2
  2. Жилка относительно тонкая, вверху коленчато изогнутая, до 0.65–0.90 длины листа; преимущественно в относительно сухих, но периодически заливаемых местообитаниях в поймах ..... 3. *H. varium*
  - Жилка мощная, прямая, до 0.9–1.0 длины листа; преимущественно в постоянно увлажненных местообитаниях ..... 3
  3. Листья с тупой верхушкой; жилка в основании 80–110 μm шир. .... 1. *H. fluviatile*
  - Листья с острой верхушкой; жилка в основании 60–75 μm шир. .... 2. *H. tenax*
- ♦
1. Stems subcomplanate-foliate; leaves erect-patent to spreading; costae extending 0.4–0.7 the leaf length, subpercurrent; alar cells markedly broader than mid-leaf cells; hygrophyte, frequently growing in temporarily flooded habitats ..... 4. *H. humile*

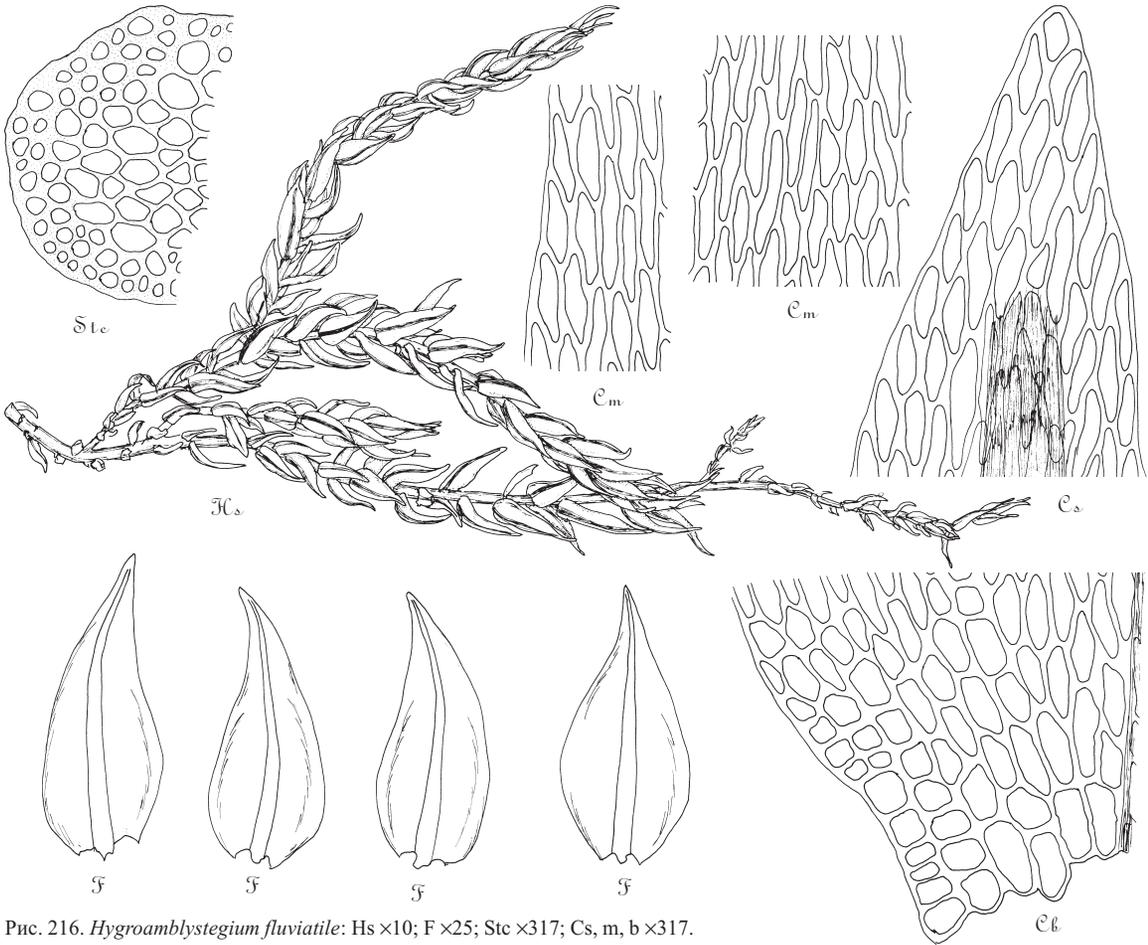


Рис. 216. *Hygroamblystegium fluviatile*: Hs  $\times 10$ ; F  $\times 25$ ; Stc  $\times 317$ ; Cs, m, b  $\times 317$ .

*Hygroamblystegium humile* occurs sporadically in European Russia. It is likely more common, but its frequency is underestimated because it often grows as separate shoots among other mosses and so is overlooked by collectors. There are numerous records of the species in Asiatic Russia: Siberia (Yamal/Taimyr peninsulas to the Altai and Transbaikalia) and the Russian Far East (Kamchatka, Primorsky Territory, Sakhalin Island and Kuril Islands). It grows in wet habitats: flooded valleys, grassy mires, alder swamps, lake shores, and pond banks; on soil, rotten wood and rocks. *Hygroamblystegium humile* is similar to *Pseudocampyllum radicale* but differs from it in lacking leaf decurrencies and having a more homogeneous cell areolation with most cells 3–6:1. In contrast *P. radicale* has upper leaf cells 5–8:1. The presence of short leaf cells also separates *H. humile* from *Leptodictyum riparium*.

— Stems terete-foliolate; leaves erect to erect-spreading; costae extending 0.65–1.0 the leaf length, subpercurrent, percurrent or excurrent; alar cells

slightly broader than mid-leaf cells; mesophytes or hydrophytes ..... 2

2. Costae thin, geniculate above, extending 0.65–0.95 the leaf length; mesophyte . 3. *H. varium*

*Hygroamblystegium varium* occurs sporadically in northern areas of European Russia and becomes more common in the south. It is present but infrequent eastward to southern Siberia and the Russian Far East. *Hygroamblystegium varium* grows in a wide range of habitats, including man-made ones. It commonly occurs in abundance in the floodplains of large rivers where it dominates the trunks of willow, alder and other trees that can tolerate flooding. In this environment its morphological features are extremely homogeneous. For this reason we apply here a narrow circumscription to the species rather than the broad one advanced by Vanderpoorten (2004). This author found that in different sectors of the Holarctic the genus includes lineages with costae that vary from thin and short to thick and percurrent/excurrent. He advocated combining

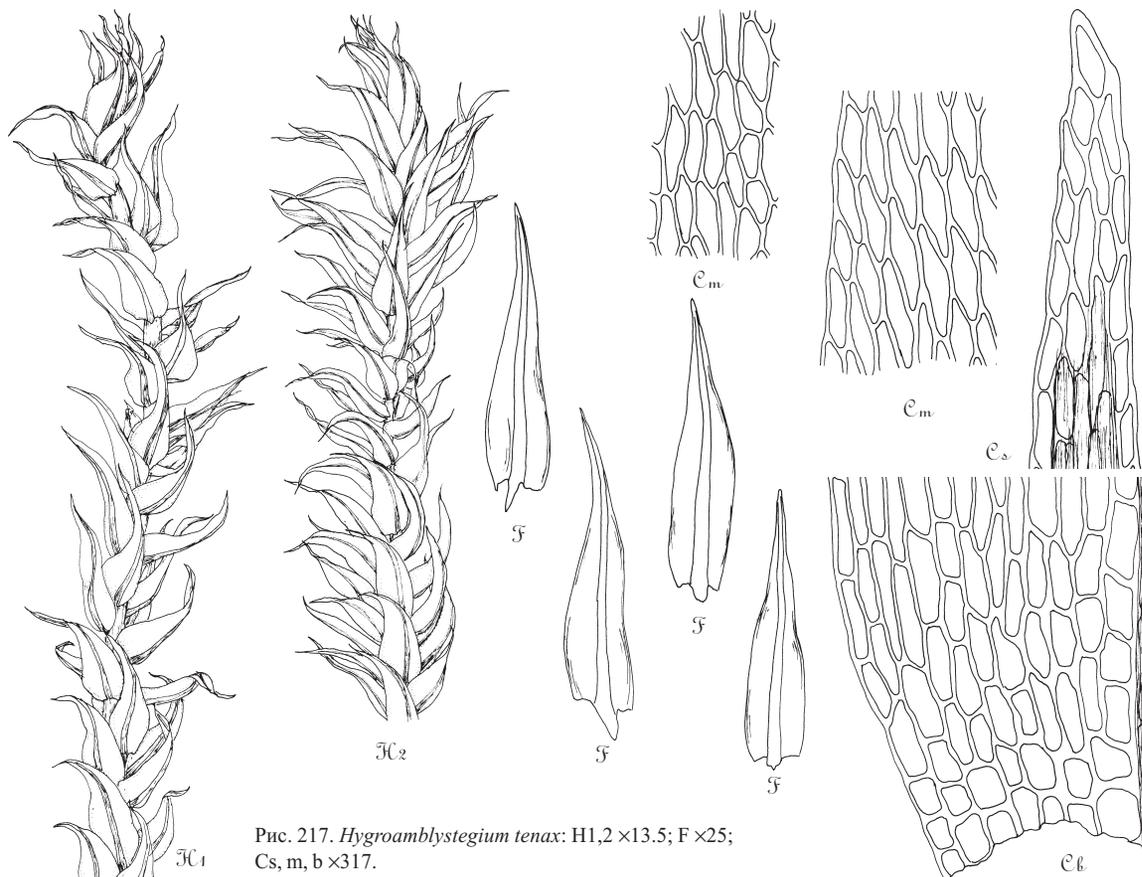


Рис. 217. *Hygroamblystegium tenax*: Ж1,2 ×13.5; Ж ×25; Cs, m, b ×317.

four species – that are accepted here – into a single, extremely polymorphic species. In view of the small to moderate variation found in local populations, we maintain a conservative approach and recognize all four species pending the completion of a molecular phylogenetic study of Russian material.

- Costae thick, straight throughout, extending 0.9–1.0 the leaf length; hygrophytes ..... 3
- 3. Leaf apices acute; costae 60–75 μm wide at base ..... 2. *H. tenax*

*Hygroamblystegium tenax* is known in Russia from a scattered records in European part and few localities in Asian part. It occurs in areas with abundant limestone outcrops where it grows on limestone rocks in brooks/streams. It is similar in aspect to *Hygroamblystegium fluviatile* but the two species differ in their leaf apex shapes and costae width. Its main difference from slender morphs of *Cratoneuron filicinum* is the absence of large, pellucid cells across the leaf bases.

- Leaf apices blunt; costae 80–110 μm wide at base ..... 1. *H. fluviatile*

In Russia *Hygroamblystegium fluviatile* is known only from European Russia, mainly in northern regions. It grows primarily on wet limestone rocks in brooks and creeks, and also on granite embankment of Moscow–Volga channel. *Hygroamblystegium fluviatile* and *H. tenax* are aquatic species that can be difficult to distinguish from aquatic expressions of *Cratoneuron filicinum*. All three species are exceedingly variable in their morphology; they differ from *C. filicinum* in lacking large, pellucid cells across their leaf bases.

**1. *Hygroamblystegium fluviatile* (Hedw.) Loeske**, Moosfl. Harz. 299. 1903. — *Hypnum fluviatile* Hedw., Sp. Musc. Frond. 277. pl. 7 f. 4. 1801. — *Amblystegium fluviatile* (Hedw.) Bruch, Schimp. & W. Gümbel Bryol. Eur. 6: 55 (fasc. 55–56. Monogr. 11). 1853. — **Гигроамблистегийум речной**. Рис. 216.

Стебель 2–4 см дл., всесторонне густо облиственный. Стеблевые листья прямо отстоящие, 1.0–1.5×0.5–0.7 мм, яйцевидно-ланцетные, на верхушке туповатые; край цельный или очень слабо пильчатый; жилка 80–110 μm шир., оканчивается в верхушке листа; клетки 15–55×5–9 μm,

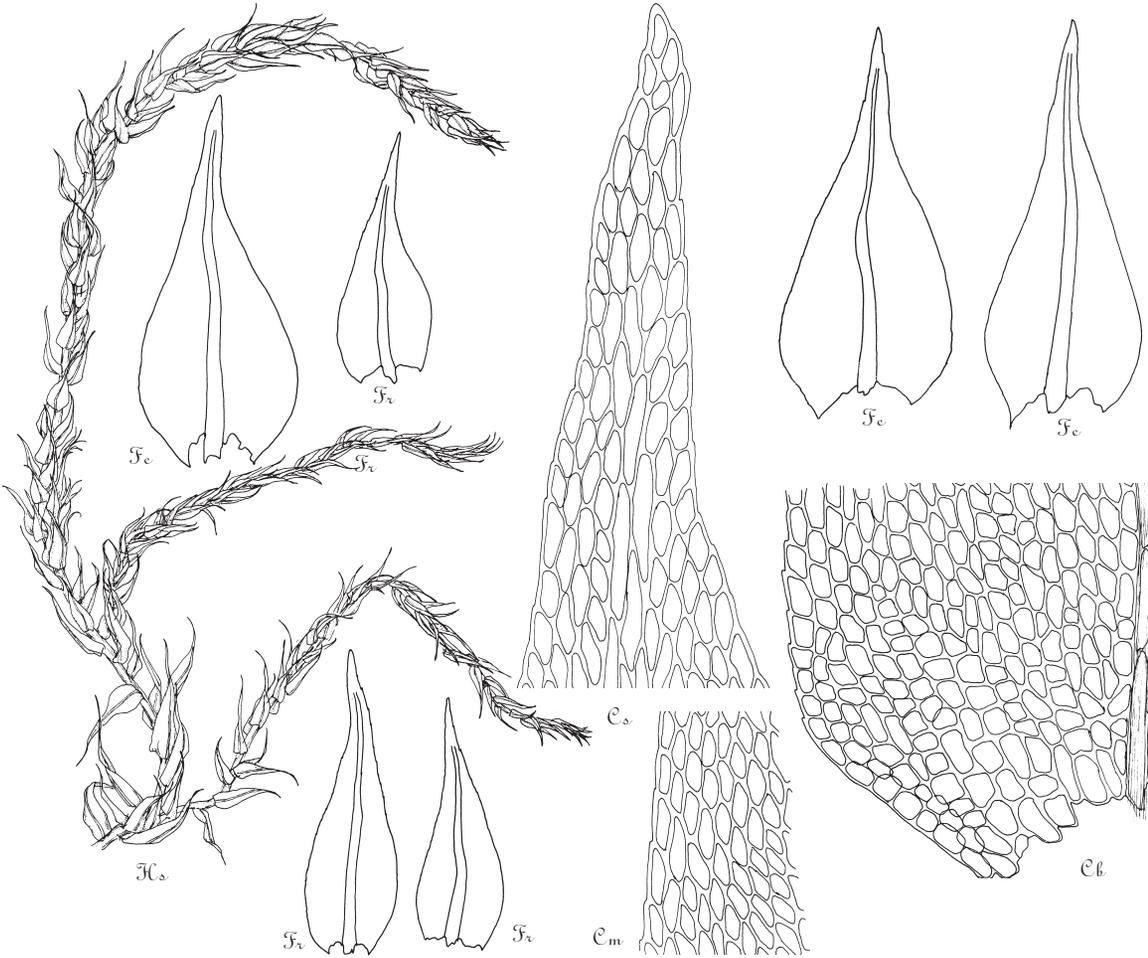


Рис. 218. *Hygroamblystegium varium*: Hs  $\times 13.5$ ; F  $\times 62$ ; Cs, m, b  $\times 285$ .

б. ч. 3–6:1, с отдельными более длинными клетками, сравнительно толстостенные. Гаметангии и спорофиты в России неизвестны.

Описан из Швеции. Вид отмечен б. ч. в южных районах Палеарктики (Западная Европа, Мадейра, Северная Африка, Кавказ, Иран, Китай), в Америке от Канады до Патагонии. На территории России он спорадически распространен в европейской части, в пределах бореальной зоны. Растет на омываемых водой камнях, б. ч. на известняке, в руслах ручьев и небольших рек, а также на гранитной облицовке канала Москва–Волга.

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 Che 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

Данный вид очень изменчивый и представлен морфотипами, которые сильно различаются, но оказываются определенными как *H. fluviatile* благодаря широкой жилке. В разных семействах бокоплодных мхов известны примеры, когда произрастающие на быстром течении в ручьях мхи имели аномально широкую жилку. Иногда такие морфотипы отграничены и генетически на уровне отдельных видов и даже родов, иногда явно возникли недавно и не заслуживают отдельного таксономического статуса. Заключение Вандерпоорта (Vanderpoorten, 2004) о том, что в данном случае мы имеем дело скорее с “концепциями”, а не с биологическими видами, возможно, отчасти, правомерно. Однако без дополнительных исследований российского материала объединять резко морфологически отличающиеся растения и относить их все к *H. varium* (который в России широко распространен и довольно хорошо отграничен от других видов) вряд ли правильно.

**2. *Hygroamblystegium tenax* (Hedw.) Jenn., Man. Mosses W. Pennsylvania 277. 1913. — *Hypnum tenax* Hedw., Sp. Musc. Frond. 277. 72 f. 1–7. 1801.**

— *Amblystegium tenax* (Hedw.) C.E.O. Jensen, Skand. Bladmossfl. 483. 1939. — *Hypnum irriguum* Hook. & Wilson, Bryol. Brit. 361. 25p. 1855. — *Hygroamblystegium irriguum* (Hook. & Wilson) Loeske, Moosfl. Harz. 299. 1903. — **Гигроамблистегиум прочный**. Рис. 217.

*Стебель* до 5 см дл., густо или рыхло всесторонне облиственный. *Листья* прямые или слегка согнутые, всесторонне отстоящие или слегка обращенные в одну сторону, 1.0–1.7×0.3–0.4(–0.5) мм, б. ч. 3–6:1, ланцетные, длинно заостренные, острые; край цельный или очень слабо пильчатый; *жилка* в основании листа 60–75 μm шир., оканчивается в верхушке листа; *клетки* 15–40(–50)×7–10 μm. *Гаметангии* и *спорофиты* с территории России неизвестны.

Описан из Северной Америки (США, штат Пенсильвания). Распространение в целом сходно с таковым предыдущего вида: Западная Европа, Макаронезия, Северная Африка, Ближний Восток, Кавказ, Средняя Азия, Гималаи, Китай, Монголия, Южная Сибирь; Северная, Центральная и Южная Америка. На территории России известен в европейской части, по немногочисленным находкам в районах, где обильны выходы известняков. Приводился и из нескольких местонахождений в азиатской части. Растет на камнях в ручьях, реках, берегах каналов.

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**

Угнетенные формы этого вида и *Cratoneuron filicinum* очень похожи, причем у слабо развитых растений последнего вида парафиллиев может не быть. Отличить *H. tenax* от таких форм можно по мелким клеткам основания листа. Отличия от *H. fluviatile* заключаются в менее толстостенных и более широких клетках листа и более узких, односторонне согнутых листьях с острой, а не туповатой верхушкой.

3. **Hygroamblystegium varium** (Hedw.) Mönk., Hedwigia 50(5/6): 275. 1911. — *Leskea varia* Hedw., Sp. Musc. Frond. 216–217, pl. 53, f. 15–20. 1801. — *Amblystegium varium* (Hedw.) Lindb., Morgonbladet (Helsinki) 1877(260): 2. 1877. (7 Nov 1877) — *Orthotheciella varia* (Hedw.) Ochyra, Moss Fl. King George Island Antarctica: 224. 1998. — **Гигроамблистегиум разнообразный**. Рис. 218.

*Стебель* 1–2 см дл., б. м. рыхло всесторонне облиственный. *Стеблевые листья* прямо отстоящие, 0.7–1.2×0.4–0.65 мм, из яйцевидного или ши-

роко яйцевидного основания постепенно или умеренно резко суженные в узкую верхушку, к сердцевидному основанию закругленные, вогнутые; край слабо или очень слабо пильчатый; *жилка* в основании листа 25–40 μm шир., при входе в верхушку коленчато изогнутая, оканчивается в узкой части верхушки; *клетки* 18–30(–40)×7–10 μm, неправильно ромбические или шестиугольные, б. ч. 2–4:1, к основанию шире, до 15 μm, обычно желтоватые, в углах основания не дифференцированы или квадратные клетки, слабо отличающиеся от прочих клеток основания, образуют нерезко отграниченную группу. *Однодомный*, *спорофиты* часто. *Ножка* около 1.5 см. *Коробочка* около 1.5 мм дл. *Споры* 10–13 μm.

Описан из Северной Америки (США, штат Пенсильвания). Отмечен во всех крупных регионах Голарктики (в Арктике – только на юге), а также в Центральной и Южной Америке. На территории европейской России встречается спорадически в северной половине и более часто на юге (например, в Волгоградской области – чаще, чем *Amblystegium serpens*). В азиатской части известен на юго-западе, от Алтая до Хакасии, а также в Приморье, Якутии, Магаданской области, на Камчатке и Чукотке. Растет на валежнике, основаниях стволов деревьев, на почве, камнях, старых стенах.

**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

*Hygroamblystegium varium* внешне сходен с относительно крупными экземплярами *A. serpens*, от которого отличается длиной жилкой, оканчивающейся в верхушке листа. В старых частях побегов жилка часто буро окрашенная, что позволяет дифференцировать *H. varium* от *A. serpens* в поле с помощью лупы. От *H. tenax* и *H. fluviatile* *H. varium* отличается не столь мощной жилкой, вверху характерно коленчато согнутой.

4. **Hygroamblystegium humile** (P. Beauv.) Vanderp., Hedenäs & Goffinet, Pl. Syst. Evol: 241: 6. 2003. — *Hypnum humile* P. Beauv., Prodr. Aethéogam. 65. 1805. — *Amblystegium humile* (P. Beauv.) Crundw., J. Bryol. 11: 603. 1981 [1982]. — *Leptodictyum humile* (P. Beauv.) Ochyra, Fragm. Florist. Geobot. 26: 385. 1981. — *Amblystegium kochii* Bruch, Schimp. & W. Gümbel, Bryol. Eur. 6: 57. 568 (fasc. 55–56 Mon. 13. 6). 1853. — *Leptodictyum kochii* (Bruch, Schimp. & W. Gümbel)

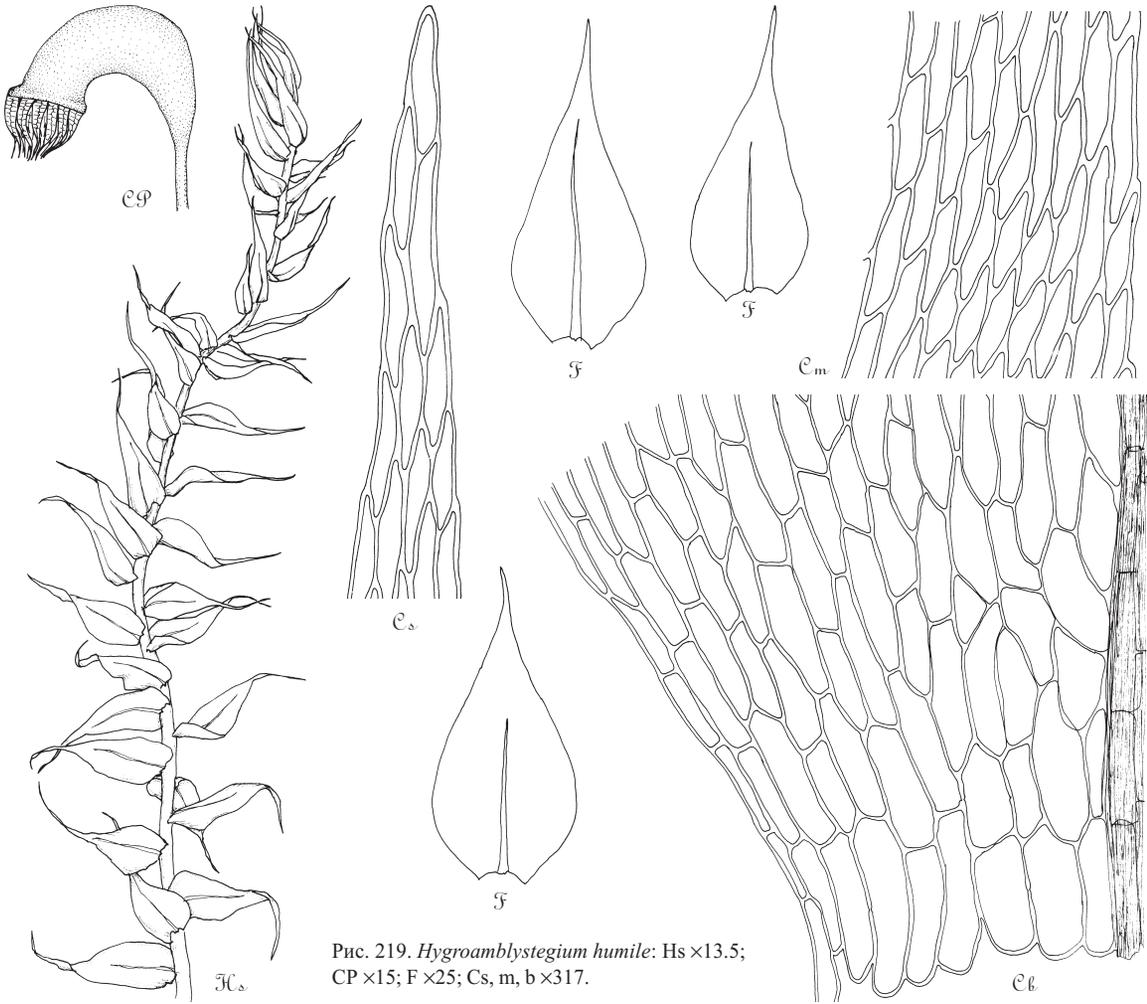


Рис. 219. *Hygroamblystegium humile*: Hs  $\times 13.5$ ;  
CP  $\times 15$ ; F  $\times 25$ ; Cs, m, b  $\times 317$ .

Warnst., Krypt.-Fl. Brandenburg, Laubm. 874. 869 f. 19. 1906. — **Гигроамблистегиум низкий**. Рис. 219.

*Растения* средних размеров, образующие рыхлые дерновинки или растущие отдельными побегами, светло- или желто-зеленые. *Стебель* 2–4 см дл., всесторонне или б. м. уплощенно рыхло облиственный, расставленно перисто ветвящийся. *Листья* сухие несколько смято извилистые, 1.3–1.6 $\times$ 0.6–0.8 мм, из яйцевидного или широко яйцевидного основания б. м. резко суженные в короткую узко ланцетную верхушку, к узкому основанию сильно полого закругленные, не низбегающие или коротко и широко низбегающие (тогда основание б. м. сердцевидное); край плоский, цельный или, часто, слабо пильчатый; *жилка* до 0.5–0.7 длины листа, в основании 30–50  $\mu\text{m}$  шир.; *клетки* продолговато-ромбические, 4–6:1, б. ч. 35–60 $\times$ 10–12  $\mu\text{m}$ , тонкостенные, в основании более широкие, до 18–20  $\mu\text{m}$  шир., в углах основания почти не

отличаются от остальных или более крупные, образующие нерезко отграниченную группу. *Спорофиты* довольно часто. *Ножка* 3–4 см. *Коробочка* около 2 мм дл. *Споры* 14–18  $\mu\text{m}$ .

Описан из Северной Америки. Спорадически распространен практически по всем регионам Голарктики (в Арктике – только на юге; в аридных областях редок или отсутствует), а также на юге Южной Америки и в горах Мексики и Папуа Новой Гвинеи. В европейской России распространен в большинстве областей, причем во многих из них нередок, но иногда пропускается при сборах, поскольку часто растет отдельными побегами и обычно в б. м. обводненных и в то же время мало привлекательных местах: в разнообразных временно заливаемых местообитаниях в поймах рек, по окраинам травяных болот, берегам озер и водохранилищ, на почве, древесине, камнях. Известен также по спорадическим находкам из многих регионов азиатской России: от Ямала и Таймыра до Алтая и Забайкалья, а также с Камчатки, из Приморского края, с Сахалина и Курил.

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 Vl g 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**

Как и другие водные виды, *H. humile* очень изменчив и, не имея одному ему присущих признаков, сложен для определения. Прямолистные растения *Drepanocladus aduncus* могут иметь столь же короткие клетки, но у них край листа всегда цельный, тогда как у *H. humile* хотя бы слабая пильчатость обычно заметна. Кроме того, клетки *H. humile* обычно шире, чем у видов *Drepanocladus*: 10–12, а не 5–10 μm шир. Также *H. humile* можно спутать с *Drepanocladus polygamus*. Слабые простертые формы этого вида внешне сходны с *H. humile*, но отличаются от него по: (1) клеткам в верхней части листа 5–10:1 (а не 4–6:1); (2) очень изменчивой жилке (у *H. humile* жилка б. м. постоянной длины в пределах одного побега); (3) наиболее широкой части листа на уровне около 1/6 его длины (а не около 1/4 его длины). Отличия от *Pseudocampylium radicale* обсуждаются в комментарии к этому виду.

Род 13. **Campylium** (Sull.) Mitt. — **Кампилиум**

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

Растения от средних размеров до крупных, в рыхлых или густых дерновинках, светло- или желто-зеленые, реже золотисто-желтые, бурые или коричневатые. *Стебель* простертый, восходящий или прямостоячий, расставленно, реже б. м. густо неправильно перисто ветвящийся; с центральным пучком, иногда слабо развитым. *Стеблевые листья* оттопыренно отстоящие или, реже, одностронне серповидно согнутые, или прямо отстоящие; из округло-яйцевидного основания б. м. постепенно или резко суженные в ланцетную или линейную, прямую, согнутую или, чаще, отогнутую верхушку; к основанию закругленные, не избегающие; край плоский, цельный; *жилка* короткая двойная или простая до середины листа; *клетки* линейные, в углах основания округло-квадратные, крупные, б. м. тонкостенные, бесцветные или окрашенные, образующие б. м. резко дифференцированную группу, достигающую 0.3–0.5 расстояния до жилки, или квадратные и коротко прямоугольные, толстостенные, оранжево или буровато окрашенные, пористые, образующие небольшую выпуклую ушковую группу. *Двудомные* или *однодомные*. *Перихециальные листья* складчатые, с жилкой до середины листа или без жилки. *Коробочка* наклоненная,

цилиндрическая, согнутая. *Перистом* полно развитый. *Споры* мелкие.

Тип рода – *Campylium stellatum* (Hedw.) С. Jens. Род включает от 5 до 15 видов, распространенных преимущественно в холодных районах обоих полушарий и высокогорьях. Название от κάμπυλος – согнутый (греч.), по согнутым и оттопыренным листьям.

Новое понимание объема рода возникло в результате молекулярно-филогенетических исследований: сначала Шлесак с соавторами (Schlesak et al., 2018) показали принадлежность *Stereodon* (*Hypnum*) *bambergeri* к этому роду (что было подтверждено ревизией Кучеры с соавторами (Kučera et al., 2019), а затем было показано, что и *Campylium chrysophyllum*, долгое время выделявшийся в отдельный род *Campyliadelphus*, также следует включать в *Campylium* (Kučera & Hedenäs, 2020).

1. Листья сильно серповидно согнутые; растения обычно золотисто-желтые или коричневатые ..... 1. *C. bambergeri*
- Листья прямые или с назад отогнутой верхушкой; растения зеленые или желто-зеленые, редко светло буровато-зеленые ..... 2
2. Листья с простой жилкой до середины листа, по крайней мере, в некоторых листьях; преимущественно мезофит 2. *C. chrysophyllum*
- Листья с двойной или вильчато разветвленной жилкой ..... 3
3. Листья прямо вверх направленные, яйцевидно-ланцетные, с узкой верхушкой, составляющей 15–30% длины листа ..... 3. *C. longicuspis*
- Листья далеко отстоящие или назад отогнутые, узко яйцевидно-треугольные или в основании широко яйцевидные, с узкой верхушкой, составляющей 40–75% длины листа ..... 4
4. Однодомный; редкий северный вид ..... 4. *C. laxifolium*
- Двудомные; широко распространенные виды ..... 5
5. Стеблевые листья 1.7–2.8×0.7–1.2 мм, из удлиненно яйцевидного основания ланцетные, постепенно заостренные, верхушка листа составляет 40–65% общей длины листа ..... 5. *C. stellatum*
- Стеблевые листья 1.0–2.3×0.4–1.0 мм, из широко яйцевидно-сердцевидного основания внезапно суженные в длинную, узкую, шиловидную, желобчатую верхушку, составляющую 55–77% общей длины листа ..... 6. *C. protensum*

- ◆
- 1. Leaves rigidly falcate-secund; plants usually brown ..... 1. *C. bambergeri*  
*Campylium bambergeri* is a circumpolar, mainly arctic-alpine species typically confined to calcium-rich substrates. In Russia it has a scattered distribution in the Arctic and cold areas with limestone outcrops in northern European Russia, Siberia (Altai, Anabar Plateau, Transbaikalia) and the Russian Far East (Yakutia) where it is frequent in rocky tundra. *Campylium bambergeri* differs considerably from typical *Campylium* species. Its position in *Campylium* is based on recent molecular phylogenetic studies (Schlesak *et al.*, 2018). Indeed, the presence of inflated, colored alar cells are an anomalous feature in *Hypnum* or *Stereodon* (as currently circumscribed) the genera in which *C. bambergeri* was previously placed. The stems of *C. bambergeri* are scarcely branched and usually dark-brown. Its leaves are rigidly falcate-secund have entire margins and inflated, colored alar cells.
- Leaves straight or reflexed; plants green to yellow-green or light brownish-green ..... 2
- 2. Leaf costae single extending to mid-leaf in some leaves; mostly in mesic habitats .....  
..... 2. *C. chrysophyllum*  
*Campylium chrysophyllum* in a widespread Holarctic species. It occurs in many Russian regions especially areas with calcareous bedrock. However, in southern Russia it occupies a wider range of habitats: steppes; shrubby vegetation on slopes; tree trunk bases and rotten logs; various types of wetlands. It differs from other *Campylium*-like species in its presence in mesic or xero-mesic habitats. It also differs in having usually long, single leaf costae (scattered specimens have some leaves with shorter, double costae); quadrate, ovate or transversely triangular alar regions with relatively small cells; and short-rectangular to short-linear (10–18(–21) μm wide) basal cells. The leaf alar cells at the insertions in *C. chrysophyllum* extend 35–65(–80)% the distance from the margins to the costae. *Campylium chrysophyllum* is rarely found above tree line and is absent in the high Arctic.
- Leaf costae double or forked; mostly in wet habitats ..... 3
- 3. Leaves erect, ovate-lanceolate, with narrow acumina that constitute 15–30% the leaf length ..... 3. *C. longicuspis*  
*Campylium longicuspis* is a rare arctic-alpine species. In North America it is known from a single locality in Greenland, in West Europe in

Scandinavia and Svalbard. In Russia there are a few collections of *C. longicuspis* from Arctic and high mountains in southern Siberia (cryo-xeric areas of southeastern Altai) and the central permafrost areas of Yakutia (Verkhoyansk Range). The species is distinguished from *C. stellatum* by its ovate or narrowly ovate rather than cordate or rounded-triangular stem leaves; shorter leaf acumina; and autoicous rather than dioicous sexual condition. *Campylium longicuspis* has straight or slightly homomallous stem leaves that give it an aspect similar to straight-leaved forms of *Drepanocladus* or some other Amblystegiaceae species. It often grows intermingled with other mosses in the tundra.

- Leaves erect-spreading or reflexed, narrowly ovate-triangular or broadly ovate at base, with narrow acumina that constitute 40–75% the leaf length ..... 4
- 4. Plants autoicous; rare northern species .....  
..... *C. laxifolium*  
*Campylium laxifolium* is a recently described species presently known in Russia from a few, scattered localities in northwestern European Russia (Kola Peninsula) and permafrost area in Yakutia, East Siberia; however, its distribution in the Russian Arctic and Subarctic is likely to be wider. It also occurs in Scandinavia, Greenland and Arctic North America. *Campylium laxifolium* differs from *C. protensum* and *C. stellatum* in its autoicous sexual condition; in aspect it is similar to *C. protensum*, but its leaves are rather spreading than reflexed.
- Plants dioicous; widespread in many regions ..  
..... 5
- 5. Stem leaves 1.7–2.8×0.7–1.2 mm, oblong-ovate at base, ± gradually tapered above to acumina 40–65% the leaf length ..... 5. *C. stellatum*  
*Campylium stellatum* is widespread in Russia but ± rare in the xeric southern areas of European Russia. It grows in minerotrophic mires and other permanently wet, exposed habitats such as boggy meadows and roadside ditches. It is usually found in calcareous bedrock areas as well as wet mountain and arctic tundra. When seen from above in the field *C. stellatum* shoots often look like small stars. The species is closely related to *C. protensum* but differs in having more erect stems, slightly larger plants and leaves with relatively short acumina.
- Stem leaves 1.0–2.3×0.4–1.0 mm, ovate-cordate at base, abruptly tapered above to narrow acumina 55–75% the leaf length .... 6. *C. protensum*  
*Campylium protensum* has often been considered a variety of *C. stellatum*. It seems likely these two taxa are not genetically completely

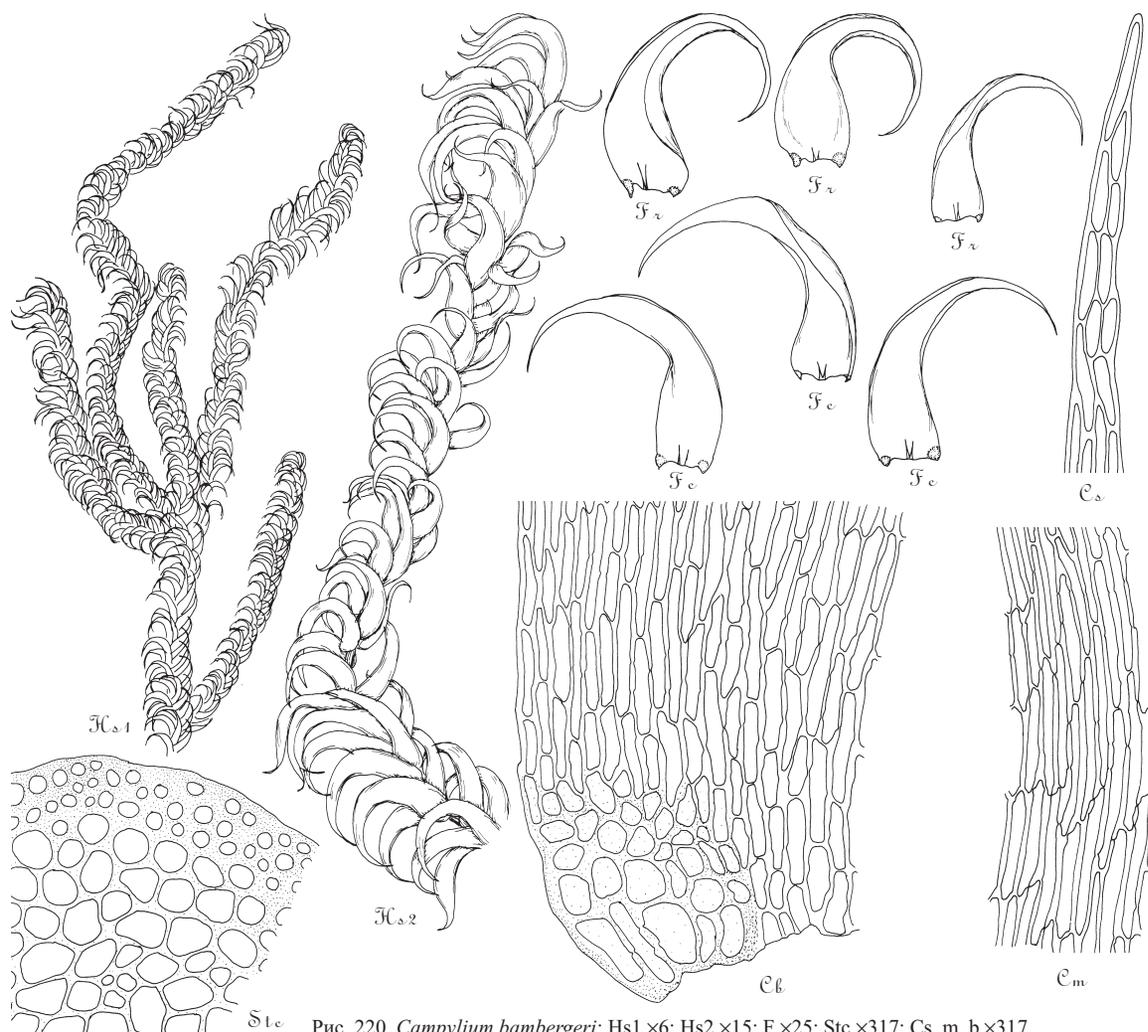


Рис. 220. *Campylium bambergieri*: Hs1  $\times 6$ ; Hs2  $\times 15$ ; F  $\times 25$ ; Stc  $\times 317$ ; Cs, m, b  $\times 317$ .

differentiated. But, they exhibit morphological differences that appear stable throughout their ranges. In addition, geographical differences also favor a narrow species concept: *C. protensum* is more widespread and abundant in southern parts of Russia than *C. stellatum*.

1. ***Campylium bambergieri*** (Schimp.) Hedenäs, Schlesak & D. Quandt, *Bryoph. Diversity & Evol.* 40(2): 46. 2018. — *Hypnum bambergieri* Schimp., *Syn. Musc. Eur.* 698. 1860. — *Stereodon bambergieri* (Schimp.) Lindb., *Musci Scand.* 38. 1879. — **Кампилиум Бамбергера**. Рис. 220.

*Растения* средних размеров до крупных, в густых золотисто-желтых или коричневатых дерновинках. *Стебель* восходящий до прямостоячего, 2–10 см дл., неправильно и слабо ветвящийся, густо всесторонне облиственный. *Стеблевые листья* 1.2–2.0  $\times$  0.3–0.6 мм, односторонне серповидно согнутые, вогнутые, удлинненно яйцевидно-ланцетные, в

основании прямые, не закругленные или очень слабо закругленные, постепенно суженные в длинную верхушку; край плоский, слабо пильчатый только в верхней части листа; *жилка* короткая, двойная, ясная; *клетки* линейные, с утолщенными и пористыми стенками, (30–)40–60(–80)  $\times$  4–7  $\mu\text{m}$ ; в основании листа более короткие, с более утолщенными стенками и сильно пористые; ушковая группа ярко оранжевая или желтоватая, выпуклая (у некоторых листьев почти шаровидная), хорошо отграниченная, состоит из квадратных и коротко прямоугольных, толстостенных и пористых клеток. *Веточные листья* более мелкие. *Двудомный*. *Спорофиты* редко. *Внутренние перихециальные листья* прямые, овально-ланцетные, резко суженные в короткий кончик, складчатые. *Ножка* до 2.0 см. *Коробочка* продолговато-цилиндрическая, слабо согнутая, наклоненная до горизонтальной, 1.3–1.5 мм дл. *Споры* 10–13  $\mu\text{m}$ .

Описан из Швейцарии. Арктомонтанный вид, довольно обычный в арктических регионах и распространенный в горных районах Северной и Центральной Европы, в Северной Америке встречается от Арктики до Британской Колумбии, Ньюфаундленда и Квебека. В европейской России известен только на севере и северном Урале, в Азиатской части распространен более широко, от Арктики до гор южной Сибири. Растет на скалах и камнях, в открытых горных щебнистых, каменистых и пятнистых тундрах, в эвтрофных сырых кустарниково-моховых сообществах, в зарослях высокогорных кустарников, в горных лиственничных и еловых лесах; явно предпочитает районы с подстилающими породами, богатыми кальцием. Название в честь Иоганна Георга Бамбергера (Johann Georg Bamberger, 1821–1872), по образцам которого с горы Стокхорн в Швейцарии этот вид 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 V1 Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che**

**Ku Be Or1 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**

*Campylium bambergeri* хорошо отличается от других видов рода по внешнему виду; он был отнесен к роду *Campylium* недавно на основании молекулярно-филогенетических данных (Schlesak *et al.*, 2018). Он, однако, выглядел маргинально и в родах *Hypnum* и *Stereodon*, куда его помещали ранее, из-за строения ушковой группы. Для *Campylium bambergeri* характерны слабое ветвление, утолщенные пористые клетки листа и окрашенная вздутая ушковая группа, состоящая из квадратных и продолговатых, сильно пористых, толстостенных клеток. По характеру клеточной сети, включая структуру ушковой группы, *C. bambergeri* напоминает *Drepanocladus sendtneri*. Российские образцы вида имеют золотистый, бронзовый или бурый цвет, но в Альпах, откуда вид описан, он характеризуется отчетливой красной окраской.

2. ***Campylium chrysophyllum*** (Brid.) Lange, Nomencl. Fl. Danic. 210. 1887. — *Hypnum chrysophyllum* Brid., Muscol. Recent. 2(2): 84–85, pl. 2, f. 2. 1801. — *Campyliadelphus chrysophyllus* (Brid.) Kanda, J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2, Bot. 15(2): 264. 1975[1976]. — **Кампилиум золотистолистный**. Рис. 221.

*Растения* от мелких до средних размеров, в рыхлых дерновинках, золотисто-зеленые до буроватых, блестящие. *Стебель* простертый, восходящий или, реже, прямостоячий, до 5 см дл., неправильно или б. м. правильно перисто ветвящийся в одной плоскости, всесторонне густо или умеренно густо обли-

ственный, веточки до 6 мм дл., облиственны сходно со стеблем. *Стеблевые листья* из прилегающего основания резко назад отогнутые или далеко отстоящие, 1.2–1.6×0.4–0.6 мм, из широко яйцевидного основания резко суженные в узко ланцетную верхушку, к основанию широко закругленные, коротко и широко низбегающие, б. м. сердцевидные; край плоский, цельный; *жилка* простая, тонкая, до 0.3–0.6 длины листа, изредка вильчато разветвленная на разном уровне, вплоть до основания (в отдельных листьях на побегах, у которых большая часть листьев с простой жилкой); *клетки* линейные, 25–55×5–9 μm, 6–10:1, в основании листа более широкие и короткие, желтые, пористые, в углах основания квадратные, с утолщенными стенками, образуют небольшую, б. м. резко дифференцированную группу. *Веточные листья* яйцевидно-ланцетные, б. м. постепенно заостренные. *Двудомный*. *Спорофиты* редко. *Ножка* до 2 см. *Коробочка* около 2 мм дл. *Споры* 8–13 μm.

Описан из Европы. Вид, широко распространенный в арктической и бореальной зонах по всей Голарктике, южнее встречающийся в горах до островов Средиземного моря, Турции, Кавказа, Средней Азии, Гималаев, Китая (до южных провинций); есть также в Центральной и Южной Америке. На территории России распространен очень широко, хотя в большинстве районов встречается спорадически. Обилен в районах, где имеются многочисленные выходы гипсов и карбонатов. *Campylium chrysophyllum* в целом мезофит, хотя может расти и на сырых лугах, и на минеротрофных болотах, где он, однако, никогда не бывает столь обилен, как *C. protensum* или *C. stellatum*. Более типичными местообитаниями для *C. chrysophyllum* являются каменистые склоны, где его можно встретить и на сухих травяных участках, и под пологом кустарников. В районах, где он част из-за обилия выходов известняков, он встречается в широком спектре местообитаний: и на камнях, и в лесах на почве, валежнике, в основании стволов. Отсутствует в высокоарктических районах. В высокогорьях растет на Кавказе до 3000 м над ур. м., на Алтае до 2400 м над ур. м., но отсутствует в верхней части альпийского пояса.

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

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

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

**Ku Be Or1 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**

С одной стороны, *C. chrysophyllum* может быть принят за *Kandaea elodes*, с другой – за *Campylophyllopsis calcarea*, с третьей – за *Drepanocladus polygamus*. Первый случай возможен, когда болотные растения имеют жесткие, вверх направленные листья и относительно



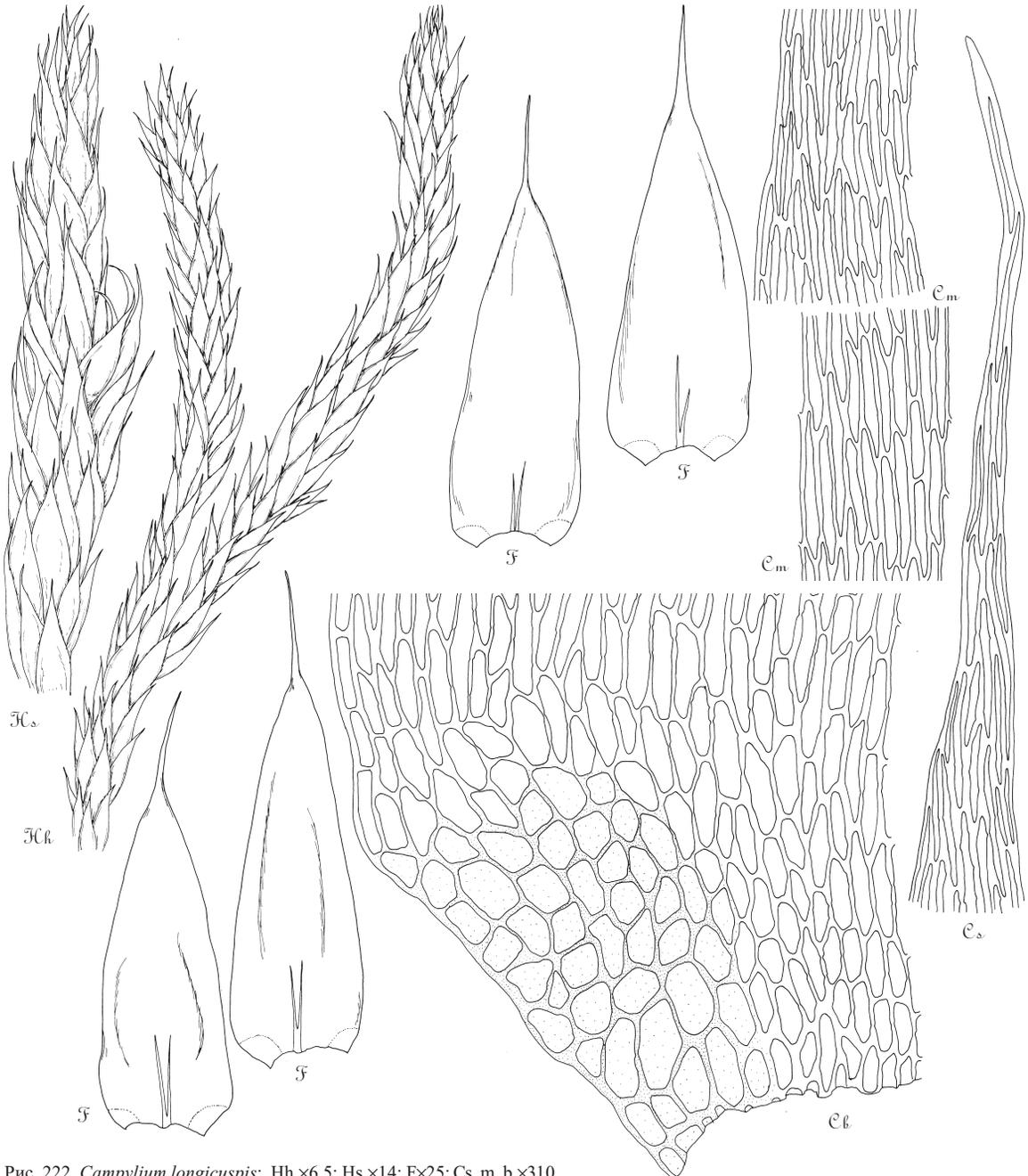


Рис. 222. *Campylium longicuspis*: Hh  $\times 6.5$ ; Hs  $\times 14$ ; F  $\times 25$ ; Cs, m, b  $\times 310$ .

до умеренно далеко отстоящих, 2.1–3.1  $\times$  0.6–1.0 мм, из продолговато-яйцевидного основания сначала постепенно суженные и затем на примерно 0.7–0.8 длины листа резко суженные в узкую, почти шиловидную верхушку, к основанию полого закругленные, коротко низбегающие; край плоский, цельный или едва пильчатый; жилка тонкая, двойная или простая, до 0.3–0.5 длины листа, или вильчато разветвленная; клетки линейные, 40–85  $\times$  6–9  $\mu\text{m}$ , в основании более широкие и ко-

роткие, желтые, пористые, в углах основания квадратные, с утолщенными стенками, образуют небольшую, б. м. резко дифференцированную группу. Веточные листья яйцевидно-ланцетные, б. м. постепенно заостренные. Однодомный. Спорофиты редко. Ножка до 2 см. Коробочка около 2 мм дл. Споры 10–14  $\mu\text{m}$ .

Описан с севера Сибири, из низовий Енисея, близ Дудинки. Известен в России из немногих точек на Таймыре, Анабарском плато, Новой Земле, Полярном

Урале, Алтае и на Верхоянском хребте в Якутии. В Западной Европе отмечен только в Швеции и на Шпицбергене, а в Северной Америке – одна находка в Гренландии. Растет в б. м. сухих тундрах, на мелкоземной поверхности выходов карбонатных пород, на богатой гумусом почве.

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 Or1 Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or  
Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

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

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

*Campylium longicuspis* не похож на виды данного рода в его традиционном понимании, то есть на виды с отогнутыми в средней части листьями. Листья у него, однако, также б. м. резко сужены, но выше, отграничивая узкую верхушку, составляющую лишь 0.15–0.30 длины листа. В поле *Campylium longicuspis* можно принять за прямолитные формы *Drepanocladus* или за еще каких-то не вполне развитых представителей *Amblystegiaceae*, тем более что он растет часто не чистыми покровами, а в смеси, пронизывая дерновинки других мхов.

4. **Campylium laxifolium** Engelmark & Hedenäs — *Lindbergia* 16(5/6): 147–149, f. 1. 1990[1992].

**Кампилиум рыхлооблиственный.** Рис. 223.

*Растения* средних размеров, в б. м. густых дерновинках, светло-зеленые, желто-зеленые или золотисто-желтые. *Стебель* 2–5 см дл., простертый, восходящий или прямостоячий, всесторонне б. м. густо облиственный, расставленно неправильно ветвящийся. *Стеблевые листья* оттопыренно отстоящие, 1.8–2.5×0.6–0.9 мм, из округло-яйцевидного основания постепенно суженные в треугольную верхушку, к основанию постепенно суженные, не избегающие, слабо вогнутые; край плоский, цельный; *жилка* двойная, до 0.1–0.3 длины листа; *клетки* линейные, 40–80×6–10 μm, в углах основания округло-квадратные и прямоугольные, крупные, б. м. тонкостенные, прозрачные, образующие б. м. резко дифференцированную группу, достигающую 0.3–0.5 расстояния до жилки. *Однодомный.* *Спорофиты* редко, на территории России неизвестны.

Описан из Швеции. Встречается также в Норвегии, Финляндии, Гренландии, в Северной Америке только на Аляске. На территории России был отмечен только в Мурманской области, а также в предгорьях Верхоянского хребта в Якутии. Немногочисленность находок, возможно, объясняется тем, что вид был описан недавно, а его основной признак – однодомность – не всегда легко определить (гаметангии можно найти не во всех образцах). Судя по общему распространению и отчасти

по тому, как вид растет в природе, на осоковых болотах вместе с другими видами, характерными для минеротрофных болот, распространение его должно быть существенно шире.

**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 Or1 Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or  
Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

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

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

*Campylium laxifolium* отчасти напоминает *C. stellatum*, однако листья его не столь сильно отогнуты, а иногда и вообще прямые и без сужения в средней части листа. В известном смысле *Campylium laxifolium* по своему строению занимает промежуточное положение между *C. longicuspis* и *C. stellatum*.

5. **Campylium stellatum** (Hedw.) Lange & C.E.O. Jensen, *Meddel. Grønland* 3: 328. 1887. — *Hypnum stellatum* Hedw., *Sp. Musc. Frond.* 280–281. 1801. — **Кампилиум звездчатый.** Рис. 224.

*Растения* средних размеров, в б. м. густых дерновинках, светло- или желто-зеленые. *Стебель* 2–5 см дл., простертый, восходящий или прямостоячий, всесторонне б. м. густо облиственный, расставленно, реже б. м. густо неправильно перисто ветвящийся. *Стеблевые листья* оттопыренно отстоящие, 2.0–2.5×0.8–1.0 мм; из треугольно-яйцевидного основания б. м. постепенно суженные в ланцетную или линейную отогнутую верхушку, к основанию закругленные, не избегающие; край плоский, цельный; *жилка* двойная, до 0.1–0.3 длины листа; *клетки* линейные, 40–80×6–10 μm, в углах основания округло-квадратные, крупные, б. м. тонкостенные, прозрачные, образующие б. м. резко дифференцированную группу, достигающую 0.3–0.5 расстояния до жилки. *Двудомный.* *Спорофиты* редко. *Ножка* 2–3 см. *Коробочка* 2–2.5 мм дл. *Споры* 14–17 μm.

Описан из Европы. Согласно литературным указаниям, *C. stellatum* широко распространен в большинстве районов Голарктики, от Арктики на юг до Северной Африки, Турции, Афганистана, Тибета и Тайваня; в Америке – до Мексики; указан для Новой Зеландии. Понимание вида, однако, отличалось у разных авторов, особенно в отношении его отграничения от наиболее близкого и также широко распространенного вида *C. protensum*. Здесь мы разделяем их в соответствии с признаками, предложенными Л. Хеденасом (Hedenäs, 1997), которому следует большинство последних региональных таксономических обработок для флоры Европы и Северной Америки. *Campylium stellatum* имеет в европейской части

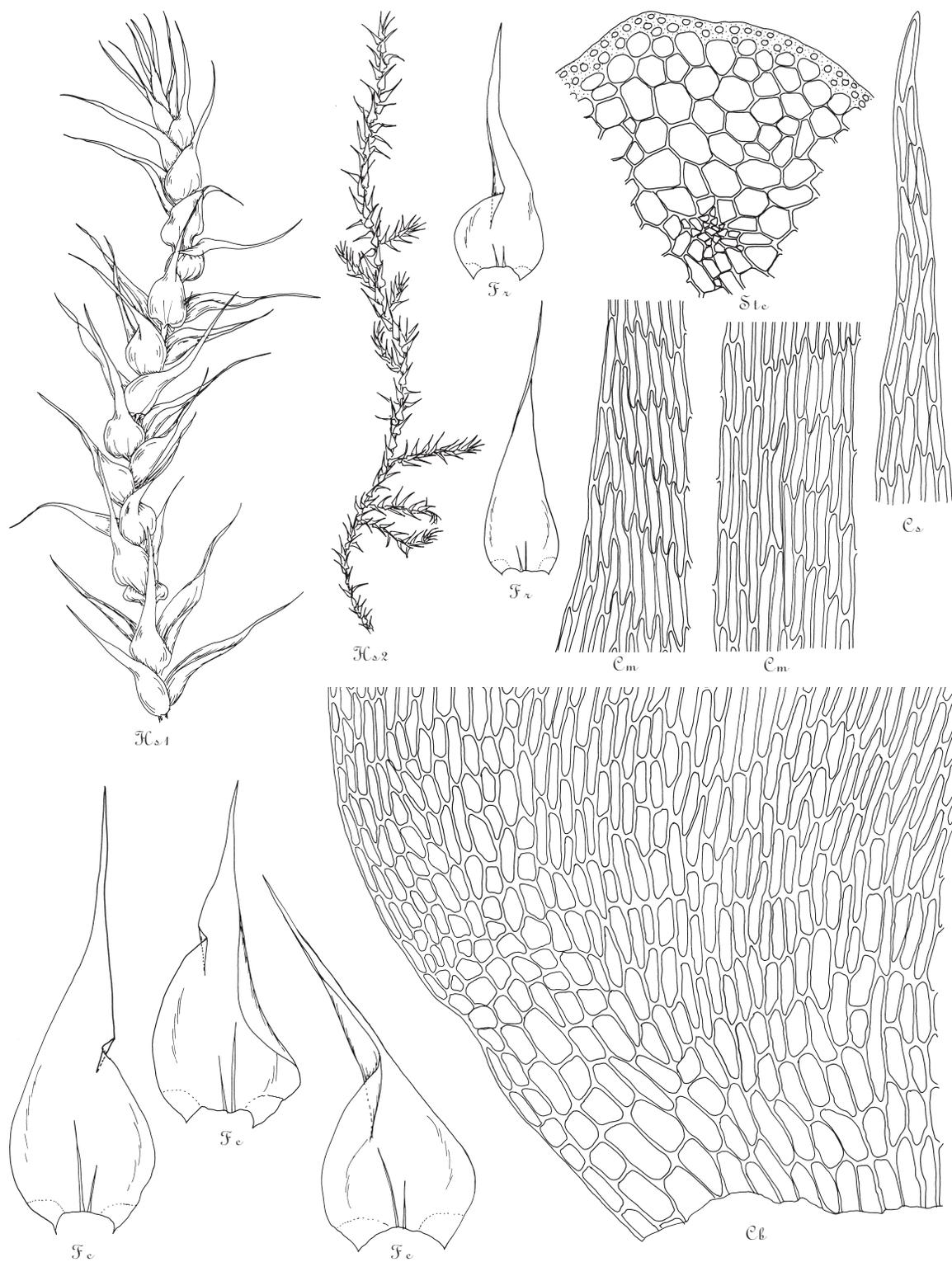


Рис. 223. *Campylium laxifolium*: Hs2  $\times 3.2$ ; Hs1  $\times 14$ ; F  $\times 31$ ; Stc  $\times 310$ ; Cs, m, b  $\times 310$ .

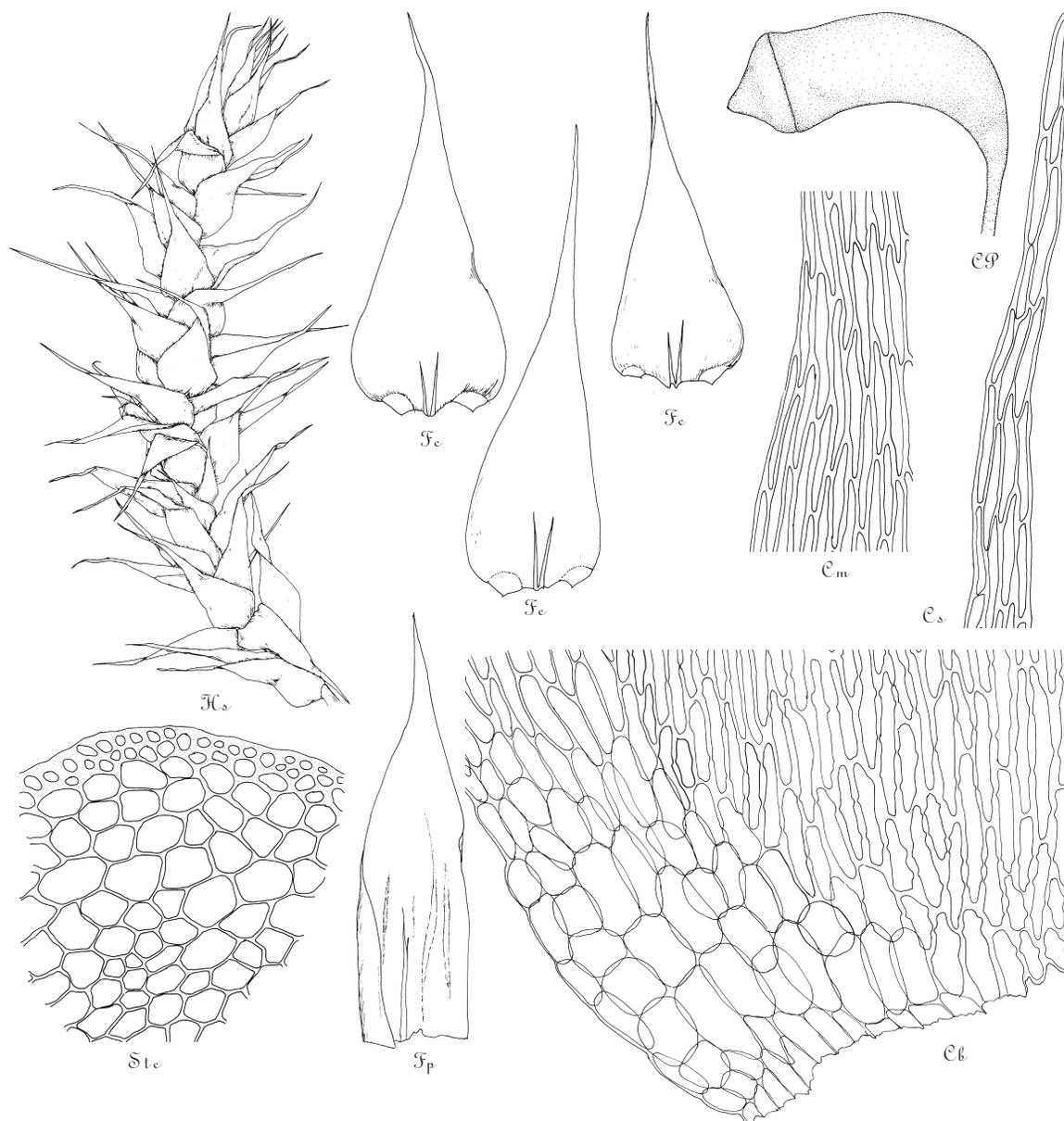


Рис. 224. *Campylium stellatum*: Hs ×13.5; Cp ×13.5; F, Fp ×23; Stc ×285; Cs, m ×317; Cb ×285.

России более ограниченное и более северное распространение, так что на юге таежной зоны в центре европейской части России он уже не встречается. В высокой Арктике, напротив, *C. stellatum* встречается, а *C. protensum* – нет. В Сибири есть оба вида, причем в работах, где авторы признают наличие обоих видов, *C. stellatum* указан как более частый. На Западном Кавказе, в более влажных районах встречаются оба вида, а на Центральном и Восточном Кавказе, в более засушливых условиях – только *C. protensum*. Типичными местообитаниями *C. stellatum* можно считать минеротрофные болота, берега ручьев, сырые горные тундры и подобные им местообитания с богатым минеральным питанием.

**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 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**

*Campylium stellatum* легко узнать по сравнительно крупным размерам, оттопыренно отстоящим листьям (при виде сверху звездчато расходящимся), двойной жилке и крупным вздутым клеткам углов основания листа,

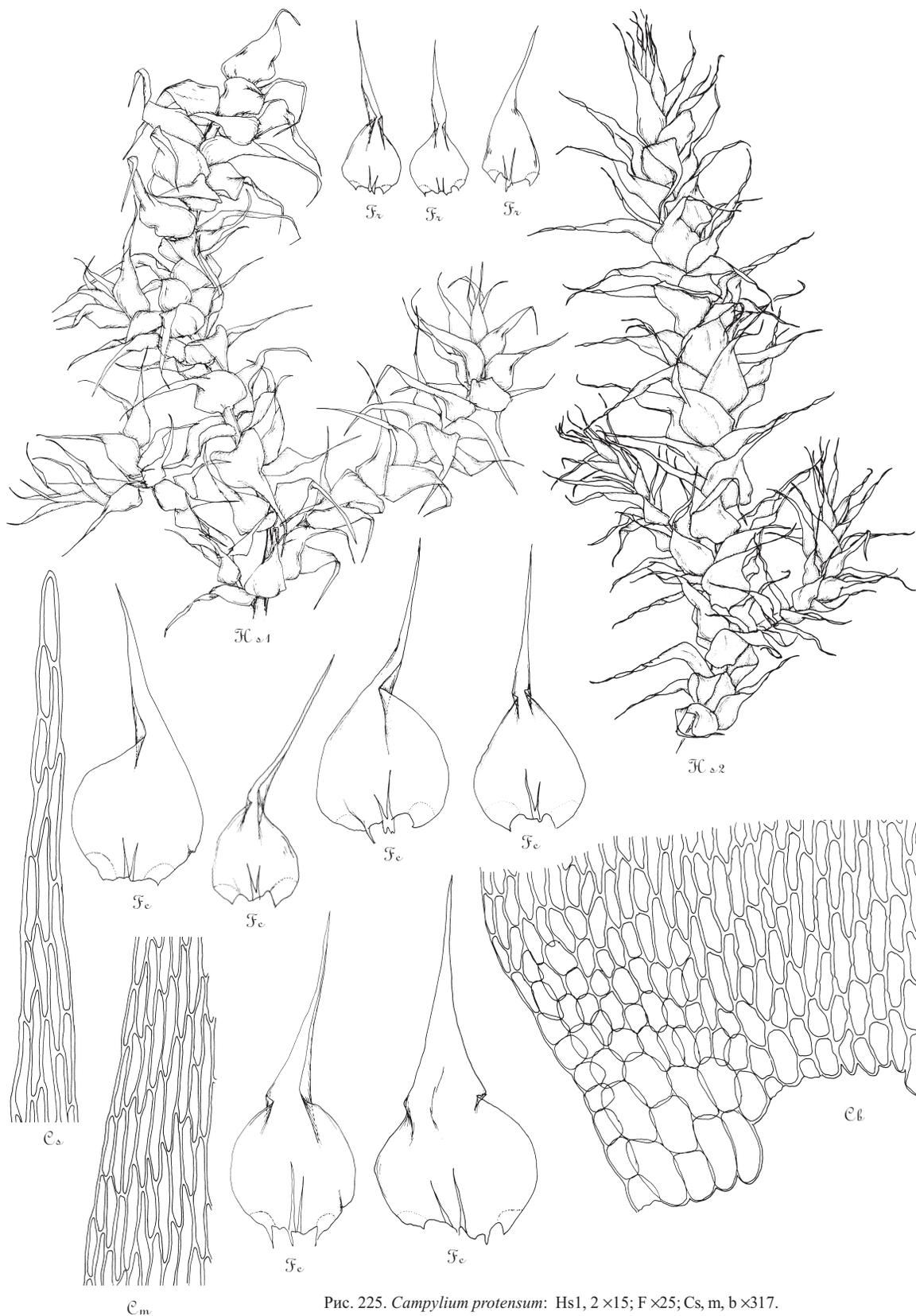


Рис. 225. *Campylium protensum*: Hs1, 2 ×15; F ×25; Cs, m, b ×317.

образующим резко отграниченную группу. В отличие от *Drepanocladus polygamus*, у него практически никогда не бывает простой жилки (по крайней мере, во многих листьях). По форме и размерам листьев вид очень сильно варьирует. *Campylium protensum*, наиболее близкий вид, иногда рассматривающийся как разновидность *C. stellatum*, отличается более правильным перистым ветвлением, более мелкими размерами растений и листьями с более резко дифференцированными верхушками, составляющими 55–77% длины листа. Следует отметить, что некоторые предварительные попытки разграничения *C. stellatum* и *C. protensum* методами молекулярной филогенетики показали сложную картину взаимоотношений этих видов (Kučera & Hedenäs, 2020). Их статус, а также и различающие их признаки могут в будущем подвергнуться переоценке.

6. **Campylium protensum** (Brid.) Kindb., Canad. Rec. Sci. 6(2): 72. 1894. — *Hypnum protensum* Brid., Muscol. Recent. 2(2): 85–86, pl. 2, f. 3. 1801. — *Campylium stellatum* var. *protensum* (Brid.) Bryhn, Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim) 1892: 219. 1893. — **Кампилиум выгнутый**. Рис. 225.

*Растения* довольно мелкие или средних размеров, в рыхлых или б. м. густых дерновинках, светло- или желто-зеленые. *Стебель* 2–5 см дл., простертый или несколько восходящий, всесторонне б. м. густо облиственный, расставленно, реже б. м. густо неправильно перисто ветвящийся. *Стеблевые листья* оттопыренно отстоящие, 1.3–2.2×0.4–1.0 мм; из яйцевидного основания б. м. резко суженные в ланцетную или линейную, отогнутую верхушку, к основанию закругленные, не избегающие; край плоский, цельный; *жилка* двойная, до 0.1–0.3 длины листа; *клетки* линейные, 40–80×6–10 μm, в углах основания округло-квадратные, крупные, б. м. тонкостенные, прозрачные, образующие б. м. резко дифференцированную группу, достигающую 0.3–0.5 расстояния до жилки. *Двудомный*. *Спорофиты* редко. *Ножка* 2–3 см. *Коробочка* 2–2.5 мм дл. *Споры* 14–17 μm.

Описан из Австрии. Голарктический вид, распространение которого недостаточно известно, поскольку он долгое время считался разновидностью *C. stellatum*. В европейской и азиатской России имеет в целом более южное распространение по сравнению с *C. stellatum*. Растет на минеротрофных болотах и прочих хорошо освещенных, постоянно сырых местах, часто на начальных стадиях заболачивания лугов, по днищам карьеров, кюветов, обычно в местах распространения карбонатных грунтов.

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

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

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

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

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

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

Отличия *Campylium protensum* от *C. stellatum* рассматриваются в комментариях к этому виду.

#### Род 14. **Leptodictyum** (Schimp.) Warnst. — **Лептодикциум**

М.С. Игнатов, В. Э. Федосов

*Растения* от средних размеров до умеренно крупных, образующие рыхлые дерновинки или растущие отдельными побегами или плетями на погруженном в воду (постоянно или временно) субстрате, зеленые, желто-зеленые или буроватые. *Стебель* простертый, расставленно или б. м. густо перисто ветвящийся, всесторонне или б. м. уплощенно, рыхло или б. м. густо облиственный, обычно с двусторонне отстоящими, “на пробор” расположенными листьями, со слабым центральным пучком. *Стеблевые листья* прямо или далеко отстоящие, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно или б. м. резко суженные в длинную острую верхушку, к основанию закругленные, не избегающие, слабо вогнутые, не складчатые; край плоский, цельный или очень слабо пильчатый; *жилка* простая, достигает 0.5–0.7 длины листа; *клетки* линейные, 6–15:1, тонкостенные, к основанию постепенно становящиеся более короткими, широкими и более толстостенными, слабо пористыми, в углах основания крупные, прозрачные, нерезко дифференцированные от соседних клеток. *Веточные листья* более узкие и короткие. *Однородные*. *Перихециальные листья* прямые, ланцетные. *Коробочка* наклоненная до горизонтальной, согнутая. *Крышечка* коническая. *Колечко* из 2–3 рядов отделяющихся клеток. *Перистом* полно развит; *зубцы экзостомы* внизу поперечно исчерченные; *эндостом* с высокой базальной мембраной и длинными узловатыми ресничками. *Споры* мелкие.

Тип рода – *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst. Род включает от 4 до 8 видов, но, поскольку его таксономическая ревизия в мировом масштабе отсутствует, точное их число непонятно. Название от λεπτός – тонкий, узкий; δίκτυον – сеть (греч.), по узким клеткам листовой пластинки, по сравнению с типичными представителями рода *Amblystegiium* (в составе которого эта группа была первоначально описана в ранге подрода). В России 1 вид. Молекулярно-филогенетические исследования, однако, выявили две генетически дифферен-

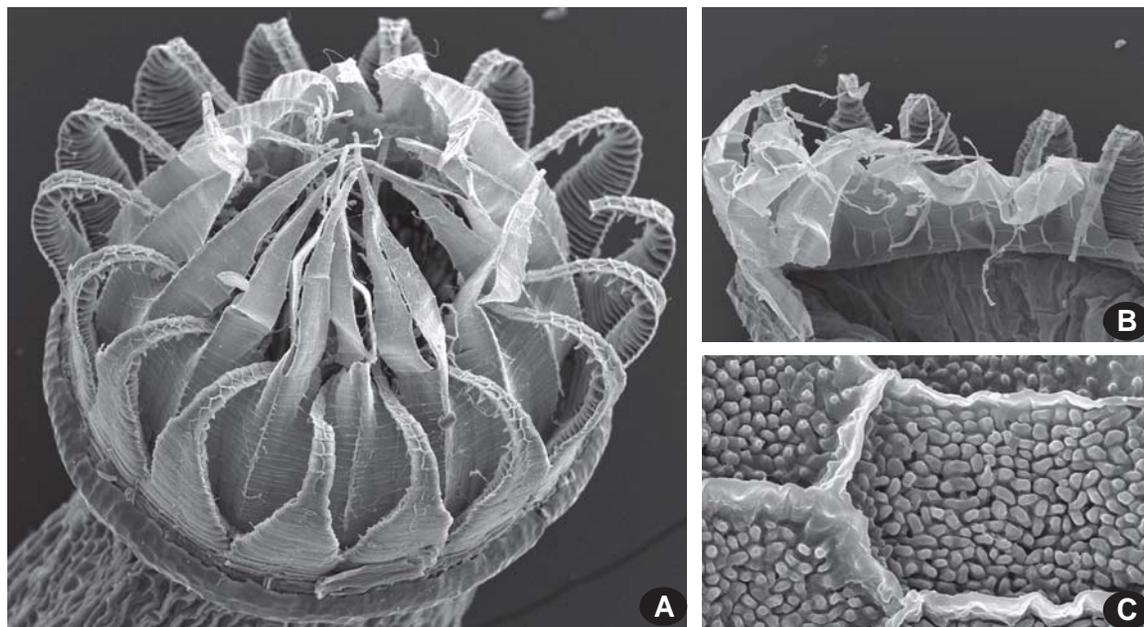


Рис. 226. *Leptodictyum riparium*: A: перистом,  $\times 116$ ; B: эндостом с вентральной стороны, видна базальная мембрана с ресничками и сегментами и верхняя часть зубцов экзостомы,  $\times 96$ ; C: зубец экзостомы с дорсальной стороны в переходной зоне от нижней к средней части,  $\times 2000$ .

цированные расы, которые столь сходны морфологически, что их более целесообразно рассматривать в составе одного вида, по крайней мере, до тех пор пока не будут найдены признаки для их уверенного определения.

♦ The genus *Leptodictyum* is exceedingly variable and greatly in need of a thorough worldwide revision. At present we accept a broad concept of *L. riparium* – the most widespread species of the genus – and attribute a subcosmopolitan distribution to it. It is common throughout most of Russia, but is although absent on the Arctic Ocean islands and in very cold areas. A molecular phylogenetic analysis of *L. riparium* in Russia revealed two cryptic species that form two clades, here called ‘eastern’ and ‘western’. The ‘western’ cryptic species has a relatively narrow range in the southern/western parts of European Russia and Central Europe. The ‘eastern’ cryptic species occurs throughout Asiatic Russia, East Asia, and the Pacific Ocean islands. These genotypes have some general morphological distinctions: the ‘western’ cryptic species has leaves erectopate or spreading vs. erect to erect-spreading; leaves ovate at base and  $\pm$  abruptly narrowed to acumina vs. ovate-oblong at base and gradually narrowed to the apices; leaves strongly rounded vs. shallowly rounded towards the base; and leaf cells  $50\text{--}110\ \mu\text{m}$  vs.  $70\text{--}140\ \mu\text{m}$  long. Unfortunately both cryptic species grow in habitats with fluctuating humidity which considerably increases their variability. Many well-developed plants are difficult to assign to a cryptic species with certainty, while the assignment of poorly developed plants to a cryptic species by morphology alone is almost hopeless. Therefore we refrain from formally describing new taxa in this complex, but hope

further studies will reveal more stable features that will establish the eastern cryptic species as a separate species. Both cryptic species grow in similar habitats: in various wet depressions, on pond and river banks and in temporary denudated streams. In some northern regions *L. riparium* grows in small creeks with rocky bottoms as a true aquatic species associated with *Fontinalis antipyretica*.

1. ***Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst.**, Кrypt.-Fl. Brandenburg, Laubm. 2: 878. 1906. — *Hypnum riparium* Hedw., Sp. Musc. Frond. 241. 1801. — *Amblystegium riparium* (Hedw.) Bruch, Schimp. & W. Gümbel, Bryol. Eur. 6: 58 (fasc. 55–56. Monogr. 14). 1853. — **Лептодикциум береговой**. Рис. 226–228.

Стебель 4–15 см дл., веточки до 18 мм дл. Стеблевые листья прямо или далеко отстоящие, или же несколько согнутые в сторону субстрата, прямые или в сухом состоянии несколько извилистые,  $2.0\text{--}4.0(-5.0)\times 0.7\text{--}0.9(-1.3)$  мм, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно или б. м. быстро суженные в длинную верхушку, к основанию довольно сильно закругленные, так что ширина основания листа составляет  $0.3\text{--}0.7$  ширины листа в его наиболее широкой части; клетки  $50\text{--}140\times 8\text{--}10(-11)\ \mu\text{m}$ ,  $6\text{--}15:1$ . Спорофиты часто. Ножка 2–4 см. Коробочка около 2.5 мм дл. Споры 9–12[–18]  $\mu\text{m}$ .

Описан без указания конкретного местонахождения. Вид считается повсеместно распространенным на территории Голарктики, встречается также в горных районах в тропической Африке, Центральной Америке,

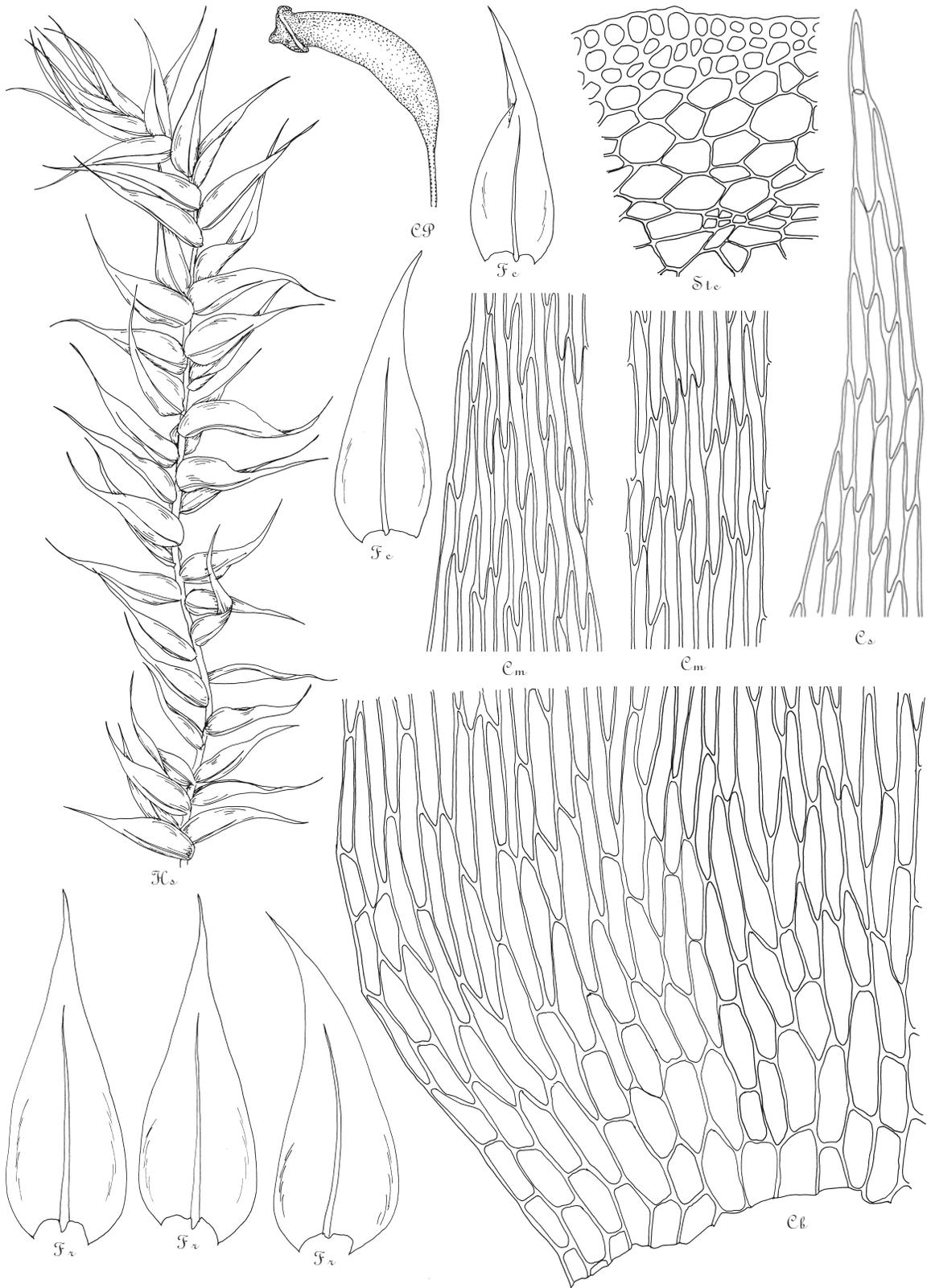


Рис. 227. *Leptodictyum riparium* (западный скрытый вид – 'W cryptic species'): Hs ×14; CP ×14; F ×25; Stc ×310; С<sub>s</sub>, m, b ×310.



Рис. 228. *Leptodictyum riparium* (восточный скрытый вид – ‘E cryptic species’): Hs  $\times 14$ ; CP  $\times 14$ ; F  $\times 25$ ; Stc  $\times 310$ ; Cs, m, b  $\times 310$ .

Австралии и на антарктических островах. Наши данные неопубликованных молекулярно-филогенетических исследований показали, что на территории России встречаются два скрытых вида, для которых мы приводим здесь ряд отличий, но оставляем под одним названием, *L. riparium*, поскольку эти отличия далеко не всегда позволяют эти скрытые виды уверенно определить.

‘Западный скрытый вид’ растет в Центральной Европе, а в России имеет ограниченное распространение в западных районах европейской части и в Среднем и Нижнем Поволжье. Растет в разных переувлажненных местобитаниях на камнях, древесине, корнях деревьев, а также на сырой почве, преимущественно по берегам водоемов, временно заливаемым канавам, на временно пере-сыхающих (временно заливаемых) понижениях в лесах.

NB: В приводимых ниже таблицах распространения жирным шрифтом выделены районы, где принадлежность образцов к скрытому виду подтверждена анализом ДНК; указания на основе обычных определений даны жирным курсивом // regions where the cryptic species identity is proved by DNA barcoding are shown in bold, while identified by morphology are given in bold-italics. Распространение западного скрытого вида (*W cryptic species*):

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

Второй скрытый вид представлен в азиатской части России, где вид встречается очень широко, за исключением некоторых островов Северного Ледовитого океана и некоторых районов Арктики. В горах Алтая поднимается до 1750 м над ур. м. В европейской части России восточный скрытый вид встречается в восточных районах, преобладая к северо-востоку от Москвы (в центральных районах европейской части и в Среднем Поволжье ареал его перекрывается с западным скрытым видом). Вид более характерен для относительно быстро текущих вод, чем для стоячих и просто сырых мест в болотах, канавах, сырых лесах. Распространение восточного скрытого вида (*E cryptic species*):

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

Наиболее показательное отличие западного и восточного скрытых видов заключается в их внешнем облике: западные растения имеют отогнутые, поперечно прикрепленные листья, так что напоминают *Campyllum protensum*, тогда как растения восточного скрытого вида имеют косо прикрепленные листья, так что побеги выглядят уплощенно облиственными с двурядно “на пробор” расположенными листьями. Особенно хорошо выражен такой морфотип у растений, выросших в проточной воде. Растения из временно пересыхающих местообитаний в сырых местах, однако, часто не имеют какого-либо определенного облика, так что их бывает непросто отличить от погруженных форм *Drepanocladus aduncus* и *Warnstorfia fluitans*. Последний вид, однако, имеет листья с пильчатыми краями и инициальные клетки ризоидов в верхушке листа, и оба вида также

отличаются более резко дифференцированной группой клеток углов основания листа и б. м. согнутыми листьями на концах побегов. *Leptodictyum riparium* часто образует спорофиты, чем отличается от *D. aduncus*, встречающегося с коробочками весьма редко.

#### Род 15. *Pseudocampyllum* Vanderpoorten & Hedenäs — Псевдокампилиум

М.С. Игнатов

*Растения* от мелких до средних размеров, в мягких, рыхлых дерновинках, светло- или желто-зеленые. *Стебель* ползучий, неправильно или расставленно перисто ветвящийся, всесторонне облиственный, со слабым центральным пучком. *Стеблевые листья* от далеко отстоящих до отогнутых, в сухом и влажном состоянии одинаковые или сухие несколько смято извилистые, из яйцевидного основания умеренно резко длинно ланцетно заостренные, к основанию закругленные, длинно и узко низбегающие, слабо вогнутые, не складчатые; край плоский или внизу слабо отогнутый, цельный; *жилка* простая, до 0.5–0.7 длины листа; *клетки* в средней части листа удлиненно ромбоидальные, с отношением длины к ширине 2–6:1, в верхней части листа более узкие и длинные; клетки углов основания не дифференцированные или слегка увеличенные, тонкостенные. *Однодомные, спорофиты* довольно часто. *Перицеальные листья* прямые, ланцетные. *Коробочка* наклоненная до горизонтальной, согнутая. *Перистом* полно развитый. *Споры* мелкие.

Тип рода – *Pseudocampyllum radicale* (P. Beauv.) Vanderpoorten & Hedenäs. Этот вид помещали в разные роды бокоплодных мхов: *Amblystegium*, *Campyllum*, *Hypnum*, *Leptodictyum*, пока его сравнительно удаленное положение от всех этих родов не было показано молекулярно-генетическими методами (Vanderpoorten & Hedenäs, 2009), и он был выделен в отдельный род. Последующие исследования с использованием результатов анализа последовательностей ДНК показали, что *Pseudocampyllum* довольно близок к *Campylophyllopsis calcarea* (Kučera & Hedenäs, 2020), однако разработка системы данной группы требует дополнительных исследований. Название от ψεδδος – ложный (греч.) и рода мхов *Campyllum*.

♦ *Pseudocampyllum* is here recognized as a monospecific genus on the basis of a molecular phylogenetic analysis by Vanderpoorten & Hedenäs (2009). Its single species – *P. radicale* – is a slender plant similar in aspect to *Hygroamblystegium humile*. It has wide-spreading to squarrose leaves similar to *Campyllum* and fairly long leaf cells somewhat similar to those of *Leptodictyum*. Never-

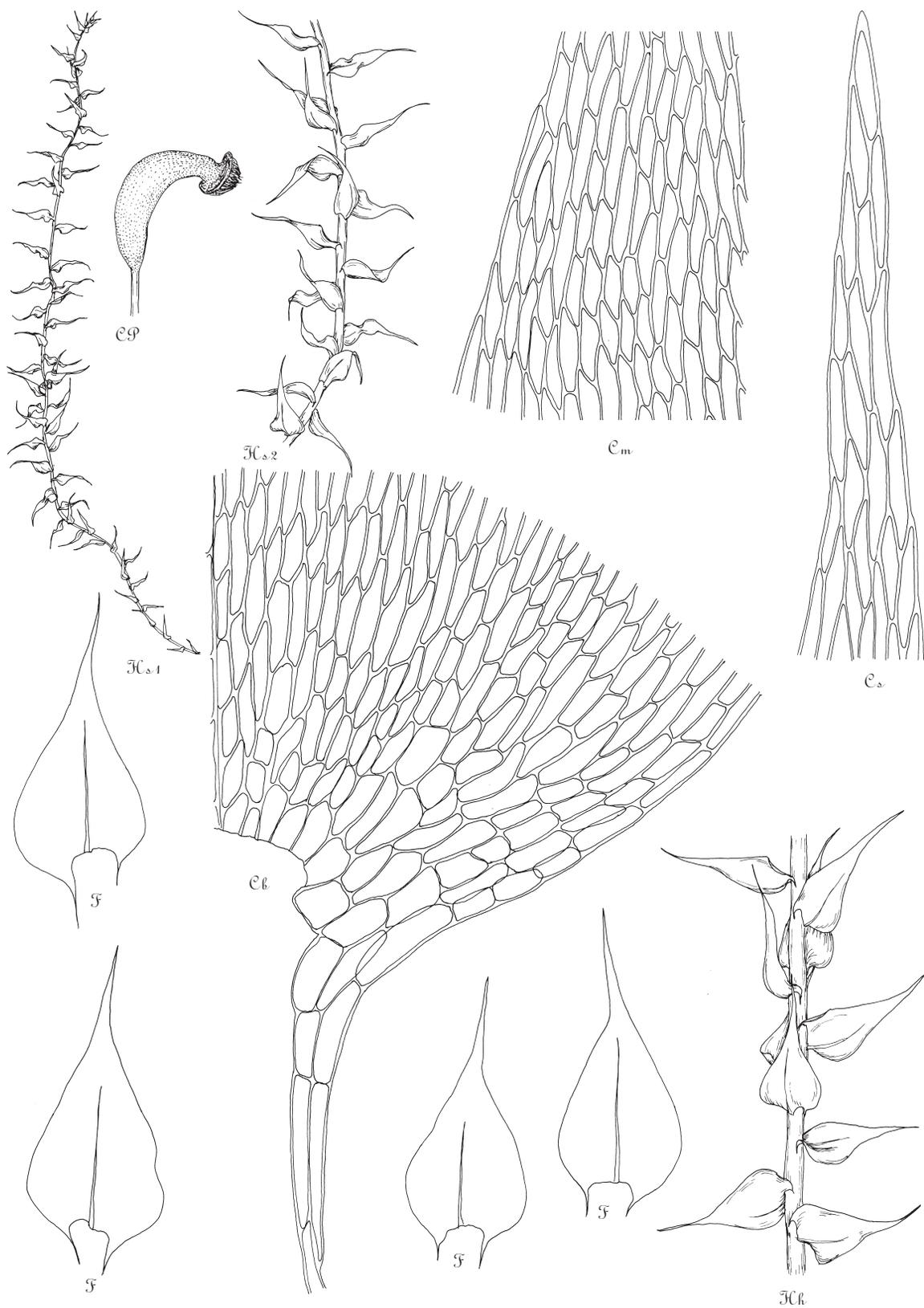


Рис. 229. *Pseudocampyllum radicale*: Hs1  $\times 6.5$ ; Hs2  $\times 14$ ; CP  $\times 14$ ; Hh  $\times 22.5$ ; F  $\times 32$ ; Cs, m, b  $\times 320$ .

theless, molecular phylogenetic evidence suggests *P. radiale* is unrelated to any of these genera. In the field *P. radiale* can be recognized by its widely spaced, broadly ovate leaves that are gradually tapered to the apices and somewhat twisted giving it a subcomplanate aspect. As seen under a compound microscope the leaves have very long decurrencies that are especially useful for species identification and upper leaf cells that are much narrower than the basal leaf cells. *Hygroamblystegium humile* is quite similar to *P. radiale* but differs in lacking leaf decurrencies and having more homogeneous leaf cells.

1. **Pseudocampylium radiale** (P. Beauv.) Vanderp. & Hedenäs, J. Bryol. 31(2): 131. 2009. — *Hypnum radiale* P. Beauv., Prodr. Aethéogam. 68. 1805. — *Campylium radiale* (P. Beauv.) Grout, N. Amer. Musci Pleurocarpi Nos. 1-400, 4. 1912. — *Amblystegium radiale* (P. Beauv.) Bruch, Schimp. & W. Gümbel, Bryol. Eur. 6: 54. 1853. — **Псевдокампилиум укореняющийся**. Рис. 229.

*Стебель* 2–4 см дл. *Листья* 1.2–1.5×0.7–0.9 мм; *клетки* 30–60×5–9 µm, 4–6:1, в основании до 18–20 µm шир. *Ножка* 2–4 см. *Коробочка* около 2 мм дл. *Споры* 10–18 µm.

Описан из Северной Америки. В Новом Свете вид имеет рассеянное распространение от Центральной Америки до северных районов Канады, в Европе отмечен в большинстве стран, но в России весьма редок в европейской части и известен также из Западной Сибири. Возможно, он распространен шире, но из-за сложностей в определении его принимали за другие виды. Растет на травяных болотах, по берегам водоемов, особенно со значительным колебанием уровня воды в разные сезоны.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ **Km** Kmu Ura  
Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe **Sy**  
Sm Br Ka **Ty** 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

От *Amblystegium serpens* вид отличается более крупными размерами растений, более длинными клетками листа, от большинства видов *Campylium* – простой жилкой, от *Campylium chrysophyllum* – несколько увеличенными клетками углов основания листа и длинным избеганием. Наибольшее сходство по облику растений и форме листьев *Pseudocampylium radiale* имеет с *Hygroamblystegium humile*; от этого вида он отличается более резким сужением к узкой верхушке, длинным избеганием (у *H. humile* листья не избегающие), цельным краем листа (у *H. humile* край мелко пильчатый) и заметно более длинными и узкими клетками в верхней части листа по сравнению с клетками основания листа

(у *H. humile* клеточная сеть по всему листу гомогенная). *Leptodictyum riparium* отличается от *Pseudocampylium radiale* более крупными размерами растений, более постепенно суженными к верхушке листьями и более длинными и узкими клетками пластинки листа.

Род 16. **Kandaea** Jan Kučera & Hedenäs —  
**Кандая**

М.С. Игнатов

*Растения* мелкие или средних размеров, в рыхлых дерновинках, золотисто-зеленые или буроватые, блестящие. *Стебель* восходящий или прямостоячий, б. м. правильно перисто ветвящийся, всесторонне рыхло или умеренно густо облиственный; веточки разнонаправленные, облиственны как и стебель; центральный пучок слабо развитый. *Стеблевые листья* далеко отстоящие, узко ланцетные, с длинной шиловидной верхушкой, выполненной сильной, далеко выбегающей жилкой, к основанию очень слабо суженные, не избегающие, не вогнутые, не складчатые; край отогнутый на значительном протяжении в средней части листа, ближе к основанию и верхушке плоский, слабо тупо пильчатый; *жилка* сильная, в основании до 1/5 ширины листа, далеко выбегающая; *клетки* линейные, 6–12:1, неправильной формы, извилистые, толстостенные, в основании более широкие и короткие, с сильно утолщенными стенками, образуют б. м. резко дифференцированную группу поперек всего основания листа. *Веточные листья* сходны со стеблевыми, немного мельче. *Двудомный*. *Перихециальные листья* прямые, ланцетные. *Коробочка* наклоненная до горизонтальной, согнутая. *Перистом* полно развитый. *Споры* мелкие.

Тип рода – *Kandaea elodes* (Lindb.) Jan Kučera & Hedenäs. Единственный вид рода относили ранее к *Campyliadelphus*, сближая с *C. chrysophyllum*. Однако недавние молекулярно-филогенетические исследования (Kučera & Hedenäs, 2020) показали, что *C. elodes* родственен не *C. chrysophyllum*, а *Palustriella* и *Cratoneuron*, родам, у которых жилка часто сильная и выбегающая. В связи с этим для *C. elodes* был установлен новый род *Kandaea*. Название в честь японского бриолога Хироши Канды (Hiroshi Kanda, род. 1946), проводшего таксономическую обработку семейства Amblystegiaceae для Японии.

♦ Kučera & Hedenäs (2020) provided evidence that the species commonly known as *Campylium* (or *Campyliadelphus*) *elodes* is not related to *Campylium chrysophyllum* but rather to *Palustriella* and *Cratoneuron*. They segregated it into the monospecific genus *Kandaea* which differs from

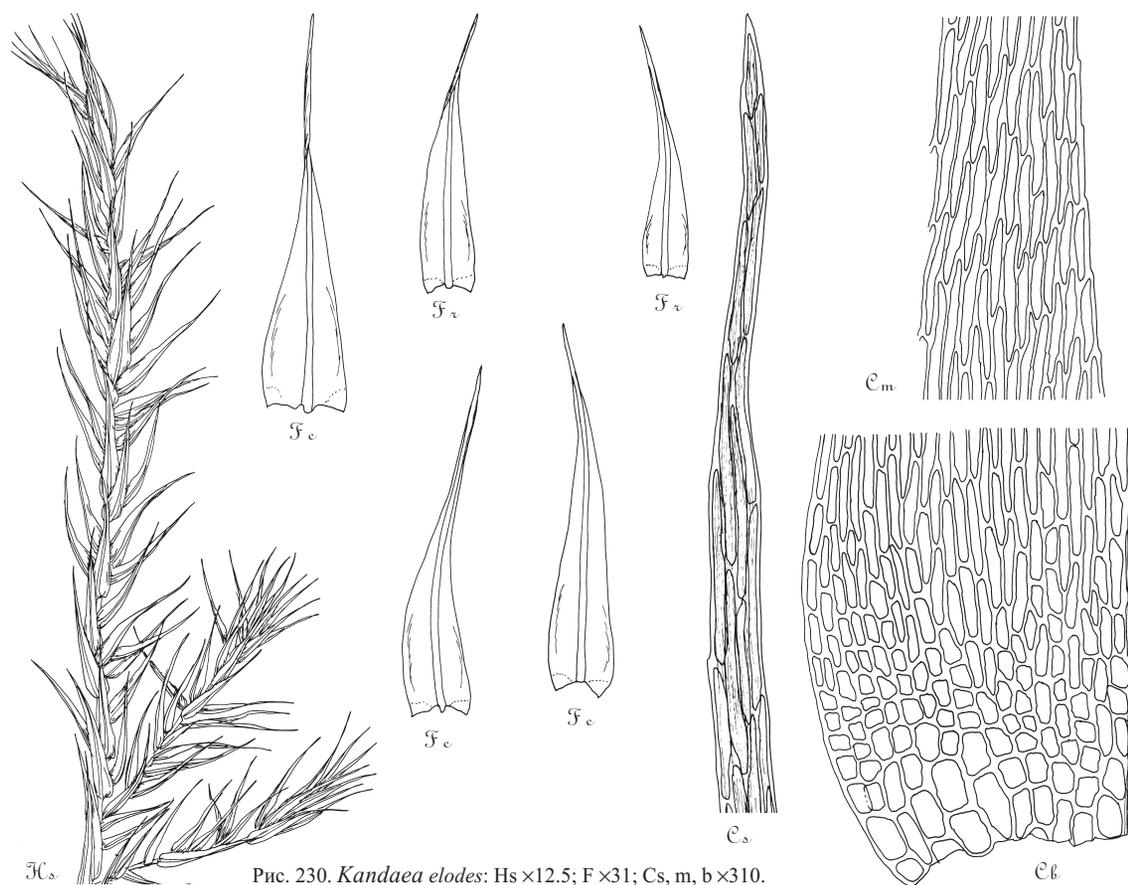


Рис. 230. *Kandaea elodes*: Hs  $\times 12.5$ ; F  $\times 31$ ; Cs, m, b  $\times 310$ .

other Amblystegiaceae in having very narrow leaves (length to width ratio often  $>5:1$ ) and excurrent costae. *Kandaea elodes* is rare in Russia occurring only in north-western European Russia (Kola Peninsula and Karelia), the southern Urals and greatly disjunct in the southern Russian Far East (Primorsky Territory and Kuril Islands). The species also occurs in Japan (Honshu).

1. ***Kandaea elodes*** (Lindb.) Jan Kučera & Hedenäs, *Nova Hedwigia* Beih. 150: 174. 2020. — *Amblystegium elodes* Lindb., *Handb. Skand. Fl.* (ed. 10) 2: 3. 1871. — *Campyliadelphus elodes* (Lindb.) Kanda, *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2, Bot.* 15: 273. 1975[1976]. — **Кандая болотная**. Рис. 230.

Стебель до 3 см дл. Листья  $1.2-1.6 \times 0.25-0.40$  мм; жилка  $30-60$   $\mu\text{m}$  шир. Спорофиты с территории России неизвестны.

Описан из Швеции. Вид известен во многих странах Западной Европы, но в большинстве из них он считается редким и находящимся под угрозой исчезновения. В России известен по единичным находкам на Кольском полуострове, в Карелии, на Южном Урале (в Башкортостане и Челябинской области), а также, после значительной дизъюнкции, на Курильских островах (о. Шикотан), в Приморском крае, а также в Японии. В

Европе растет на минеротрофных болотах, на Шикотане рос среди тростника на берегу озера.

**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**

Основная отличительная черта *Kandaea* – очень узкие листья и сильная жилка, до  $1/5$  ширины листа в его основании, выполняющая узкую верхушку и нередко выгибающаяся. Этим она несколько напоминает виды *Rhynchostegiella* из семейства Brachytheciaceae, которые, однако, если и встречаются в сырых местах, то на скалах, а не среди болотной растительности. Дополнительным признаком, разводящим виды семейств Brachytheciaceae и Amblystegiaceae служит расположение проксимальных веточных листьев вокруг зачатков веточек (Рис. 2, стр. 20). От видов *Hygroamblystegium* с выступающей жилкой *Kandaea* отличается более длинными, линейными, а не удлинненно ромбическими клетками пластинки листа.