

СЕМ. LESKEACEAE Schimp. — ЛЕСКЕЕВЫЕ

М.С. Игнатов, общая характеристика семейства

Растения от очень мелких до крупных, в густых или рыхлых, плоских или объемных дерновниках или образуют обширные покровы, желто-, буровато- или темно-зеленые, матовые, но иногда с блестящими волосковидными верхушками листьев. *Стебель* у большинства родов без дифференциации на первичный и вторичный, редко с такой дифференциацией (*Herpetineuron*); в обычном случае стебель простертый, восходящий или прямостоячий, правильно одиножды, дважды или трижды перисто ветвящийся в одной плоскости или же ‘уплощенно четырехрядный’ (когда веточки расположены не вполне в одной плоскости, направлены как бы в углы сильно уплощенного параллелепипеда), густо или расставленно всесторонне облиственный, веточки облиственны как и стебель или, нередко, более густо; поверхность стебля гладкая, редко папиллозная (*Pelekium*); гиалодермис не дифференцирован; центральный пучок развит или отсутствует; *парафиллии* отсутствуют или, чаще, многочисленные, ланцетные, цельные или почти лопастные, или линейные, узкие и сильно разветвленные, или линейные парафиллии в основании 1–2 клетки шириной, а выше из одного ряда клеток, разветвленные, реже простые; клетки парафиллиев гладкие (чаще у широких парафиллиев), или с папиллами над центром клетки или в верхнем углу клетки; *проксимальные веточные листья* в латеральном положении к зачаткам веточек, от яйцевидных до ланцетных, резко отличаются от парафиллиев или связаны с ними серией структур промежуточного строения; ризоиды на стебле ниже места прикрепления листа или рассеяны среди парафиллиев, или на верхушках веточек. *Стеблевые листья* черепитчато прилегающие или прямо отстоящие, при увлажнении у многих видов быстро и сильно отгибающиеся, до далеко отстоящих, реже при увлажнении не изменяющиеся, из яйцевидного, широко яйцевидного или треугольно-яйцевидного основания постепенно или внезапно, длинно или коротко заостренные, иногда с нитевидной оттянутой верхушкой, к основанию постепенно или резко закругленные, не низбегающие или с коротким широким избеганием, б. м. вогнутые, складчатые или не складчатые; край цельный, слабо городчатый или пильчатый, редко грубо зубчатый (*Herpetineuron*), плоский или местами отогнутый; *жилка* простая, оканчивается в верхушке листа или немного ниже, или, редко, короткая двойная или вильчатая (*Iwatsukiella*); *клетки* округло-квадрат-

ные и коротко эллиптические, только в узкой части верхушки удлинённые, до 2–4:1, или, реже, клетки листа б. ч. линейные; б. м. толстостенные, гладкие или, чаще, на дорсальной стороне листа с одной крупной папиллой над просветом клетки или в верхнем углу, а на вентральной стороне гладкие или с немногочисленными папиллами на выступающих складках и возле отогнутого края, или же клетки папиллозные на обеих сторонах листа (*Lindbergia*), или с 2–8 папиллами над просветом; в середине основания листа клетки удлинённые, в углах основания листа не дифференцированные или постепенно становящиеся более короткими, до поперечно расширенных, образуют обширную, нерезко отграниченную группу более мелких клеток, поднимающуюся вдоль края листа. *Веточные листья* сходны со стеблевыми или сильно отличаются по форме и размерам, от яйцевидно-ланцетных до широко яйцевидных, иногда значительно более мелкие, или, у *Herpetineuron*, листья вторичного стебля крупнее листьев первичного стебля. *Специализированные органы вегетативного размножения* редко, в виде ломких веточек с чешуевидными листьями (*Boulaya*). *Однодомные* или *двудомные*. *Перихециальные листья* сильно удлиняющиеся после оплодотворения, прямые, не складчатые или, чаще, складчатые, с длинной простой, но тонкой жилкой, редко без жилки (*Iwatsukiella*), по краю иногда реснитчатые (*Echinophyllum*, *Bryonoguchia*, некоторые виды *Thuidium*); клетки значительно длиннее, чем у стеблевых листьев, до линейных, гладкие или, у видов с одной папиллой на клетку, эта папилла смещена в верхний угол, у видов со многими папиллами на клетку в стеблевых листьях клетки перихециальных листьев неправильно шероховатые. *Ножка* длинная, гладкая или, редко, шероховатая. *Коробочка* прямостоячая или наклоненная до горизонтальной, продолговатая или цилиндрическая, прямая или полого согнутая. *Крышечка* коническая, с бородавочкой или клювиком. *Колечко* не отпадающее или отпадающее. *Перистом* полно развитый или редуцированный; полно развитый перистом закрывает устье коробочки во влажном состоянии, имеет зубцы экзостомы внизу поперечно исчерченные, эндостом с высокой базальной мембраной, длинными, узко перфорированными сегментами, длинными ресничками; редуцированный перистом часто имеет зубцы экзостомы во влажном состоянии отгибающиеся, реже закрывающие устье коробочки, зубцы экзостомы на наружной поверхности папиллозные донизу или гладкие, эндостом густо папиллозный, с низкой

базальной мембраной и без ресничек, иногда срастающийся с экзостомом, разнообразие вариантов строения описано у соответствующих родов. Споры мелкие. Колпачок клубковидный, голый.

Граница между семействами Thuidiaceae и Leskeaceae трактовалась разными авторами по-разному. Данные молекулярно-генетического анализа свидетельствуют в пользу их объединения (см. например, Ignatov *et al.*, 2007), и авторы некоторых флор уже приняли такую широкую трактовку Leskeaceae (Allen, 2014, 2018). При таком понимании семейства оно включает 28–30 родов и, по-видимому, не менее 200 видов; в России 20 родов, 39 видов.

В то же время, ряд групп, включенных здесь в Leskeaceae, как становится ясно из результатов анализа последовательностей ДНК, требует пересмотра их положения и, возможно, выделения в отдельные семейства. Это касается, в первую очередь, родов *Iwatsukiella* и *Herpetineuron*. Оставлен в Leskeaceae и род *Lindbergia*, который филогенетически ближе к Rhytidiaceae и Pseudoleskeaceae, однако в эту группу входят также некоторые тропические представители, систематика которых пока остается недостаточно изученной, так что менять их систему сейчас преждевременно. Также мы включаем в приводимый ниже ключ для определения Leskeaceae некоторые внешне сходные мхи из других семейств. Еще больший набор родов, характеризующихся короткими клетками листа, часто с папиллами, дан в политомическом ключе (Табл. 3, стр. 257).

1. Листья с двойной или вильчатой жилкой .. 2
— Листья с простой жилкой 4
2. Листья из округло-яйцевидного основания резко суженные в длинную, до 1/2 длины листа, волосковидную верхушку, вверху образованную несколькими клетками в один ряд 2. *Iwatsukiella*
— Листья из яйцевидного или округло-яйцевидного основания б. м. постепенно или умеренно резко суженные в б. м. короткую треугольную верхушку, или, если верхушка волосковидная, состоящая из одного ряда клеток, она намного короче, до 1/4 длины листа 3
3. Клетки пластинки листа на обеих сторонах с мелкими кутикулярными папиллами
Leptopterigynandrum (Taxiphyllaceae, том 5)
— Клетки пластинки листа гладкие или с папиллозно выступающими верхними углами *Pseudoleskeella* p.p. (Pseudoleskeaceae, с. 239)

- 4(1). Парафиллии отсутствуют 5
— Парафиллии имеются 11
5. Растения очень мелкие; листья 0.10–0.35 мм дл.; клетки листа гладкие; очень редкий вид на юге Дальнего Востока, эпилит на известняках 3. *Ignatovia*
— Растения от мелких до крупных; листья (0.2–) 0.4–3.0 мм дл.; клетки листа папиллозные или гладкие; эпифиты или эпилиты; в разных регионах 6
6. Выражена дифференциация на первичный и вторичный стебель; вторичные стебли дуговидно согнутые; листья с грубо зубчатыми вверху краями, зубцы многоклеточные
..... 20. *Herpetineuron*
— Дифференциация на первичный и вторичный стебель отсутствует; стебли не согнуты дуговидно; листья с цельными или пальчатыми вверху краями 7
7. Клетки в верхней части листа с папиллозно выступающими верхними углами; редкий вид, в России найден на Командорских островах . *Lescuraea baileyi* (Pseudoleskeaceae, том 5)
— Клетки гладкие или с папиллой над просветом 8
8. Растения крупные; листья 2.0–2.6 мм дл., серповидно согнутые, б. м. складчатые
Lescuraea secunda (Pseudoleskeaceae, том 5)
— Растения мелкие или среднего размера; листья (0.3–)0.6–1.5 мм дл., прямые или односторонне согнутые, не складчатые или с субмаргинальными складками 9
9. Двудомные, спорофиты редко или на территории России неизвестны; листья 0.3–1.0 мм дл. *Pseudoleskeella* p.p. (Pseudoleskeaceae, с. 239)
— Однодомные, часто со спорофитами; листья 0.6–1.5 мм дл. 10
10. Листья б. м. односторонне согнутые; край листа пальчатый; коробочки согнутые; на сырых камнях на юге Дальнего Востока
..... 7. *Pseudoleskeopsis*
— Листья прямые; край цельный, реже едва пальчатый в верхушке; коробочки прямые или едва асимметричные; эпифиты, реже эпилиты, в сухих местах; Дальний Восток, южная часть Сибири, Кавказ 1. *Lindbergia*
- 11(4). Парафиллии не разветвленные 12
— Парафиллии разветвленные 14
12. Парафиллии ланцетные, из 1–4 рядов коротких или удлинённых клеток, их верхушечная клетка гладкая *Lescuraea* p.p. (том 5)

- Парафиллии из 1–2 рядов коротких клеток, их верхушечная клетка с 2–4 папиллами 13
13. Стебель дважды-трижды перисто ветвящийся; клетки листа с 1 высокой папиллой 18. *Bryochenea*
- Стебель одиножды или дважды перисто ветвящийся; клетки листа с 2–8 папиллами или мамиллозные 17. *Pelekium*
14. Стебель преимущественно одиножды перисто ветвящийся, иногда с немногочисленными веточками второго порядка 15
- Стебель дважды или трижды перисто ветвящийся 29
15. Клетки в середине листа короткие, с отношением длины к ширине 1–3:1 16
- Клетки в середине листа длинные, с отношением длины к ширине 4–10:1 23
16. Клетки листа с несколькими папиллами над просветом 17
- Клетки листа с одной папиллой над просветом или в верхнем углу 18
17. Стеблевые листья яйцевидные, коротко заостренные ... 19. *Thuidium* р.р. (*T. thermophilum*)
- Стеблевые листья из широко яйцевидного основания довольно резко вытянутые в узкую, часто изогнутую верхушку 16. *Rauivella*
18. Клетки листа с папиллой в верхнем углу 6. *Haplocladium* р.р.
- Клетки листа с папиллой над просветом . 19
19. Стеблевые листья в нижней части по краю реснитчато-зубчатые 11. *Echinophyllum*
- Стеблевые листья по краю цельные или пильчатые 20
20. Стеблевые листья постепенно заостренные к широкой или треугольно-ланцетной верхушке; широко распространенные мхи 21
- Стеблевые листья б. ч. внезапно суженные в узко ланцетную, обычно длинно оттянутую верхушку; преимущественно на юге Сибири и Дальнего Востока 22
21. Растения среднего размера; парафиллии гладкие; однодомный, коробочки часто имеются, прямостоячие, прямые или слабо полого согнутые; эпифит, реже эпилит 5. *Leskea*
- Растения крупные, реже среднего размера; парафиллии папиллозные; двудомный, коробочки очень редко, наклоненные, согнутые; б. ч. на почве и камнях в сухих местообитаниях 15. *Abietinella*
22. Стебель густо ветвящийся, отходящие от него веточки большей частью направлены в сторону от субстрата; в пазухах листьев часто имеются выводковые веточки 4. *Boulaya*
- Стебель б. ч. расставленно, реже густо ветвящийся; веточки двусторонне отстоящие в одной плоскости; выводковых веточек нет 6. *Haplocladium* р.р.
- 23(15). Клетки пластинки листа гладкие 24
- Клетки пластинки листа с папиллозно выступающими верхними углами или с папиллой над просветом клетки 27
24. Стеблевые листья широко заостренные, на верхушке тупые 10. *Sasaokaea*
- Стеблевые листья б. м. узко заостренные, на верхушке острые 25
25. Стебель без центрального пучка, неправильно или расставленно перисто ветвящийся 8. *Hylocomiopsis*
- Стебель с центральным пучком, правильно перисто ветвящийся 26
26. Стебель прямостоячий, густо перисто ветвящийся, реснитчатых выростов по краю листа в его основании нет 14. *Actinothuidium*
- Стебель простертый, расставленно перисто ветвящийся, край листа в основании с реснитчатыми выростами 9. *Elodium*
- 27(23). Парафиллии образованы короткими клетками, с отношением длины к ширине 1–3:1; листья с длинной узкой верхушкой; жилка оканчивается в верхушке, выполняя более 1/2 ее ширины 6. *Haplocladium* р.р.
- Парафиллии образованы длинными клетками, с отношением длины к ширине 3–8:1; листья с умеренно узкой верхушкой; жилка до 0.7–0.95 длины листа, занимает не более 1/3 ширины верхушки 28
28. Клетки листа с папиллами над просветом в центре или близ верхнего угла 13. *Helodium*
- Клетки листа с выступающими углами 9. *Elodium*
- 29(14). Стебель “уплощенно четырехрядно” ветвящийся; клетки листа на дорсальной стороне с высокими игольчатыми папиллами 12. *Bryonoguchia*
- Стебель ветвящийся в одной плоскости; листья на дорсальной стороне с несколькими папиллами над просветом или с одной умеренно высокой папиллой 30
30. Стебель правильно дважды-трижды перисто ветвящийся, веточки второго-третьего порядков многочисленные 19. *Thuidium* р.р.

- Стебель расставленно ветвящийся, веточки второго порядка немногочисленные 31
31. Стеблевые листья из широко яйцевидного основания внезапно суженные в длинную узкую верхушку ... 16. *Rauielliella* p.p. (*R. thuidioides*)
- Стеблевые листья яйцевидные, постепенно коротко заостренные 19. *Thuidium* p.p.
- ◆
1. Leaf costae double or forked 2
- Leaf costae single 4
2. Leaves round-ovate at base, abruptly constricted into long acumina, ca. 1/2 the leaf length, uniseriate above 2. *Iwatsukiella*
- Leaves ovate or rounded-ovate at base ± gradually tapered into short, triangular acumina, less than 1/2 the leaf length or, if uniseriate above the acumina no longer than 1/4 the leaf length 3
3. Leaf cells with minute, cuticular papillae on both surfaces *Leptopterigynandrum* (Vol. 5)
- Leaf cells smooth or prorate at upper ends *Pseudoleskeella* p.p. (Pseudoleskeellaceae, p. 239)
- 4(1). Paraphyllia absent 5
- Paraphyllia present 11
5. Plants minute; leaves to 0.10–0.35 mm long; leaf cells smooth; plants saxicolous on limestone; very rare species in Russian Far East.. 3. *Ignatovia*
- Plants small to large; leaves (0.2–)0.4–3.0 mm long; leaf cells smooth or papillose; plants corticolous or saxicolous; in various regions 6
6. Plants with primary and secondary stems; secondary stems arcuate; upper leaf margins dentate with multicellular teeth 20. *Herpetineuron*
- Plants with only primary stems; stems prostrate, ascending or erect; upper leaf margins entire or serrulate 7
7. Upper leaf cells prorate at upper ends; known in Russia only from the Commander Islands (Russian Far East) *Lescuraea baileyi* (Vol. 5)
- Leaf cells smooth or with single papillae centered over lumina; widely distributed in Russia 8
8. Plants large; leaves 2.0–2.6 mm long, falcate, ± plicate *Lescuraea secunda* (Vol. 5)
- Plants small or medium-sized; leaves (0.3–)0.6–1.5 mm long, straight or falcate-secund, smooth or with submarginal plicae 9
9. Plants dioicous, sporophytes rare or unknown in Russia; leaves 0.3–1.0 mm long.....
- Pseudoleskeella* p.p. (Pseudoleskeellaceae, p. 239)
- Plants autoicous, sporophytes frequent; leaves 0.6–1.5 mm long 10
10. Leaves ± falcate-secund; leaf margins serrulate; capsules arcuate; on wet rocks in the southern Russian Far East 7. *Pseudoleskeopsis*
- Leaves straight; leaf margins entire or weakly serrulate near apices; capsules erect, rarely slightly asymmetric; corticolous or saxicolous in dry habitats; the Caucasus, southern Siberia, and the Russian Far East 1. *Lindbergia*
- 11(4). Paraphyllia simple 12
- Paraphyllia branched 14
12. Paraphyllia lanceolate with 1–4 rows of short or elongate, smooth cells; upper paraphyllia cell smooth *Lescuraea* p.p. (Vol. 5)
- Paraphyllia filiform with 1–2 rows of short cells; upper paraphyllia cell with 2–4 papillae 13
13. Stems bi- to tripinnate; laminal cell with one high papilla 18. *Bryochenea*
- Stems uni- to bipinnate; laminal cells pluripapillose or mammillose 17. *Pelekium*
14. Stems pinnate, rarely with a few secondary branchlets 15
- Stems regularly bi- or tripinnate 29
15. Median leaf cells short, length/width ratio 1–3:1 16
- Median leaf cells elongate, length/width ratio 4–10:1 23
16. Leaf cells pluripapillose 17
- Leaf cells unipapillose, papillae centered over lumina or at upper cell ends 18
17. Stem leaves ovate; apices acute 19. *Thuidium* p.p. (*T. thermophilum*)
- Stem leaves broadly ovate at base; apices ± abruptly constricted into narrow, often curved acumina 16. *Rauielliella*
18. Leaf cells prorate at upper ends 6. *Haplocladium* p.p.
- Leaf cells with single papillae centered over lumina 19
19. Lower stem leaf margins ciliate 11. *Echinophyllum*
- Stem leaf margins entire or serrate 20
20. Stem leaves gradually tapered to acute or triangular-lanceolate acumina; widespread 21
- Stem leaves abruptly tapered to narrowly lanceolate and often attenuate acumina; mainly in southern Siberia and southern Russian Far East 22

21. Plants medium-sized; paraphyllia smooth; plants autoicous; capsules frequent, erect, straight or weakly curved; on tree trunks, rarely on rocks in various habitats 5. *Leskea*
 — Plants large, rarely medium-sized; paraphyllia papillose; plants dioicous, capsules very rare, inclined, curved; mainly on soil/rocks in dry habitats 15. *Abietinella*
22. Stems densely branched in more than one plane, branches turned away from substrate; axillary brood branchlets occasionally present 4. *Boulaya*
 — Stems loosely or densely branched in one plane, branches prostrate; axillary brood branchlets absent 6. *Haplocladium* p.p.
- 23(15). Leaf cells smooth 24
 — Leaf cells prorate at upper ends or lower leaf cells with single papillae centered over lumina .. 26
24. Stem leaves acute, with subobtuse apices 10. *Sasaokaea*
 — Stem leaves acuminate 25
25. Stem central strand absent; stems irregularly branched or loosely pinnate .. 8. *Hylocomiopsis*
 — Stem central strand present; stems regularly pinnate 26
26. Stems erect, densely pinnate; leaf margins serrate 14. *Actinothuidium*
 — Stems prostrate, loosely pinnate; leaf margins subentire, with cilia at leaf base 9. *Elodium*
- 27(23). Paraphyllia cells short, with length to width ratio 1–3:1; leaves with long, narrow acumina; costae filling more than 1/2 of the acumina width 6. *Haplocladium* p.p. (*H. angustifolium*)
 — Paraphyllia cells elongate, with length to width ratio 3–8:1; leaves with moderately narrow acumina; costae 0.7–0.95 the leaf length, less than 1/3 of acumina width 28
28. Leaf cells with one high papilla near the upper cell corned or sometimes displaced towards the cell centre 13. *Helodium*
 — Leaf cells prorate at upper ends or smooth 9. *Elodium*
- 29(14). Stems branching “pseudotetrastichous”; leaf cells with high, spinose papillae on dorsal surfaces 12. *Bryonoguchia*
 — Stems branched in one plane; leaf cells pluripapillose or with single, conic, moderately high papillae on dorsal surfaces 30

30. Stems regularly bi- or tripinnate, secondary branchlets numerous 19. *Thuidium* p.p.
 — Stems irregularly bipinnate, secondary branchlets few 31
31. Stem leaves broadly ovate at base, abruptly constricted into long, narrow acumina 16. *Rauiella* p.p. (*R. thuidioides*)
 — Stem leaves ovate, acute 19. *Thuidium* p.p.

Род 1. **Lindbergia** Kindb. — **Линдбергия**

Е.А. Игнатова

Растения мелкие, в тонких дерновинках или нередко растущие отдельными побегами, желто-зеленые, не блестящие. *Стебель* простертый, неправильно или б. м. правильно, расставленно перисто ветвящийся, всесторонне густо облиственный, со слабым центральным пучком, без парафиллий. *Стеблевые листья* в сухом состоянии прилегающие или черепитчато прижатые, во влажном далеко отстоящие, яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, коротко треугольно или длинно вытянуто заостренные, к основанию закругленные, без выраженного низбегаания, вогнутые; край плоский, цельный или слегка пильчатый в верхней части; *жилка* до 0.6–1.0 длины листа; *клетки* округлые, овальные, ромбические или коротко прямоугольные, с отношением длины к ширине б. ч. 1–2:1, толстостенные, гладкие или с папиллами над просветом, низкими и массивными, иногда ветвящимися; в самой верхушке листа клетки иногда длиннее, до 3:1, гладкие; в углах основания листа клетки обычно поперечно расширенные, образующие обширную, нерезко ограниченную группу. *Веточные листья* несколько мельче, но в целом мало отличающиеся от стеблевых. *Однодомные. Перихециальные листья* с короткой жилкой. *Ножка* гладкая или высоко мамиллозная, прямая. *Коробочка* прямая, прямостоячая, эллипсоидально-цилиндрическая. *Крышечка* низко коническая, с коротким клювиком. *Колечко* отпадающее или не отпадающее. *Перистом* б. м. редуцированный; *зубцы экзостомы* гладкие или папиллозные на дорсальной стороне; *эндостом* с низкой, гладкой или папиллозной базальной мембраной, иногда почти полностью редуцированной, сегменты отсутствуют или узкие и очень ломкие, ресничек нет. *Колпачок* клубковидный, голый.

Результаты молекулярно-филогенетического анализа показали, что виды рода *Lindbergia*, традиционно относимого к Leskeaceae, ближе к *Rhytidium* и *Pseudoleskeella*. Вместе с тем, объединение этих

Таблица 2. Политомический ключ для определения мхов семейства Leskeaceae и сходных с ними представителей других семейств
Table 2. Polytomous key to identification the genera of Leskeaceae and superficially similar mosses in Russia

3: всегда/always;
2: часто/frequently;
1: редко/rarely;
0: никогда/never;
C: часто/common;
S: изредка/sporadic;
R: редко/rare.

	<i>Lindbergia</i>	<i>Iwatsukiella</i>	<i>Ignatovia</i>	<i>Boulaya</i>	<i>Leskea</i>	<i>Haplodadium</i>	<i>Pseudoleskeopsis</i>	<i>Holocmiopsis</i>	<i>Elodium</i>	<i>Sasaokaea</i>	<i>Echinophyllum</i>	<i>Bryonoguchia</i>	<i>Helodium</i>	<i>Actinothuidium</i>	<i>Abietinella</i>	<i>Rauella</i>	<i>Pelekium</i>	<i>Bryochenea</i>	<i>Thuidium</i>	<i>Herpetineuron</i>	<i>Pseudoleskeella</i>	<i>Leptopterigynandrum</i>	<i>Lescuraea</i>	<i>Anomodon</i>	<i>Anomodontella</i>	<i>Anomodontopsis</i>	<i>Pseudanomodon</i>	<i>Haplodymenium</i>	<i>Claopodium</i>	<i>Palustriella</i>	<i>Forstroemia</i>	<i>Miyabea</i>	<i>Leptodon</i>
01Ст восходящ прямост	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	
02Ст простерт по субстр	3	3	0	3	3	3	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	3	2	3	1	3	3	3	3	3	3	0	3	3	3	
03Ст с центральн пучком	2	0	1	0	2	3	3	0	3	2	3	0	1	2	3	3	1	1	3	2	3	2	1	1	0	0	1	3	2	0	0	0	
04Ст 2–3-перистый	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	1	2	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	
05Парафиллии развиты	0	0	0	3	2	3	0	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	
06Парафиллии простые	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	
07Парафиллии ветвящ	0	0	0	3	0	3	0	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
08Л короче 0.4 мм	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	
09Л с волосковидн верх	1	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
10 Жилка двойн или вильч	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
11Кл линейные	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	
12Кл гладкие	2	3	3	0	0	0	3	3	1	2	0	0	0	3	0	0	0	0	2	2	*	2	0	0	0	0	0	0	1	3	3	3	
13Кл с выступающ угл	0	0	0	0	0	2	0	0	2	1	0	0	2	0	0	1	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	
14Кл с 1 центр папилл	2	0	0	3	3	2	0	0	0	0	3	3	1	0	3	0	0	3	2	0	0	0	2	0	3	0	0	0	1	0	0	0	
15Кл с 2–8 папиллами	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	2	0	0	*	0	3	0	3	3	3	3	0	0	0	0	
16Выводк веточки есть	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
17Однодомные	3	0	?	0	3	3	3	0	3	?	0	0	3	0	0	3	3	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	
18Коробочка прямая	3	3	?	3	2	0	0	3	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	3	3	3	3	3	3	3	0	0	3	3	3	
19Раст болот, берегов	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
20Раст эпифит/эпиксил	2	2	0	2	2	1	0	2	1	0	0	1	1	0	1	2	2	0	2	2	2	1	1	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2
21Раст эпилитные	1	2	3	2	1	1	3	1	0	0	1	2	0	0	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	0	2	0	1
22Раст напочвенные	1	0	0	0	1	2	0	1	2	1	2	1	2	3	2	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	1	0
23ДВ и юг Сибири	S	C	R	C	S	C	R	S	R	S	R	C	S	S	R	C	C	S	S	C	C	S	S	S	C	S	S	S	C	S	C	R	–
24Кроме ДВ и юга Сибири	R	R	–	–	C	R	–	–	R	–	R	–	C	–	C	–	R	–	C	–	C	R	C	C	C	R	C	R	R	S	–	–	R

01: Стебель восходящий до прямостоячего; 02: Стебель простертый, б.м. плотно прижатый к субстрату [простертым может быть только первичный стебель] [некоторые виды, образующие рыхлые дерновинки, не относятся ни к 01, ни к 02]; 03: Стебель с центральным пучком ['1' и '2' для одновидовых родов означает слабую степень развития пучка, а для многовидовых родов отсутствие центрального пучка у части видов]; 04: Стебель дважды-трижды перисто ветвящийся; 05: Стебель с парафиллиями; 06: Парафиллии простые, не разветвленные; 07: Парафиллии ветвящиеся; 08: Стеблевые листья короче 0.4 мм; 09: Верхушка листа волосковидная; 10: Жилка двойная или вильчатая; 11: Клетки линейные, по крайней мере отчасти с отношением длины к ширине >8:1; 12: Клетки листа гладкие или с низкой, пологой малозаметной папиллой; * Клетки с мелкими кутикулярными папиллами; 13: Клетки листа с папиллозно выступающими верхними углами или папиллой над углом клетки; 14: Клетки листа с 1 центральной папиллой; 15: Клетки с 2-8 папиллами; * Клетки с мелкими кутикулярными папиллами; 16: В пазухах листьев близ верхушек побегов развиты выводковые веточки; 17: Однодомные; 18: Коробочка прямая; 19: Растения болот и берегов ручьев; 20: Эпифиты, отчасти эпиксилы; 21: Эпилиты; 22: Напочвенные мхи; 23: Встречаемость на территории Дальнего Востока и юга Сибири; 24: Встречаемость в районах кроме Дальнего Востока и юга Сибири.

01: Stems ascendent to erect; 02: Stems creeping upon substrate [in some groups, the creeping is only 'primary stems'] [note that mosses in loose tufts are neither '01', nor '02']; 03: Central strand present ['1' and '2' in monospecific genera refer to indistinct and weakly developed central strand, whereas for multispecific genera this means the central strand occurrence in only some species]; 04: Stems bi- and tri-pinnate; 05: Paraphyllia present; 06: Paraphyllia unbranched; 07: Paraphyllia branched; 08: Leaves < 0.4 mm long; 09: Leaf apices piliferous; 10: Costa double or forked; 11: Leaf cells linear; 12: Leaf cells smooth or almost so; * Leaf cells with fine cuticular roughness; 13: Leaf cells with papillae in upper angle; 14: Leaf cells with one central papilla; 15: Leaf cells with 2–8 papillae; * Leaf cells with fine cuticular roughness; 16: Brood branches developed in leaf axils near shoot ends; 17: Monoicous; 18: Capsules stright; 19: Hygrophytes in mires and along streams; 20: Epiphytes (also in fresh logs); 21: Epilithes; 22: Epigeios; 23: Occurrence in Far East and southern Siberia; 24: Occurrence in regions other than Far East and southern Siberia.

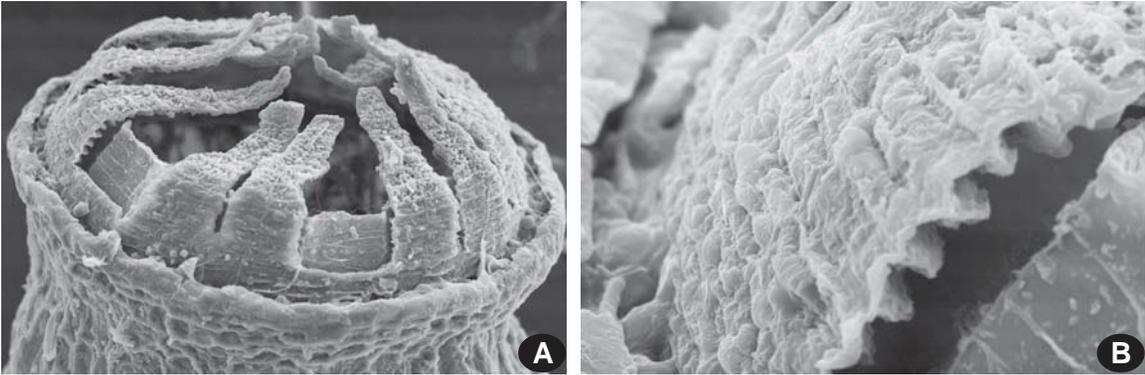


Рис. 134. *Lindbergia grandiretis*: А – перистом, $\times 185$; В – зубец экзостомы с дорсальной стороны, $\times 1100$.

трех родов в одно семейство вряд ли целесообразно из-за их значительных морфологических отличий. Выделение рода *Lindbergia* в семейство, включающее один род, создает дополнительные сложности, так что здесь мы оставляем его в Leskeaceae.

Тип рода – *Lindbergia brachyptera* (Mitt.) Kindb. Род включает около 20 видов, распространенных в умеренных и субтропических районах всех континентов. В России 4 вида. Название в честь Секстуса Отто Линдберга [шведское произношение: Линдбери] (Sextus Otto Lindberg, 1835–1889), бриолога, работавшего в Хельсинки, обработавшего коллекции мхов из сборов Х.В. Арнеля, П. Глена, Ф. Шмидта и К.И. Максимовича, по материалам которых подготовлены две крупные сводки по мхам азиатской России (Lindberg, 1872; Lindberg & Arnell, 1890) с описанием многих новых видов.

1. Клетки листа явственно папиллозные; папиллы б. ч. вильчато ветвящиеся 1. *L. grandiretis*
- Клетки листа гладкие или с едва заметными папиллами 2
2. Листья широко яйцевидные, коротко туповато заостренные; клетки в середине и верхней части листа ромбические или коротко прямоугольные; жилка оканчивается в верхушке листа или чуть ниже; коробочка 2 мм дл., цилиндрическая, суженная под устьем; эндостом с узкими сегментами; Кавказ 4. *L. dagestanica*
- Листья из яйцевидно-ланцетного основания коротко или длинно узко заостренные; клетки в середине и верхней части листа округлые или эллиптические; жилка до 0.6–0.8 длины листа; коробочка около 1 мм дл., овальная, не суженная под устьем; эндостом образован только базальной мембраной, иногда очень сильно редуцированной; Дальний Восток . 3

3. Ножка гладкая; эндостом с базальной мембраной около 50 μm высотой; клетки верхушки листа удлинённые, 2–3:1; споры 20–25 μm ..
..... 2. *L. sinensis*
- Ножка мамиллозная; эндостом с базальной мембраной менее 20 μm высотой; клетки верхушки листа короткие, 1–2:1; споры 25–30 μm
..... 3. *L. geniculata*

- ◆
1. Leaf cells distinctly papillose; papillae mostly forked 1. *L. grandiretis*

Lindbergia grandiretis has leaf cells with clearly forked papillae. This separates it from the otherwise closely related North American *L. brachyptera* which has leaf cells with solid, massive papillae. *Lindbergia brachyptera* papillae often have indistinct outlines because their ‘foothills’ are shallow; at best only a few leaf cells have indistinctly forked papillae. *Lindbergia grandiretis* has long been misunderstood and Russian collections of it generally reported as *L. brachyptera*. However, molecular phylogenetic analysis (Ignatova *et al.*, 2010) has confirmed the differences between Eurasian and North American plants. *Lindbergia brevifolia* C. Gao, recently described from China, and *L. grandiretis* are likely the same since *L. brevifolia* mainly differs from *L. brachyptera* in having forked papillae rather than solid papillae (Cao *et al.*, 2002). In the field *Lindbergia grandiretis* can be recognized by its small, hyaline leaf tips. These hyaline cells are larger, thinner-walled, and epapillose in contrast to the dull, thicker-walled, papillose lower leaf cells. In Russia *Lindbergia grandiretis* occurs in rather xeric regions of the Caucasus and disjunctively in Transbaikalia as well as southern Yakutia. It grows on rocks/soil on steppe slopes near rock outcrops and tree trunks. In Dagestan (Eastern Caucasus) it is most common on old pear trees scattered in mountain pastures.

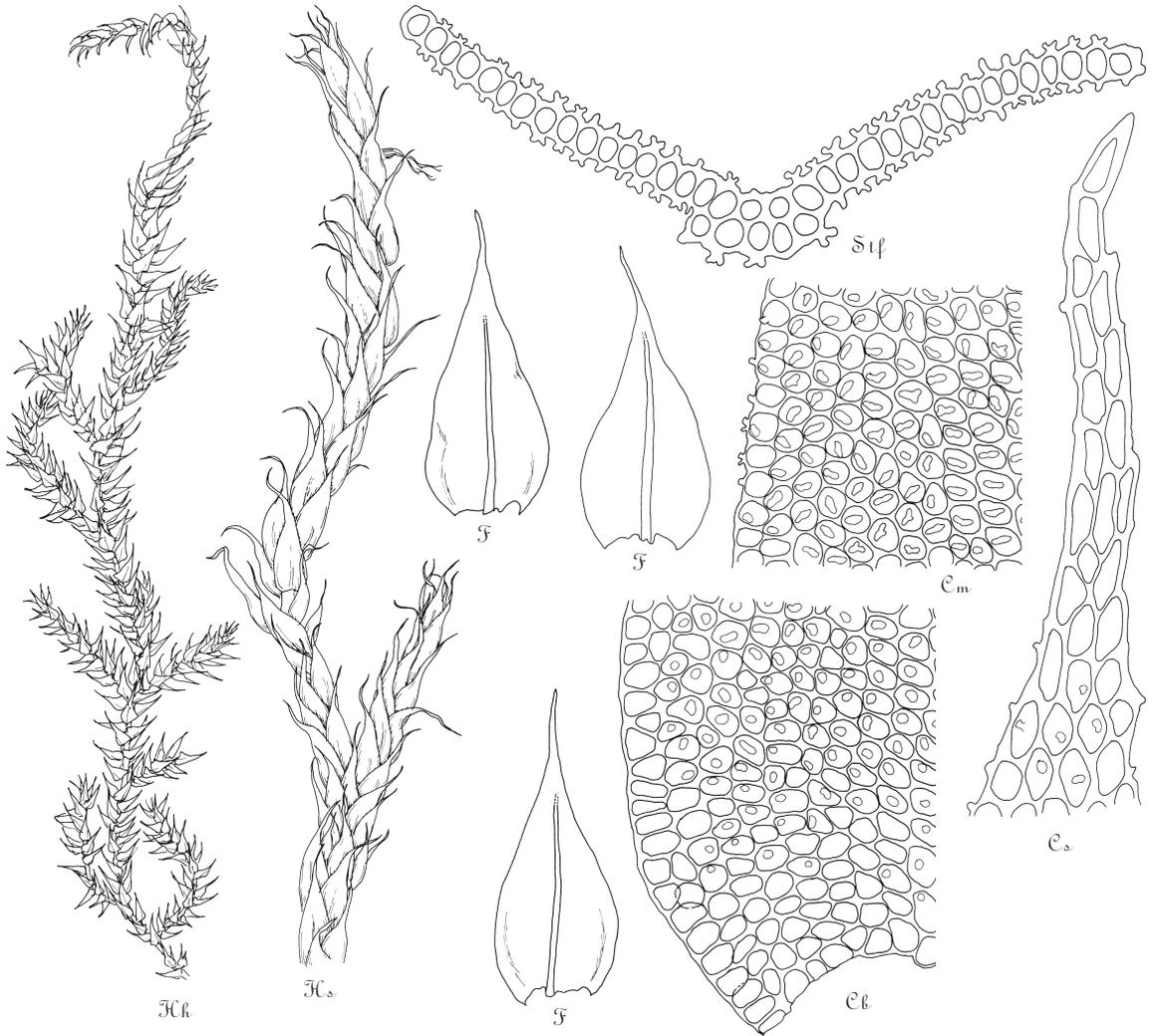


Рис. 135. *Lindbergia grandiretis*: Hh $\times 6.5$; Hs $\times 22.5$; F $\times 32$; Stf $\times 320$; Cs, m, b $\times 320$.

- Leaf cells smooth or with a very small, hardly visible papillae 2
 - 2. Leaves broadly ovate, short-acuminate; upper/median leaf cells rhombic to short-rectangular; costae subpercurrent to nearly percurrent; capsules ± 2 mm long, cylindrical, constricted below mouths; endostomes with narrow segments; Caucasus, very rare 4. *L. dagestanica*
- A recently described species known in Russia from only few collections in the Caucasus: one in Dagestan and the other in North Ossetia. It appears closely related to the American *Lindbergia mexicana* (Besch.) Cardot and East/South African *L. patentifolia* Dixon on the basis of overall plant habit, leaf shape, leaf areolation, and cylindrical capsules that are strongly contracted below the mouth. This relationship is supported by molecular phylogenetic analysis.

However, as discussed by Ignatova *et al.* (2010), *L. dagestanica* differs from African and American plants in having exostome teeth that are completely smooth abaxially, very low dorsal trabeculae, and smooth endostomial basal membranes. This species grows on old *Fraxinus*, *Juglans*, *Populus*, and *Quercus* tree trunks. The type collection was made in an old *Juglans* orchard on a rather dry, shrubby mountain slope.

- Leaves broadly ovate-lanceolate, short- to long-acuminate; upper/median leaf cells rounded or ovate; costae extending 0.6–0.8 the leaf length; capsules ± 1 mm long, ellipsoidal, not constricted below mouths; endostomes with only basal membranes; Russian Far East, sporadic 3
- 3. Setae smooth; endostome consisting of basal membrane 50 μm high; apical leaf cells elongate, 2–3:1; spores 20–25 μm 2. *L. sinensis*

The leaf cells in *L. sinensis* have variously developed papillae. In some populations they are apparent, but more commonly only low papillae can be seen in some leaves, while on other well developed leaves the cells appear smooth. In Russia the species occurs only in the southern Far East where it usually grows on the trunks of oak and other hardwood deciduous trees in moderately open habitats, including city streets, e.g., in Vladivostok. Some collections previously reported from Russia as *L. japonica* (Lazarenko, 1941) or *L. duthiei* (Bardunov & Cherdantseva, 1982) are *L. sinensis* (cf. Ignatova *et al.*, 2010).

- Setae finely mammillose; endostome consisting of basal membrane less than 20 µm high; apical leaf cells ovate, 1–2:1; spores 25–30 µm

..... 3. *L. geniculata*

Lindbergia geniculata was placed in the monospecific genus *Mamillariella* Laz. by Lazarenko (1934) on the basis of its mammillose setae with mammillae that vary from high and acute to moderately high. Gametophytically *L. geniculata* is very similar to *L. sinensis*, but confusion between them is unlikely because both commonly occur with capsules that differ in two features. In *L. geniculata* endostomes are strongly reduced, consisting of very low basal membrane; while those of *L. sinensis* have higher basal membranes with prominent papillae (cf. Fig. 136D vs. 138G), and spores are larger than in *L. sinensis*. *Lindbergia geniculata* is endemic to southern Primorsky Territory (Russian Far East) where it grows on the trunks of *Quercus*, *Carpinus*, *Alnus*, *Tilia* and occasionally on rocks. The species is rare except in a limited area near the North Korean border where in open and rather xeric *Quercus dentata* stands it sometimes occurs almost on every tree trunk.

1. *Lindbergia grandiretis* (Lindb. ex Broth.) Ignatov & Ignatova, Arctoa 15: 49. 2006. — *Leskea grandiretis* Lindb. ex Broth., Acta Soc. Sci. Fenn. 19(12): 97. 1892. — **Линдберия крупноклеточная**. Рис. 135, 134.

Стебель до 4 см дл., веточки 2–5 мм дл. *Стеблевые листья* 0.6–1.3×0.3–0.5 мм, яйцевидно-ланцетные, длинно заостренные, с верхушками часто выглядящими в сухом состоянии как гиалиновые окончания; край цельный; *жилка* до 2/3–3/4 длины листа; клетки верхушки листа удлинённые, с однорядным окончанием в 1–4 клетки, в средней части листа округлые, 10–15 µm в диаметре, с одной вильчато ветвящейся или простой папиллой над просветом с обеих сторон листа. *Ножка* гладкая,

5–7 мм, красно-бурая. *Коробочка* около 1.0 мм дл., овальная, симметричная. *Крышечка* коническая, тупая. *Колечко* из крупных клеток, опадающее или не опадающее. *Зубцы* экзостомы 200 µm дл., на верхушке туповатые, внизу на дорсальной стороне буровато окрашенные, с низкими дорсальными трабекулами, гладкие, вверху беловатые, папиллозные; базальная мембрана эндостомы около 1/3 высоты экзостомы, гладкая, сегменты рудиментарные. *Спores* 10–12 µm.

Описан с российской части Кавказа (из Северной Осетии). Спорадически встречается от Краснодарского края до Дагестана, приводился для Грузии и Армении. Найден также в Забайкальском крае и на юге Якутии. На Кавказе чаще растет на стволах деревьев (груши, ясени, ореха, ивы и др.), реже на сухих камнях, тогда как в азиатской России он поселяется исключительно на камнях (сухих каменных россыпях, скальных выходах на каменистых склонах) на высотах до 1200 м над ур. м. Ранее данный вид отождествляли с североамериканской *L. brachyptera*, которая, как было показано Игнатовой и др. (Ignatova *et al.*, 2010), в России не встречается. Недавно описанный из Китая вид, *L. brevifolia* C. Gao, возможно, не отличается от *L. grandiretis*.

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

Мелкие растения *Lindbergia grandiretis* с гиалиново блестящими верхушками листьев несколько напоминают виды *Fabronia*, которые отличаются более мягкой текстурой растений, ярко-зеленой окраской и коробочками с широким устьем. В Сибири блестящие кончики листьев имеют виды *Leptopterigynandrum*, у которых, однако, листья без жилки и несколько односторонне обращенные. Похожие верхушки листьев имеет и *Cladopodium pellucinerve*, который можно узнать по блестящей жилке, чего нет у *Lindbergia grandiretis*; кроме того, *C. pellucinerve* обычно образует б. м. обширные дерновики или вкрапления в дерновинки других мхов, тогда как *Lindbergia grandiretis* чаще растет одиночными побегами на не занятых другими видами участках стволов или на поверхности камней.

2. *Lindbergia sinensis* (Müll. Hal.) Broth., Nat. Pflanzenfam. 1(3): 993. 1907. — *Schwetschkea sinensis* Müll. Hal., Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. ser. 3: 111. 1896. — **Линдберия китайская**. Рис. 137, 136.

Стебель 1–3 см дл., веточки 2–5 мм дл. *Стеблевые листья* 0.9–1.3×0.4–0.7 мм, яйцевидно-лан-

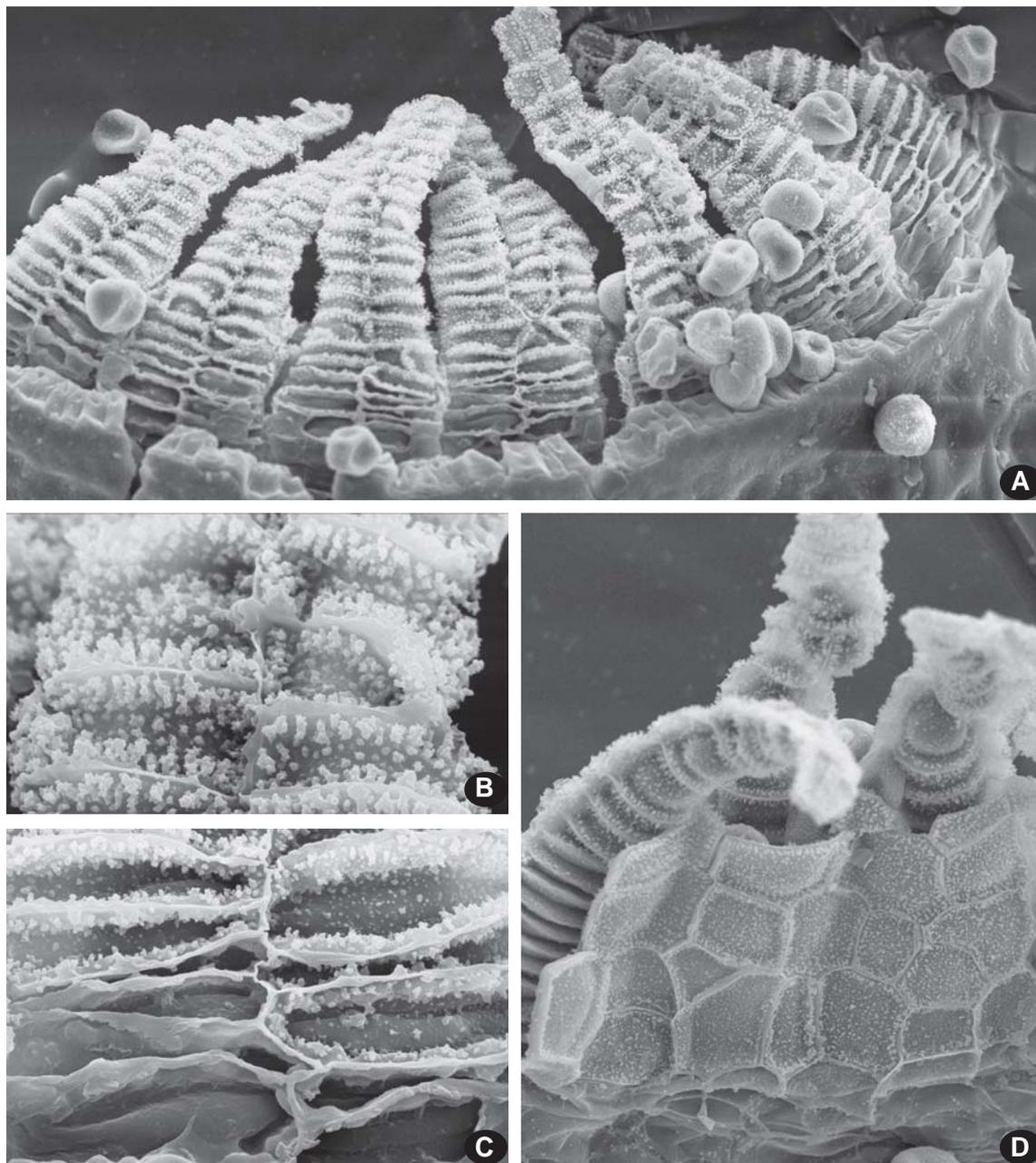


Рис. 136. *Lindbergia sinensis*: А – фрагмент перистома, вид с дорсальной стороны, $\times 360$; В – середина зубца экзостома с дорсальной стороны, $\times 1600$; С – дорсальная поверхность зубца экзостома в его основании, $\times 1500$; D – перистом, вид с вентральной стороны, показывающий сильно папиллозную вентральную поверхность зубцов экзостома и эндостома, представленный только папиллозной базальной мембраной, $\times 500$.

цетные, коротко или длинно заостренные; край цельный; *жилка* до 0.6–0.8 длины листа; *клетки* верхушки листа удлинённые, но не образуют однорядной структуры, в средней части листа округлые, $10\text{--}12 \times 10\text{--}14 \mu\text{m}$, гладкие или с едва намечающейся папиллой над просветом клетки на дорсальной или на обеих сторонах листа. *Ножка* гладкая, 5–7 мм, красно-бурая. *Коробочка* 1.0–1.1 мм дл.,

овальная, симметричная. *Крышечка* коническая, тупая, с коротким тупым клювиком. *Колечко* не отпадающее. *Зубцы экзостома* 220 μm дл., белые, на верхушке туповатые, с высокими дорсальными трабекулами, на дорсальной стороне по всей длине папиллозные; базальная мембрана *эндостома* около 50 μm высотой, папиллозная, сегменты отсутствуют. *Споры* 20–25 μm .

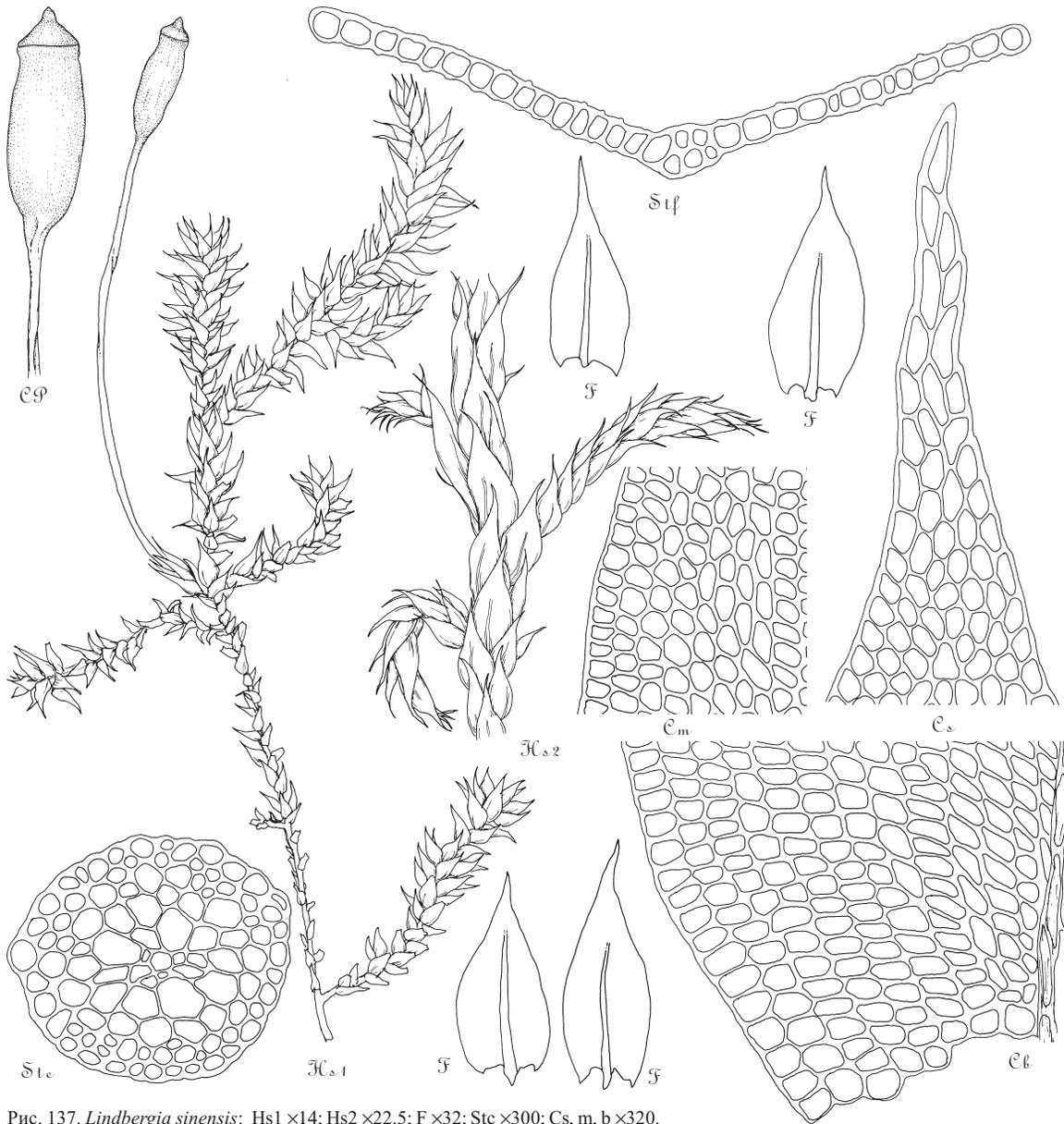


Рис. 137. *Lindbergia sinensis*: Hs1 $\times 14$; Hs2 $\times 22.5$; F $\times 32$; Stc $\times 300$; Cs, m, b $\times 320$.

Описан из Китая (Шаньси). Вид широко распространен в Китае и, возможно, также и в Гималаях в Индии и Непале, если считать, что распространенная там *L. duthiei* (Broth.) Broth. от *L. sinensis* не отличается (предварительный вывод, сделанный Игнатовой и др. (Ignatova *et al.*, 2010)). В России *L. sinensis* встречается в Приморском и Хабаровском краях, где растет на стволах деревьев (дубов и других широколиственных пород), особенно в хорошо освещенных местах, в том числе и на улицах Владивостока и Хабаровска. К *Lindbergia sinensis* относятся все образцы, которые А.С. Лазаренко (1941) приводил как *L. japonica* Card., а Л.В. Бардунов и В.Я. Черданцева (1982) – как *L. duthiei*.

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

В полевых условиях *Lindbergia sinensis* трудно отличить от *L. geniculata*, если растения не имеют спорофитов; впрочем, растения этих видов обычно встречаются с коробочками, и по отсутствию или наличию мамиллозности ножки их в большинстве случаев легко

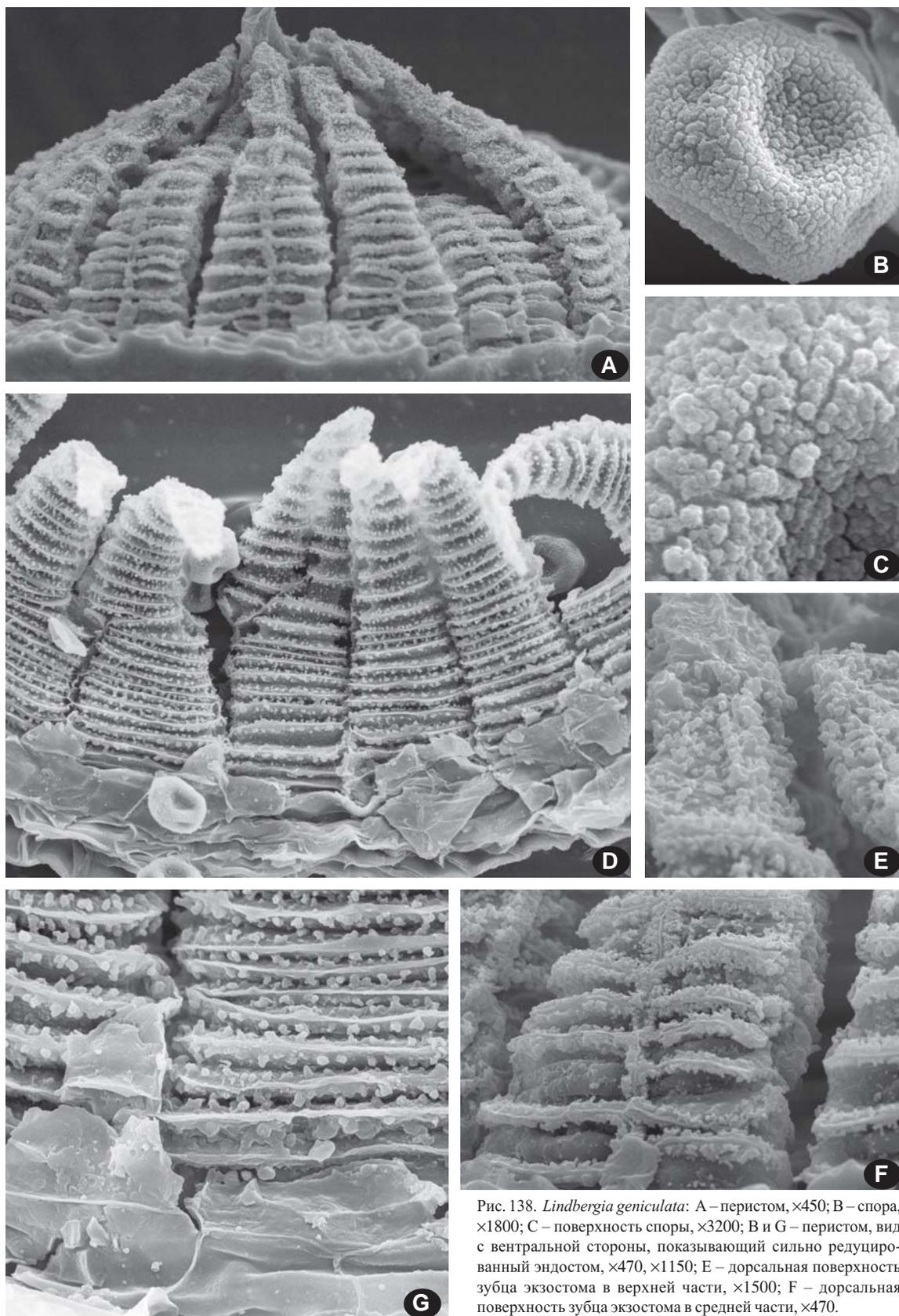


Рис. 138. *Lindbergia geniculata*: А – перистом, $\times 450$; В – спора, $\times 1800$; С – поверхность споры, $\times 3200$; D и G – перистом, вид с вентральной стороны, показывающий сильно редуцированный эндостом, $\times 470$, $\times 1150$; E – дорсальная поверхность зубца экзостома в верхней части, $\times 1500$; F – дорсальная поверхность зубца экзостома в средней части, $\times 470$.

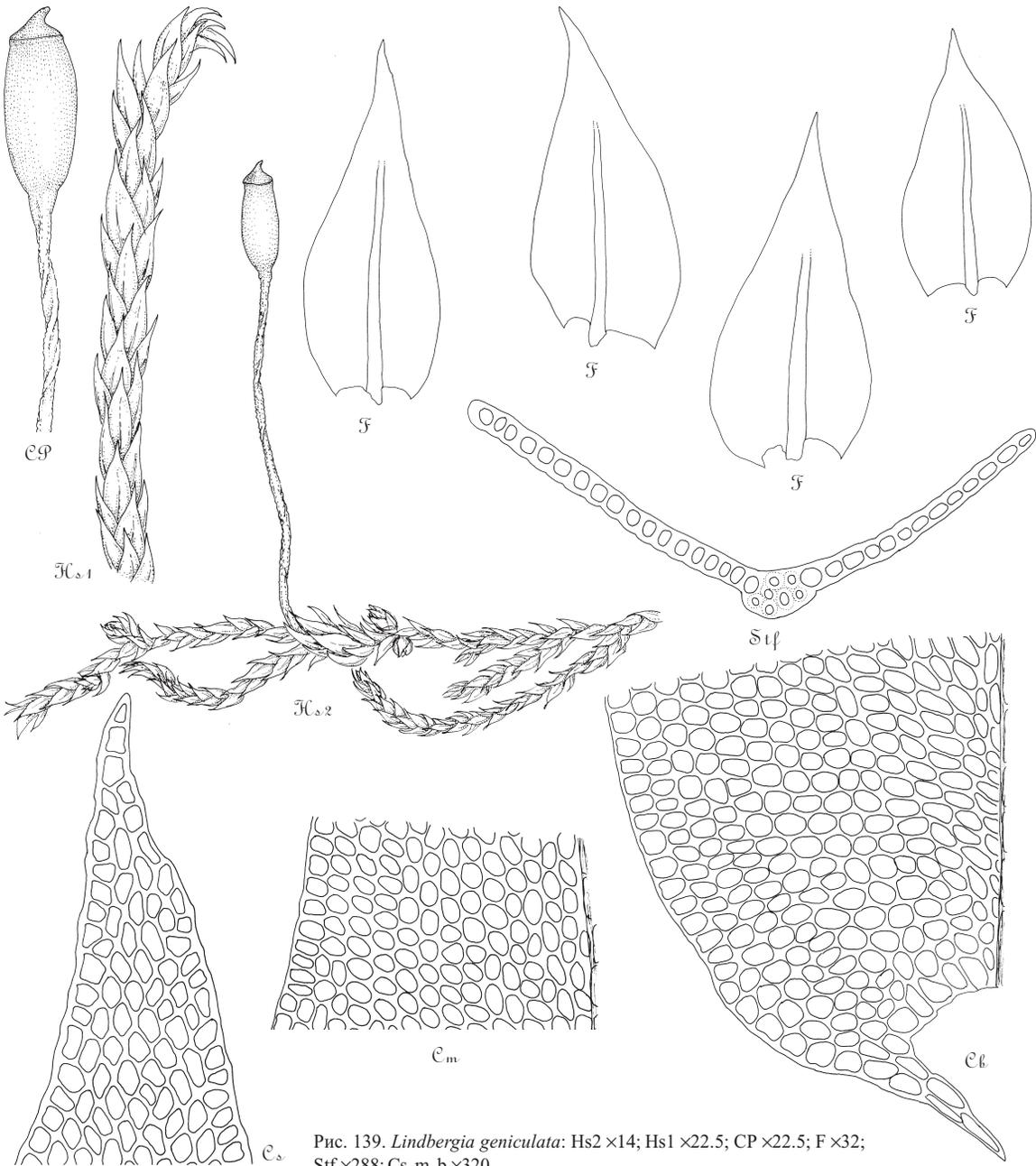


Рис. 139. *Lindbergia geniculata*: Hs2 $\times 14$; Hs1 $\times 22.5$; CP $\times 22.5$; F $\times 32$; Stf $\times 288$; Cs, m, b $\times 320$.

определить. Кроме того, у *L. sinensis* б. м. развит эндостом, а у *L. geniculata* он сильно редуцирован, представлен очень низкой базальной мембраной, и споры у *L. sinensis* мельче, 20–25 μm (25–30 μm у *L. geniculata*). Стерильные образцы можно отличить по удлиненным клеткам верхушки листа у *L. sinensis* и коротким, сходным с клетками средней части листа у *L. geniculata*.

3. *Lindbergia geniculata* (Laz.) Ignatova & Ignatov, Arctoa 19: 105. 2010. — *Mamillariella geniculata* Laz., Visn. Kyivsk. Bot. Sadu 17: 104. 1934. — **Линдбергия коленчатая**. Рис. 138, 139.

Стебель 1–2 см дл., веточки 2–4 мм дл. Стеблевые листья 0.6–0.9 \times 0.3–0.4 мм, яйцевидно-ланцетные, коротко или длинно заостренные; край цельный; жилка до 0.6–0.8 длины листа; клетки верхушки листа короткие, не образуют однорядной структуры, в средней части листа округлые и поперечно эллиптические, 8–10 \times 10–15 μm , гладкие. Ножка слабо или сильно мамиллозная, 4–6 мм, красно-бурая. Коробочка 1.0–1.3 мм дл., овальная, симметричная. Крышечка низко коническая, с коротким тупым клювиком. Колечко не отпада-

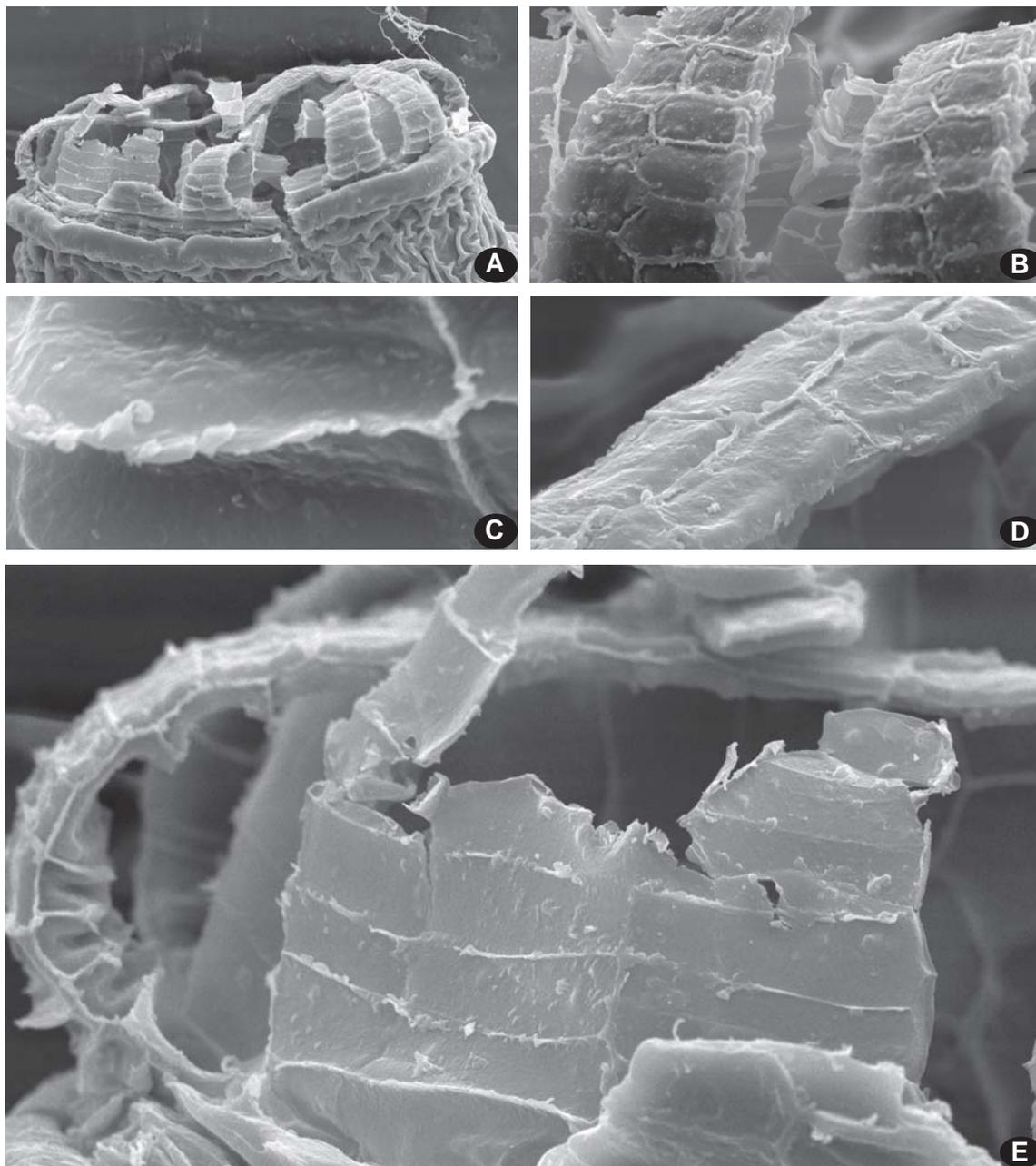


Рис. 140. *Lindbergia dagestanica*: А – перистом $\times 290$; В – дорсальная поверхность зубцов экзостомы в их середине, $\times 875$; С – дорсальная поверхность зубца экзостомы в основании, видны низкие дорсальные трабекулы, $\times 4000$; D – дорсальная поверхность зубца экзостомы в верхней части, $\times 2000$; E – фрагмент перистомы, виден зубец экзостомы сбоку с сильно утолщенными вентральными трабекулами и эндостом с почти гладкой базальной мембраной и умеренно редуцированными сегментами, $\times 1400$.

ющее. Зубцы экзостомы 200 μm дл., на верхушке туповатые, белые, с б. м. высокими, сильно папиллозными дорсальными трабекулами, на дорсальной стороне внизу гладкие, вверху папиллозные; базальная мембрана эндостомы сильно редуцирована, ниже 20 μm . Споры 25–30 μm .

Описан из России, из Приморского края (Лазаренко, 1934) и известен только из южной части Приморья,

причем в Посыетском районе в редколесьях из дуба зубчатого встречается весьма часто (Черданцева, устное сообщ.). Очень вероятно, что вид будет найден на севере Корейского полуострова и, возможно, также в сопредельных районах Китая, хотя в гербарии Пекина среди внешне сходных видов ни одного сбора с территории северо-западного Китая нам найти не удалось. Вид растет на стволах деревьев (граба, липы, дуба, ольхи), а также на камнях.

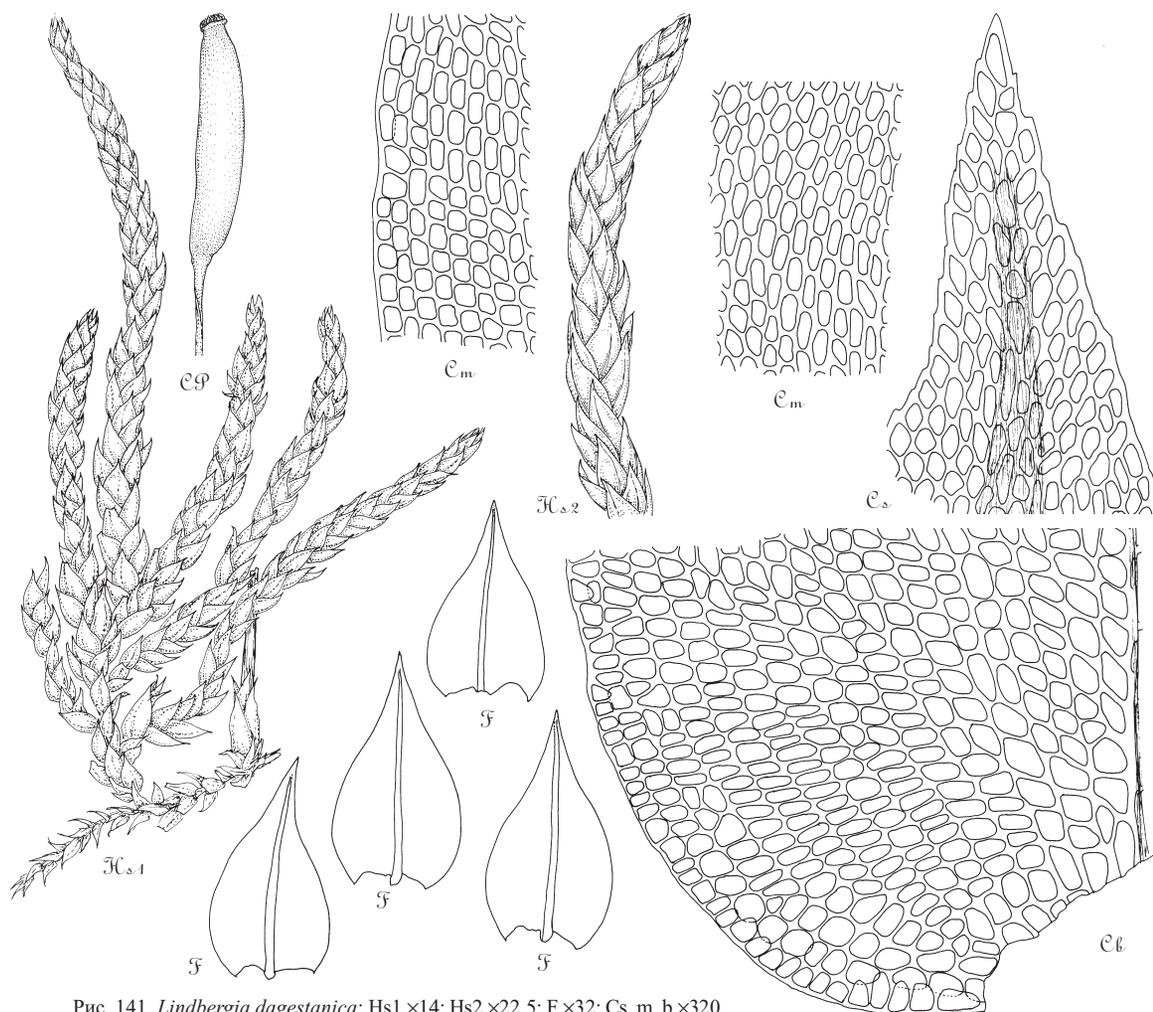


Рис. 141. *Lindbergia dagestanica*: Hs1 $\times 14$; Hs2 $\times 22.5$; F $\times 32$; Cs, m, b $\times 320$.

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

Lindbergia geniculata была выделена в особый род *Mamillariella* Laz., однако Игнатова и др. (Ignatova *et al.*, 2010) показали очень высокую степень сходства *L. geniculata* с *L. sinensis*, как по молекулярно-генетическим, так и по морфологическим признакам. Сохранение рода *Mamillariella* потребует включение в него *L. sinensis* и нескольких других азиатских видов, а также отнесение двух прочих видов рода *Lindbergia*, встречающихся в России, к разным родам. Систематика рода требует его ревизии в мировом масштабе. Отличия *L. geniculata* от *L. sinensis* даны в комментариях к этому виду.

4. *Lindbergia dagestanica* Ignatova & Ignatov, *Arctoa* 19: 108. 2010. — **Линдбергия дагестанская**. Рис.141, 140.

Стебель 1–3 см дл., веточки 3–6 мм дл. Стеблевые листья 0.7–0.9 \times 0.5–0.6 мм, широко яйцевидные, коротко заостренные; край цельный или слабо пильчатый; жилка оканчивается в верхушке листа или на несколько клеток ниже ее; клетки в средней части листа округло-ромбические и коротко прямоугольные, 10–15 \times 6–9 μ m, гладкие. Ножка гладкая, 7–8 мм, красно-буря. Коробочка 1.8–2.1 мм дл., продолговато-цилиндрическая, немного несимметричная, суженная ниже устья. Крышечка коническая, с коротким клювиком. Колечко опадающее. Зубцы экзостомы 230 μ m дл., узкие, с очень низкими дорсальными трабекулами, на дорсальной стороне гладкие; базальная мембрана эндостомы около 1/4 высоты экзостомы, около 60 μ m высотой, гладкая, сегменты узкие, не

килеватые, до половины длины зубцов экзостомы. Споры 15–20 µm.

Описан из Республики Дагестан на российском Кавказе. В настоящее время известен в Дагестане и Северной Осетии. Ближайшие родственные к *Lindberia dagestanica* виды встречаются в высокогорьях Восточной Африки (Эфиопия, Кения, Уганда) и Южной Африки (*L. patentifolia* Dixon) и в Америке от Мексики до Боливии (*L. mexicana* (Besch.) Cardot). В Гунибском районе Дагестана растет на стволах ореха, абрикоса, шелковицы, груши, ивы, в старом саду среди сухого степного склона горы, где этот сад существует только благодаря арыкам.

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

Lindberia dagestanica отличается от прочих видов рода, встречающихся в России, длинной, слегка асимметричной, суженной под устьем коробочкой; не папиллозными зубцами экзостомы; умеренно редуцированным эндостомом с узкими сегментами; жилкой почти до верхушки листа; прямоугольными и ромбическими клетками листа, а не с округлым или эллиптическим просветом. Гладкие клетки и умеренно редуцированный эндостом отличают его от внешне сходной *Leskea polycarpa*, у которой клетки с папиллой на дорсальной стороне, а эндостом образует высокий конус; от видов рода *Pseudoleskeella* *L. dagestanica* отличается однодомностью.

Род 2. **Iwatsukiella** W.R. Buck & H.A. Crum —
Иватзуккиелла

В.Э. Федосов

Растения довольно мелкие, в густых или рыхлых, плоских дерновинках, светло- или серовато-зеленые. *Стебель* простертый, расставленно перисто ветвящийся, рыхло или б. м. густо всесторонне облиственный, без центрального пучка. *Стеблевые листья* сухие черепитчато прилегающие, влажные слегка отстоящие, из округло-яйцевидного основания резко суженные в узко ланцетную, сверху волосковидную, извилистую, беловатую верхушку, составляющую около половины длины листа, при рассмотрении на небольшом увеличении гиалиново блестящую; к основанию закругленные, не низбегающие или едва низбегающие, вогнутые; край в верхушке мелко пильчатый, плоский; *жилка* короткая, почти от основания вильчато двураздельная; *клетки* округло-ромбические, толстостенные, гладкие, часто в расходя-

щихся к краю косых рядах, в углах основания квадратные, многочисленные, постепенно переходящие в клетки пластинки. *Двудомный, спорофиты* редко. *Перихециальные листья* крупные, продолговато-ланцетные, охватывают основание ножки. *Ножка* длинная, гладкая. *Коробочка* прямостоячая, прямая, продолговато-цилиндрическая. *Колечко* слабо дифференцировано, не опадающее. *Крышечка* коническая. *Перистом* во влажном состоянии прямостоячий, в сухом закрывает устье низким конусом. *Зубцы экзостомы* папиллозные, часто выглядят неправильно перфорированными сверху за счет того, что наружный перистомный слой, слагающий дорсальную поверхность экзостомы, не достигает срединной линии, а материал первичного перистомного слоя, образующий вентральную поверхность зубцов, тонкий и прозрачный, хотя и не имеет настоящих отверстий (Рис. 142); наружный перистомный слой на дорсальной поверхности зубцов иногда отпадает, и изначально папиллозные дорсальные пластиночки становятся гладкими; *эндостом* отсутствует или представлен очень низкой базальной мембраной.

Тип рода – *Iwatsukiella leucotricha* (Mitt.) W.R. Buck & H.A. Crum. Род включает один вид. Систематическое положение рода остается неясным; в разное время *Iwatsukiella* помещали в семейства Habrodontaceae (Brotherus, 1909), Pterigynandraceae (Goffinet *et al.*, 2009), Pseudoleskeellaceae (Budyakova *et al.*, 2003), Leskeaceae (Wu *et al.*, 2002, Ignatov *et al.*, 2006), но молекулярно-филогенетические данные не подтверждают родство этого рода с перечисленными и какими-либо другими известными семействами; подобно ряду других монотипных филогенетических линий, *Iwatsukiella* занимает изолированное положение во всех опубликованных реконструкциях (Ignatov *et al.*, 2019). Род назван в честь выдающегося японского бриолога Ценноске Иватзуки (Zennoske Iwatsuki, 1929–2015), завершившего издание пятитомной “Illustrated moss flora of Japan” (Noguchi, 1987–1994) после смерти Ногути (1907–1988), который только начал издание этой наиболее полной публикации по флоре мхов Японии, а также редактора журнала лаборатории Хаттори (Journal of the Hattori Botanical Laboratory) после смерти ее основателя, Sinske Hattori (1915–1992).

♦ *Iwatsukiella leucotricha* is widespread in cool temperate and boreal montane forests of South Siberia and the Russian Far East with scattered localities in the Subpolar Urals, Yakutia, Chukotka, Kamchatka, Commander Islands, and Magadan Province. This species is very common in stone birch (*Betula lanata*) dominated forests in the sub-

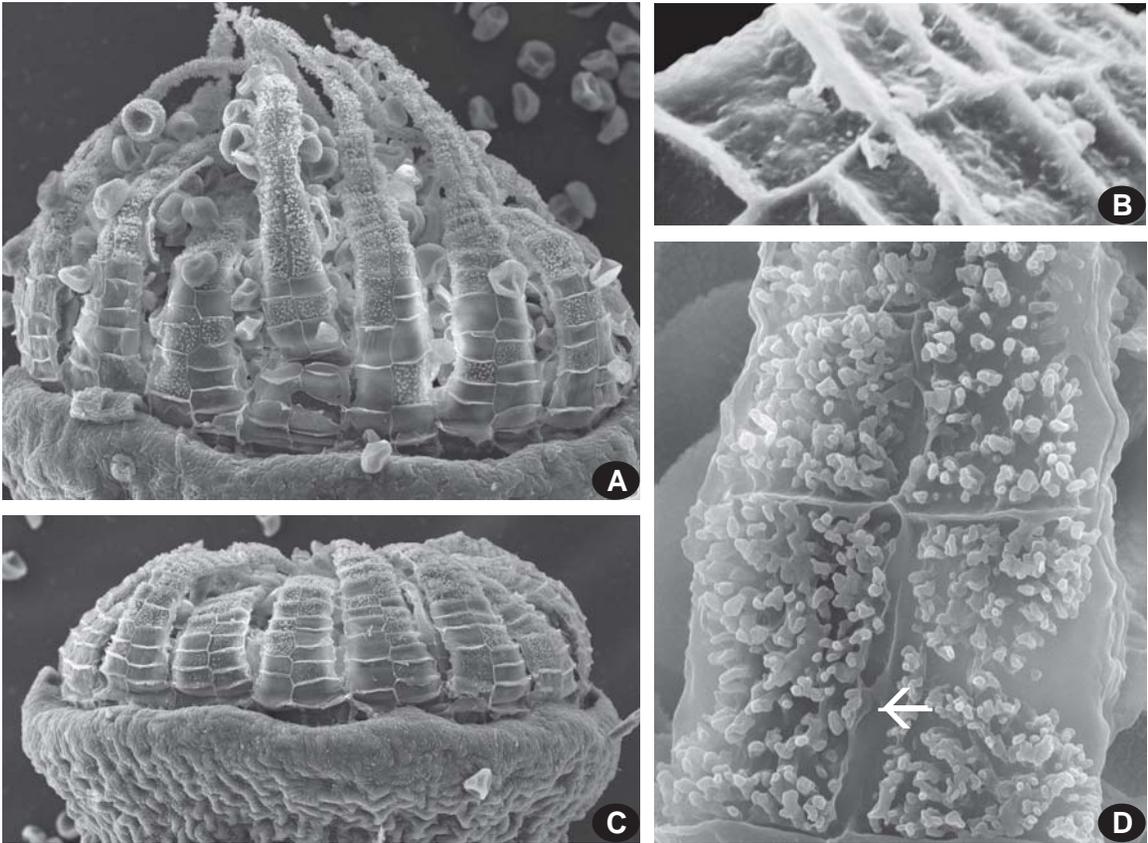


Рис. 142. Перистом *Iwatsukiella leucotricha*: А, С – общий вид, показывающий, что слой на дорсальной стороне зубцов экзостомы, несущий папиллы, иногда полностью отваливается (“шелушится”), так что дорсальная поверхность зубцов оказывается отчасти гладкой, $\times 310$, $\times 260$; В – верхняя часть зубцов экзостомы давно открытой коробочки, показывающая голую дорсальную поверхность, $\times 2100$; D – средняя часть зубца экзостомы (недавно открытой коробочки), с папиллами наружного перистомного слоя на дорсальной стороне зубцов; часть зубца вдоль срединной линии не покрыта папиллами [стрелка], из-за чего при изучении в световом микроскопе зубцы выглядят перфорированными (материал зубца у срединной линии выглядит прозрачным), $\times 2200$.

alpine and upper forest zone. In the Russian Far East it is usually corticolous, often grows on spruce twigs and occasionally occurs on rotten wood. In Siberia and the Urals it typically grows on rocks. The combination of small plants; ovate leaves abruptly contracted to long, flexuose, hyaline or whitish acumina; weak, double costae; and incrassate leaf cells distinguish *I. leucotricha* from most other pleurocarpous mosses except some *Pseudoleskeella* and *Leptopterigynandrum* species which differ in having leaves gradually narrowed to shorter acumina. *Fabronia* species with similar acuminate leaves differ in having laxer leaf cells, denticulate leaf margins and cupulate capsules. Recent molecular phylogenetic evidence places *I. leucotricha* in an isolated position in pleurocarp phylogeny, not particularly close to any taxa included in the study. It likely will be placed in its own family.

1. *Iwatsukiella leucotricha* (Mitt.) W.R. Buck & H.A. Crum, J. Hattori Bot. Lab. 44: 352. 1978. — *Heterocladium leucotrichum* Mitt., Trans. Linn. Soc. London, Bot. 3(3): 176–177. 1891. — *Habrodon leucotrichus* (Mitt.) Pers., Svensk Bot. Tidskr. 40:

319. 1946. — **Иватзукиелла беловолосковая.** Рис. 143, 142.

Стебель 2–4 см дл., *веточки* до 6 мм дл. *Стеблевые листья* 0.7–1.0 \times 0.3–0.4 мм, *клетки* 15–23 \times 8–10 μm . *Ножка* 6 мм. *Коробочка* 1.5 мм дл. *Споры* 15–30 μm .

Описан из Японии, с вулкана Нангаи на Хонсю. Вид широко распространен во внетропической Азии, в горах проникая на юг до о. Тайвань (также известен по всей Японии, на п-ове Корея, в Китае, Монголии) и вдоль западного побережья Северной Америки от Аляски до Орегона; в Европу заходит только на Урале. В России известен на Урале от центральной части Башкортостана до севера Пермского края и Ханты-Мансийского АО (Приполярный Урал), в горах юга Сибири на запад до Алтая, обычен в южной половине Дальнего Востока; единичные находки есть в Якутии, на Камчатке, Командорских островах, Чукотке. Растет преимущественно на уровне верхней границы леса, на камнях (особенно в Сибири и на Урале) и стволах деревьев (что характерно для Дальнего Востока и также для Северной Америки),



Рис. 143. *Iwatsukiella leucotricha*: Hs2 $\times 6$; Hs1 $\times 15$; CP2 $\times 7.5$; CP1 $\times 15$; F $\times 25$; Cs, m, b $\times 317$.

иногда доминирует на стволах каменной березы или густо покрывает тонкие ветви елей (в последнем случае очень част с коробочками); реже встречается в пределах лесного и альпийского поясов. На Алтае чаще всего растет на камнях крупноглыбовых курумов в подгольцовом поясе, хотя единичные находки есть на стволах и валежнике. На Урале поселяется большей частью на камнях, однако единственный образец с коробочками из этого региона был собран на стволе рябины.

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

Узкая верхушка листа имеет вид бесцветного извилистого волоска, что в сочетании с мелкими размерами растений и длинными, ползучими, редко и расставленно ветвящимися побегами позволяет узнавать данный вид в поле. В частности, волосковидный кончик листа отличает *Iwatsukiella* от видов рода *Pseudoleskeella*. Похожий обесцвеченный кончик листа имеется у видов *Fabronia*, которые, однако, образуют ярко-зеленые, более мелкие и густые дерновинки, и, кроме того, часто встречаются с коробочками, чашевидная форма которых позволяет их легко узнавать. Другой род, с которым можно спутать *Iwatsukiella* в поле – *Leptopterigynandrum*, у видов которого оттянутая, хотя и не столь сильно, верхушка также выглядит как обесцвеченный волосок; при этом, однако, для видов данного рода совершенно не характерно перистое ветвление. Форма листьев у этих родов (как ее видно в препаратах под микроскопом) также отличается не столь резким сужением от основания к верхушке и более короткой верхушкой.

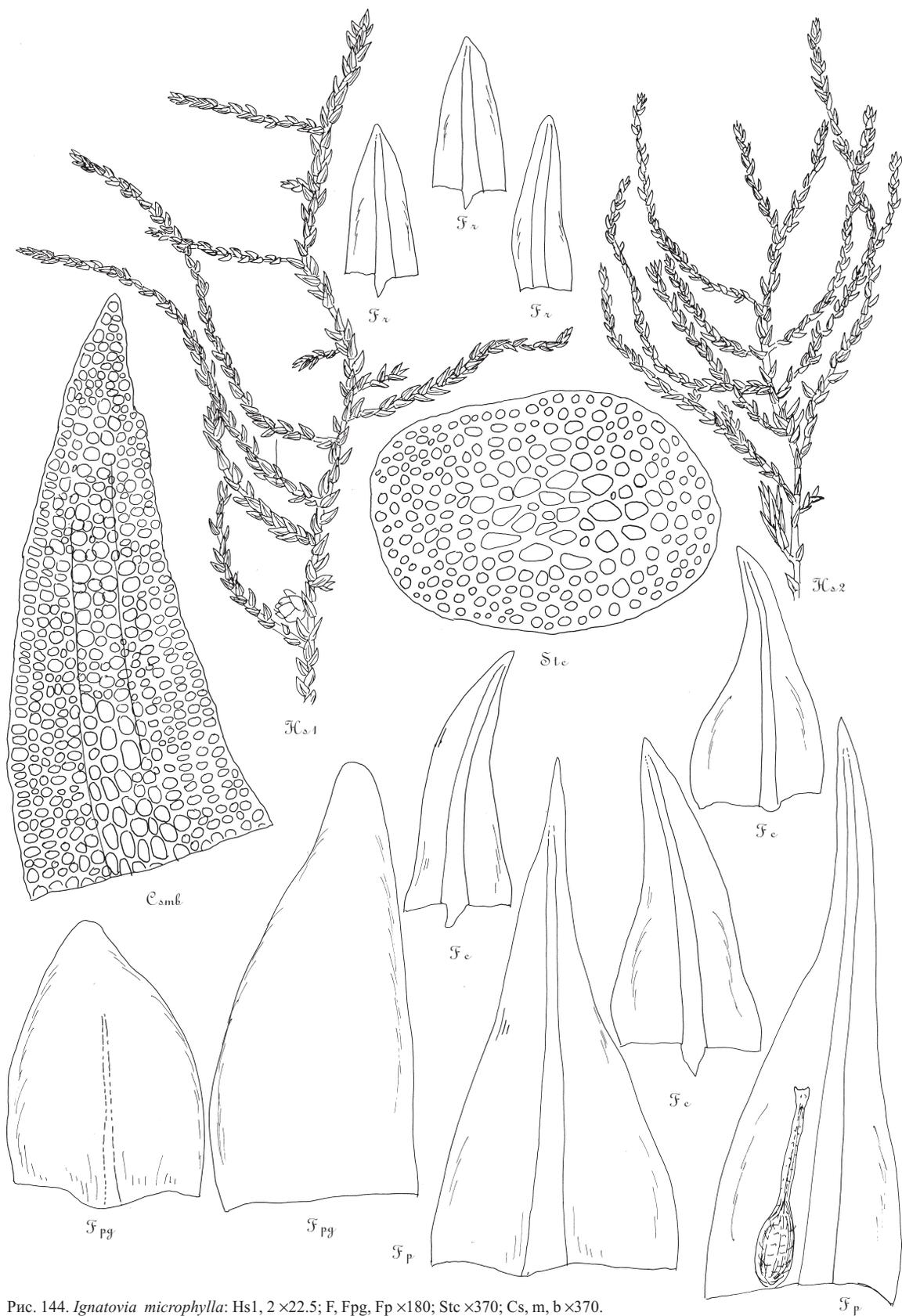


Рис. 144. *Ignatovia microphylla*: Hs1, 2×22.5; F, Fpg, Fp×180; Stc×370; Cs, m, b×370.

Род 3. *Ignatovia* U.B. Deshmukh — **Игнатовия**

В.Э. Федосов

Растения очень мелкие, образующие тонкие сплетения на поверхности камней, темно оливково-зеленые, слабо блестящие. *Стебель* ползучий, неправильно или б. м. правильно перисто ветвящийся; облиственность редкая, так что стебель виден между расставленно сидящими листьями; центральный пучок едва намечен; парафиллии отсутствуют. *Стеблевые листья* прилегающие к стеблю в сухом состоянии, немного отгибющиеся до прямо отстоящих при увлажнении, яйцевидно-ланцетные или треугольные, постепенно равномерно заостренные, едва суженные или не суженные к основанию, часто выглядящему как бы обрубленным, слабо вогнутые; край плоский, цельный или местами слабо городчатый; *жилка* мощная, широкая, занимает 1/3–1/6 основания листа, оканчивается на несколько клеток ниже верхушки листа; *клетки* изодиаметрические и поперечно расширенные, очень мелкие и толстостенные, округло выступающие на дорсальной поверхности, так что при виде облиственного побега сбоку дорсальные стороны листьев выглядят шероховатыми. *Веточные листья* более короткие и относительно более широкие. Возможно, *двудомный*. Известны мужские и женские гаметы, однако их взаиморасположение на одном растении установить не удалось (что, однако, может быть обусловлено и очень ломкими стеблями этого вида). *Внутренние перихециальные листья* крупнее стеблевых, треугольные, с сильной жилкой. *Спорофиты* неизвестны.

Тип рода – *Ignatovia microphylla* (Ignatov & Ignatova) U.B. Deshmukh. Род формально включает один вид. Название в честь российского бриолога Михаила Станиславовича Игнатова (Род. 1956), одного из соавторов рода *Lazarenkoa* (Ignatov *et al.*, 2019), название которого оказалось уже преокупированным более ранним названием рода аскомицетов (Deshmukh, 2021).

♦ Plants very small. Leaves 0.10–0.35 mm long, ovate-lanceolate to narrow-triangular with broad costae extending to ca. 0.9 the leaf length. Leaf cells thick-walled, round to oblate, somewhat bulging abaxially giving the dorsal surface a roughened aspect in lateral view. With its combination of tiny plants, strong costae and strongly thick walled laminal cells, *Ignatovia* remarkably differs from all other pleurocarpous mosses of Russian flora. Available sequences of *Ignatovia* resemble those from Chinese

specimen of *Leskea scabrinervis* Broth & Paris., available in GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>), showing that southward other tentative representatives of the genus occur. However, leaf size in *L. scabrinervis* is reported as 0.4–1.0 mm long (Tong *et al.*, 2002) while in *I. microphylla* the longest leaf was only 0.35 mm long and there were many leaves between 0.10 and 0.15 mm long. According to Tong *et al.* (2002) *L. scabrinervis* grows on trees, but *I. microphylla* was collected on rocks in a seasonally dry stream bed.

1. ***Ignatovia microphylla*** (Ignatov & Ignatova) U.B. Deshmukh, Phytotaxa 497(2): 173. 2021. — *Lazarenkoa microphylla* Ignatov & Ignatova nom. illeg., Arctoa 28(2): 227. 2019. — **Игнатовия мелколистная**. Рис. 144.

Стебель до 7 мм дл., *веточки* до 2 мм дл. *Стеблевые листья* 0.25–0.35×0.1–0.15 мм, *веточные листья* 0.10–0.20×0.05–0.10 мм (наиболее мелкие веточные листья 100×50 μm, образованы в длину 18 клетками, в ширину 9 клетками); *жилка* 20–50 μm шир. в основании, составляет 1/3–1/6 ширины основания листа; *клетки* 5–8×5–8 μm. *Внутренние перихециальные листья* 0.5×0.25 мм.

Описан с юга Приморского края (хребта Лозовый, бывш. Чандолаз). Известен по единственному сбору на этом невысоком, до 700 м, хребте, сложенном известняками, где растут многие редкие виды мхов, причем для некоторых из них это единственное местонахождение в России. Сбор *Ignatovia microphylla* был сделан в основании склона хребта, на высоте 240 м над уровнем моря, на камне в русле ручейка.

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 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 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

Вид характеризуется исключительно мелкими размерами растений. Листья в сухом состоянии прижатые к стеблю и выглядящие чешуевидными, расставленно расположенные, так что поверхность стебля между листьями хорошо видна. Сравнение последовательностей ДНК в Генбанке находит к качеству наиболее вероятной родственной группы *Leskea scabrinervis*, описанную из Южного Китая. Это также очень редкий вид, который, однако, крупнее (листья 0.4–1.0 мм) и растет на деревьях (Сао *et al.*, 2002). Для более определенного сравнения, однако, требуется большая выборка.

Род 4. *Boulaya* Cardot — Булея

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

Растения сравнительно крупные, ригидные, б. ч. растущие единичными ползучими побегами, желто-зеленые или буроватые. *Стебель* простертый, правильно одиожды перисто ветвящийся, всесторонне густо облиственный; центральный пучок отсутствует; веточки перпендикулярны стеблю и обычно обращены в сторону от субстрата, тупые, иногда выглядящие несколько булавовидными из-за скученных у верхушки листьев; парафиллии многочисленные, разветвленные, их клетки б. ч. с одной низкой центральной папиллой, но на верхушках конечных клеток разветвленных парафиллиев по несколько папилл. *Стеблевые листья* сухие прямо отстоящие, влажные далеко отстоящие, из широко яйцевидного основания резко суженные в узкую, оттянутую верхушку, вогнутые, продольно складчатые; край в верхушке цельный или очень слабо пильчатый, ниже слабо городчатый от выступающих папилл, местами отогнутый; *жилка* сильная, до 0.6–0.8 длины листа; *клетки* от округло-ромбических до коротко овальных, толстостенные, на дорсальной стороне с одной сравнительно небольшой папиллой над просветом, на вентральной стороне от гладких до папиллозных на выпуклых местах складок, клетки в верхушке листа гладкие, иногда довольно далеко вниз (на 10–20 клеток), но в отдельных листьях папиллы имеются в 5–7 клетках ниже верхушки; 1–2 самые верхние клетки продолговатые, до 3–4:1, гладкие. *Веточные листья* более мелкие, яйцевидно-ланцетные, конечная клетка б. ч. с 2–3 низкими папиллами. *Вегетативное размножение* иногда осуществляется короткими выводковыми веточками, обильно развитыми в пазухах листьев близ верхушек побегов. *Двудомный*, *спорофиты* редко. *Перихециальные листья* длинно заостренные, продольно складчатые, по краю пильчатые, без ресничек. *Коробочка* прямостоячая, прямая, широко овальная. *Крышечка* коническая, с коротким клювиком. *Колечко* из крупных клеток, не опадающее. *Зубцы экзостомы* узкие, папиллозные; сегменты *эндостомы* и реснички редуцированы. *Колпачок* голый.

Тип рода – *Boulaya mittenii* (Broth.) Cardot. Род включает 1 вид. Название в честь французского бриолога и палеоботаника, а также аббата, Жана Никола Буле (Jean Nicolas Boulay, 1837–1905).

♦ *Boulaya* is an East Asian genus with a single species – *B. mittenii* – that is a common epiphytic and occasional epilithic moss in the southern Russian Far East. The species has long, creeping stems and regularly arranged branches

that are julaceous foliate and obtuse to occasionally nearly clavate at the tips. The branches are slightly curved and turned outwards the substrate making the plants conspicuous and recognizable in the field. It occasionally produces brood branches with minute leaves that gives the plants an aspect somewhat similar to *Okamuraea brachydictyon*. However that species differs from *B. mittenii* in having smooth leaf cells and glossy plants. *Boulaya* is sometimes confused with *Abietinella*; however, *Abietinella* has papillose apical leaf cells, while in *Boulaya* most subapical leaf cells are smooth.

1. *Boulaya mittenii* (Broth.) Cardot, Rev. Bryol. 39: 2. 1912. — *Thuidium mittenii* Broth., Hedwigia 38: 246. 1899. — **Булея Миттена**. Рис. 145.

Стебель до 10 см дл. *Стеблевые листья* 1.2–1.5×0.75–1.0 мм; *клетки* 7–11×6–9 μm. Спорофиты редко, с территории России неизвестны. [*Ножка* 2 см. *Коробочка* 2.0–2.5 мм дл. *Споры* 35–40 μm.]

Описан из Японии, известен также из Кореи и Китая (б. ч. на северо-востоке). В России распространен на Дальнем Востоке: в Приморье, южной части Хабаровского края (до долины Амура), на Сахалине и южных Курилах. В большинстве районов это довольно частый вид, регулярно встречающийся на стволах деревьев и изредка также на почти вертикальных поверхностях скальных выходов.

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 Km 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**

Boulaya mittenii, как правило, можно легко узнать в природе. Это сравнительно крупное растение, обычно с б. м. плотно прижатым к субстрату стеблем и правильно перистым ветвлением, причем веточки короткие по сравнению с длинным стеблем, толстые, тупые, обычно полого дуговидно согнутые и отогнутые в сторону от субстрата. Иногда растения имеют менее длинные стебли; тогда их можно отличить по обильно развитым выводковым веточкам в пазухах листьев близ верхушек побегов (того же типа, что у *Leucodon sciuroides*, *Platygyrium*, *Pseudoleskeella nervosa* и т. д.). Отличия от *Abietinella* заключаются в более длинно и узко заостренных стеблевых листьях, верхние клетки которых длинные, а не короткие, как у последнего рода; кроме того, у *Boulaya* стебель обычно с ризоидами, клетки очень толстостенные и папиллы в них мелкие, едва выдающиеся, если смотреть на лист на сгибе, в отличие от высоких папилл *Abietinella*. Кроме того, у *Boulaya* во многих листьях клетки верхушки на значительном протяжении гладкие, тогда как у *Abietinella* только 4–5 самых верхних клеток листа не имеют папилл.

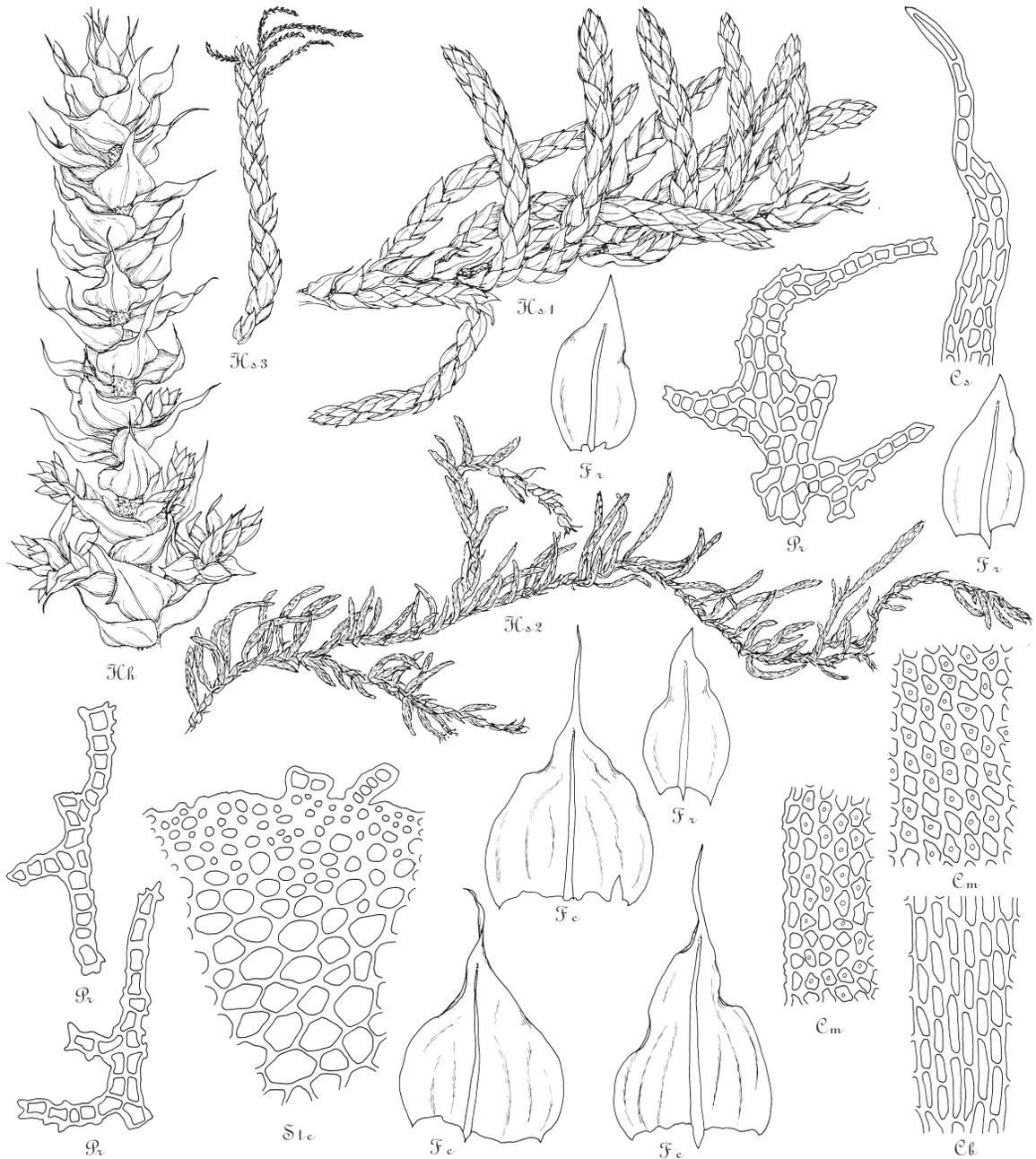


Рис. 145. *Boulaya mittenii*: Hs2 ×3.2; Hs1,3 ×14; Hh ×14; F ×32; Stc ×320; Pr ×320; Cs, m, b ×320.

Род 5. *Leskea* Hedw. — **Лескея**

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

Растения средних размеров, в густых или рыхлых, плоских дерновинках, желто-, буровато- или темно-зеленые. *Стебель* простертый, вверху слегка согнутый по направлению к субстрату, правильно расставленно перисто ветвящийся, густо всесторонне облиственный, на верхушке несколько булабовидный из-за более крупных листьев, скученных близ верхушки, веточки на верхушках со-

гнутые; центральный пучок развит; парафиллии ланцетные или узко ланцетные, простые или крупно пильчатые до почти лопастных, многочисленные, единичные, или, у угнетенных растений, почти отсутствующие. *Стеблевые листья* сухие прижатые, влажные отстоящие, близ верхушек побегов б. м. односторонне согнутые, яйцевидные, постепенно или умеренно резко суженные в ланцетную, относительно короткую, туповатую или, реже, острую, прямую или несколько вбок согнутую вер-

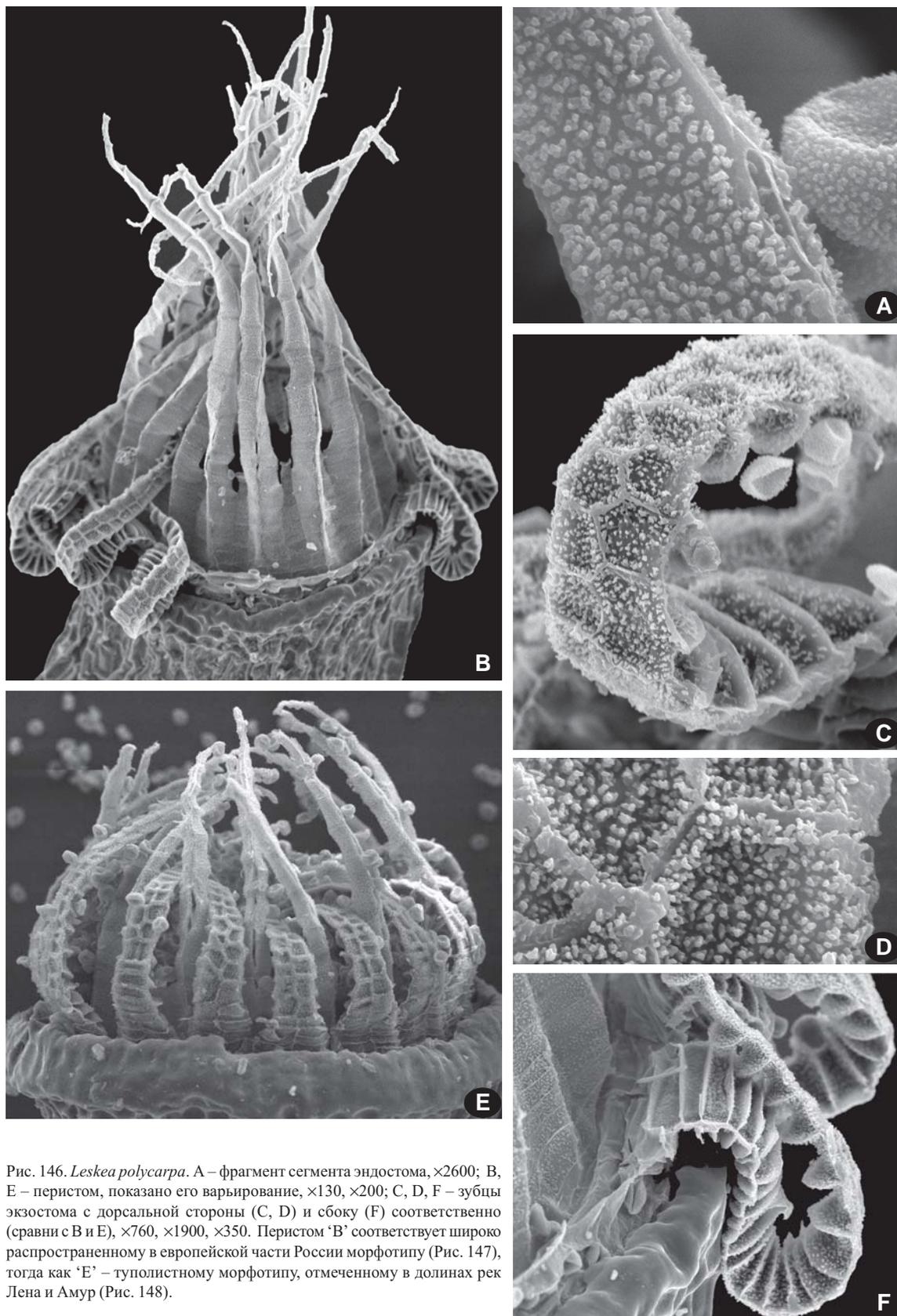


Рис. 146. *Leskea polycarpa*. А – фрагмент сегмента эндостомы, $\times 2600$; В, Е – перистом, показано его варьирование, $\times 130$, $\times 200$; С, D, F – зубцы экзостомы с дорсальной стороны (С, D) и сбоку (F) соответственно (сравни с В и Е), $\times 760$, $\times 1900$, $\times 350$. Перистом 'В' соответствует широко распространенному в европейской части России морфотипу (Рис. 147), тогда как 'Е' – туполистному морфотипу, отмеченному в долинах рек Лена и Амур (Рис. 148).



Рис. 147. *Leskea polycarpa*: Hs2 $\times 6$; Hs1 $\times 15$; CP $\times 15$; F $\times 62$; Stf $\times 317$; Pr $\times 317$; Cs,m,b $\times 317$.

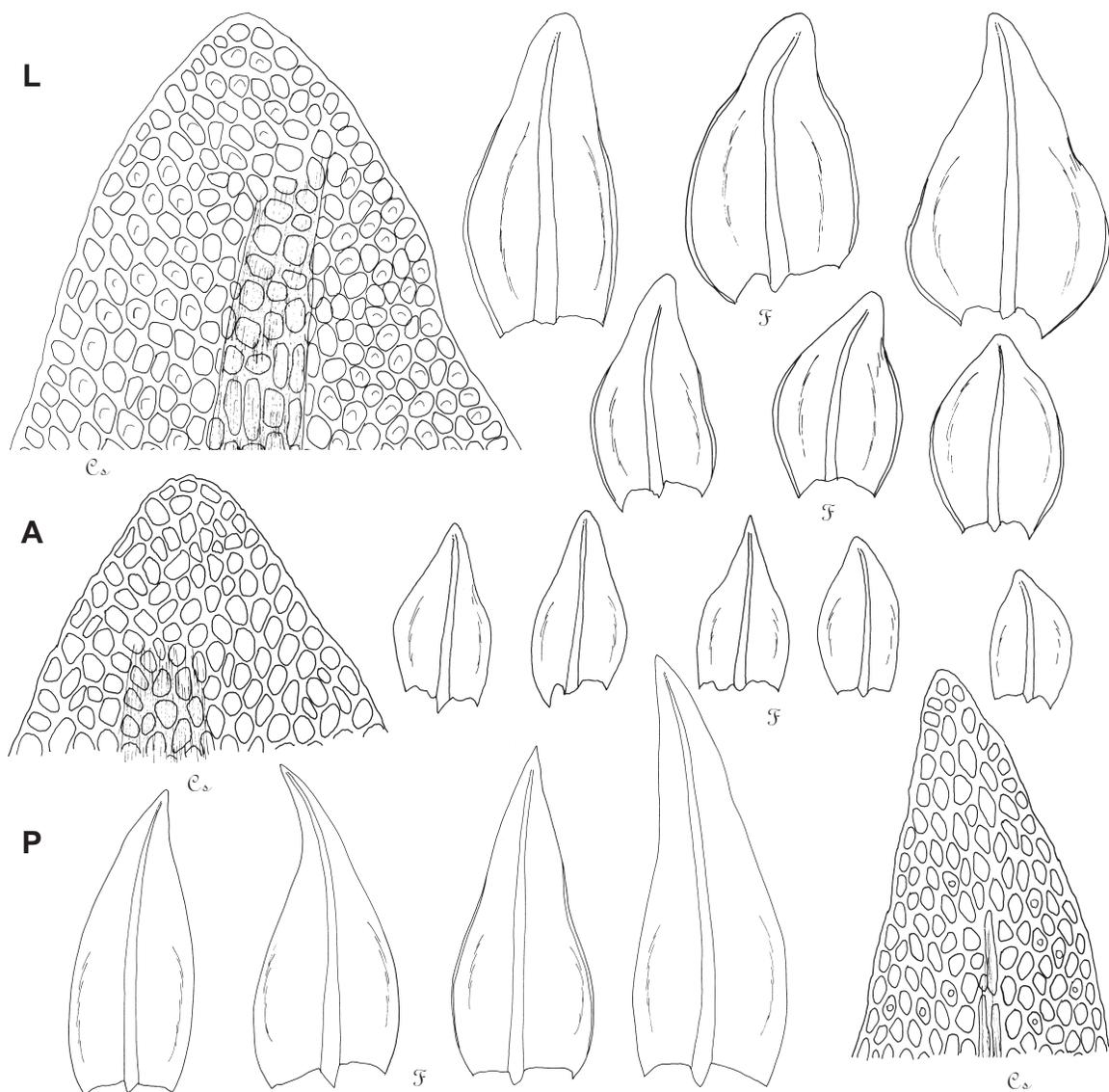


Рис. 148. *Leskea polycarpa*: F ×37; Cs ×370. Варьирование листьев в восточных районах России: L – р. Лена / Lena River; A – р. Амур / Amur River; P – Приморье / Primorsky Territory.

хушку, к основанию слабо закругленные, вогнутые, с субмаргинальными складками; край плоский, только близ основания узко отогнутый, цельный или в верхушке неясно городчатый; *жилка* сильная, оканчивается немного ниже верхушки листа; клетки с одной папиллой над просветом на дорсальной стороне. *Веточные листья* сходны со стеблевыми. *Однодомный, спорофиты* часто. *Перихециальные листья* не складчатые. *Коробочка* цилиндрическая, прямая или, чаще, немного полого согнутая. *Крышечка* высоко коническая, с широким коротким клювиком. *Колечко* отпадающее. *Перистом* во влажном состоянии прямостоячий; *зубцы экзостомы* в сухом состоянии петлевидно согнутые, на

дорсальной стороне папиллозные до основания; *эндостом* ригидный, сегменты широкие и образуют высокий конус, или более узкие (Рис. 146E), папиллозные, базальная мембрана низкая, реснички отсутствуют. *Споры* мелкие.

Тип рода – *Leskea polycarpa* Hedw. Род включает 7–25 видов, встречающихся в тропических и умеренных районах обоих полушарий. Только один вид считается широко распространенным в бореальной и неморальной зонах Северного полушария. В России 1 вид. Название рода в честь лейпцигского профессора Натанэля Готтфрида Леске (Nathanael Gottfried Leske, 1751–1786), современника Гедвига.

♦ *Leskea* is a small genus with several Holarctic species. One of them, *L. polycarpa*, was considered to be widespread throughout the Holarctic. Records of the North American *L. obtusa* in Amur Province were based of erroneous identifications (Ignatov *et al.*, 2017), explained by enormous variation of the species in Asiatic Russia (Fig. 148). In eastern Russia *L. polycarpa* is primarily an epiphytic species especially common in river valleys on alluvium covered willow trunks. In this habitat *L. polycarpa* is found on the lower courses of major Siberian rivers – Ob, Yenisey, Lena, Kolyma – almost to the Arctic Ocean shoreline. In southern parts of European Russia the species is common of hardwood trunks. *Leskea polycarpa* can be recognized in the field by its abundant capsules that have high, conic endostomes and circinate exostome teeth. Paraphyllia in this species vary from abundant to sparse: occasionally they are totally lacking.

1. ***Leskea polycarpa*** Hedw., Sp. Musc. Frond. 225–226. 1801. — **Лескеа многоплодная**. Рис. 147, 146, 148.

Стебель до 2(–3) см дл., *веточки* до 4 мм дл. *Листья* 0.6–1.0(–1.3)×0.3–0.5(–0.7) мм; *клетки* 10–25×6–10 μm. *Спорофиты* часто. *Ножка* до 1.2 см. *Коробочка* 2.2–3.3 мм дл. *Споры* 11–13 μm.

Описан из Германии и Австрии. Широко распространенный вид на большей части территории Европы, известный на Канарских островах, в Алжире, Турции, Иране, на Кавказе, в Средней Азии, Монголии, Китае, Гималаях, Японии; указывался для Северной Америки, однако не исключено, что там распространены другие виды. В европейской России встречается, по-видимому, во всех областях, но на севере значительно реже, чем на юге; в степной зоне в пойменных лесах это самый частый вид. В азиатской части вид также весьма обычен, причем по поймам крупных рек доходит почти до побережья Северного Ледовитого океана. Растет преимущественно на ивах и тополях в поймах рек, также встречается на стволах широколиственных деревьев в б. м. редкостойных лесах; иногда растет на выходах известняков, бетонных конструкциях, реже гранитах и почве.

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

Kn Le Ps No Yo Ki Ud Pe Sy

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

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

Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

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

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

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

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Вид легко узнать по длинно цилиндрическим коробочкам, которые можно найти в большинстве популяций, с перистомом с высоким конусом эндостомы и петлевидно согнутыми зубцами экзостомы, а в стерильном состоянии – по центральной папилле в клетках на дорсальной стороне листа в сочетании с б. м. тупыми листьями. В Приамурье и в центральных районах Якутии встречаются растения

с более тупыми листьями (Рис. 147), которые определяли как *Leskea obtusa* Renault & Cardot. ДНК-маркирование, однако, показало, что на самом деле этот американский вид в Евразии не встречается, но *L. polycarpa* имеет значительно более широкую морфологическую изменчивость, чем считалось ранее (Ignatov *et al.*, 2018).

Род 6. **Haplocladium** (Müll. Hal.) Müll. Hal. — **Гапнокладидум**

В.Э. Федосов, Е.А. Игнатова

Растения мелкие или средних размеров, в рыхлых дерновинках, желто- или буро-зеленые, матовые. *Стебель* простертый, правильно перисто ветвящийся, расставленно всесторонне облиственный; центральный пучок развит; парафиллии густо покрывают стебель, простые, от линейных до ланцетных, по краю цельные, крупно зубчатые или лопастные. *Стеблевые листья* сухие отстоящие, прямые или извилистые, влажные далеко отстоящие, из яйцевидного основания б. м. резко суженные в узко ланцетную или волосковидную верхушку, не низбегающие, вогнутые, с субмаргинальными складками в вогнутой части; край по всей длине пильчатый из-за выступающих углов клеток, реже в нижней части листа почти цельный, плоский или в основании узко отогнутый; *жилка* б. м. сильная, оканчивается чуть ниже верхушки листа; *клетки* от округлых до коротко эллиптических, с одной высокой папиллой над просветом на дорсальной стороне или с обеих сторон или с папиллозно выступающими верхними углами; клетки верхушки гладкие, более длинные, 2–6:1, в углах основания многочисленные поперечно прямоугольные или квадратные, образующие обширную, нерезко ограниченную группу. *Веточные листья* сходны со стеблевыми или сильно отличаются по форме и размерам. *Однодомные, спорофиты* часто. *Перихециальные листья* складчатые. *Коробочка* согнутая от основания. *Крышечка* коническая, с широким коротким клювиком. *Колечко* опадающее. *Перистом* закрывает устье во влажном состоянии, полно развитый; *зубцы* экзостомы в нижней части на дорсальной стороне поперечно исчерченные; *эндостом* с высокой базальной мембраной и ресничками, равными по длине зубцам. *Споры* мелкие.

Тип рода – *Hypnum laterculi* Müll. Hal. (= *Haplocladium microphyllum* (Sw. ex Hedw.) Broth. Род включает 10–15 видов, распространенных преимущественно в умеренной зоне обоих полушарий, кроме приполярных областей. Он являлся предметом ревизий Терио (Theriot, 1930) и Реймерса (Reimers, 1937), но до последнего времени род не

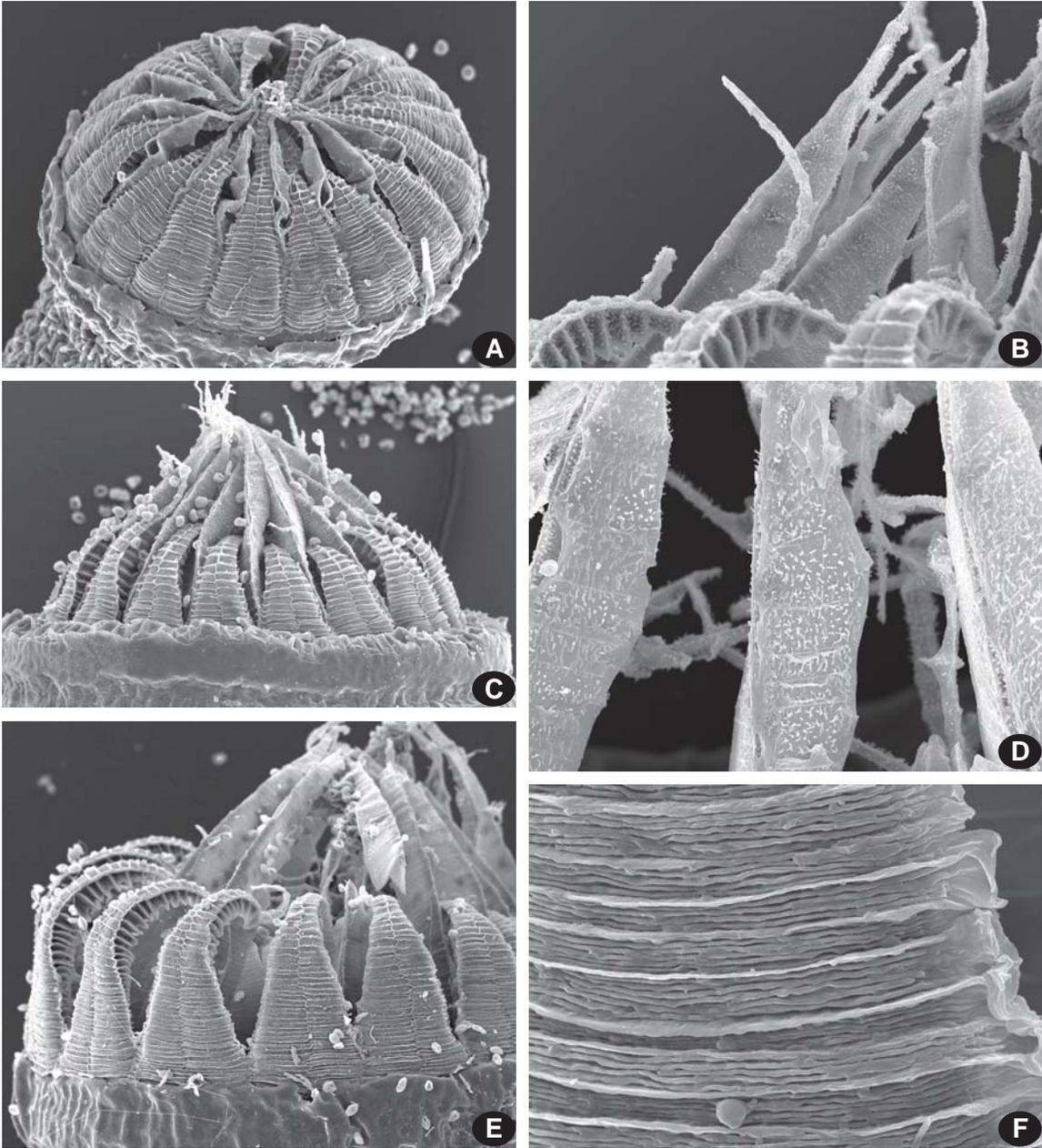


Рис. 149. Перистомы видов рода *Haplocladium*: *H. intermedium* (A, E, F) и *H. capillatum* (B–D). A, C, E: перистом до начала рассеивания спор (A), в начале (C) и в конце (E) рассеивания спор, A ×125, C ×150, E ×220; B: верхняя часть зубцов экзостомы и эндостом, ×350; D: сегменты эндостомы, ×600; F: зубец экзостомы на дорсальной стороне в нижней части, ×1600.

исследовался с применением молекулярно-филогенетических методов, ввиду чего число видов, относимых к нему, вероятно, занижено. Недавние исследования Яна Кучеры с соавторами показали, что в Азиатской России разнообразие выше, чем считалось ранее (Ignatov *et al.*, 2006, Cherdantseva *et al.*, 2018) и в России встречается не менее 5 видов рода. Хотя результаты этого исследования

еще не опубликованы, концепции видов, рассматриваемых ниже, приводятся на их основании. Название от *ἀπλός* – простой, одиночный, *κλάδος* – ветвь (греч.), связано с одиножды перистым ветвлением (в отличие от дважды-трижды перистого у *Thuidium*).

1. Клетки листа с центральной папиллой над просветом 2

- Клетки листа с папиллозно выступающими верхними углами или с мамиллой над просветом, сдвинутой к верхнему углу клетки 4
- 2. Стеблевые листья в сухом состоянии прямые, из яйцевидного, умеренно вогнутого основания б. м. постепенно суженные в прямую ланцетную верхушку; европейская Россия и Западная Сибирь 1. *H. microphyllum*
- Стеблевые листья в сухом состоянии извилистые, из широко яйцевидно-треугольного и сильно вогнутого основания резко суженные в извилистую волосковидную верхушку; юг Дальнего Востока и юг Сибири 3
- 3. Веточные листья яйцевидно-ланцетные, длинно заостренные, прямые, 1.1–1.4 мм дл. 2. *H. intermedium*
- Веточные листья яйцевидные, б. м. коротко заостренные, внутрь согнутые, 0.5–0.7 мм дл. 3. *H. capillatum*
- 4(1). Парафиллии немногочисленные; стеблевые листья из яйцевидного или яйцевидно-треугольного основания б. м. постепенно суженные в длинную узкую верхушку, вверху выполненную выбегающей жилкой; веточные листья яйцевидно-ланцетные, длинно заостренные 4. *H. angustifolium*
- Парафиллии многочисленные; стеблевые листья из широко яйцевидного основания внезапно суженные в б. м. короткую, ланцетную, туповатую верхушку; жилка оканчивается ниже верхушки листа; веточные листья яйцевидные, коротко заостренные или на верхушке тупые 5. *H. strictulum*
- ◆
- 1. Leaf cells with single central papillae over lumina 2
- Leaf cells prorate or with single papillae at upper cell ends 4
- 2. Stem leaves straight when dry, from ovate, moderately concave bases gradually narrowed into straight, lanceolate acumina; European Russia and West Siberia 1. *H. microphyllum*
Haplocladium microphyllum is known from a few localities in the broad-leaved and hemiboreal forest zones of European Russia and western Siberia, northward to the Yamal-Nenets Autonomous District. It typically grows on trunks of old, broad-leaved trees. In several areas of middle European Russia (e.g., Moscow Province) it was present until the beginning of the 20th century, but since then it has not been collected there. Although it was reported as a common epiphytic moss in the Russian Far East, recent molecular phylogenetic evidences indicates that these Far Eastern populations belong to another species. The presence of moderately short, lanceolate leaf acumina with costae ending below the leaf apices distinguish *H. microphyllum* from both Far Eastern species with centrally papillose leaf cells: *H. intermedium* and *H. capillatum*. These species have stem leaves with long, filiform acumina and excurrent costae. The presence of paraphyllia, pinnate branching and papillae only on the dorsal leaf surfaces distinguish *H. microphyllum* from *Anomodontella longifolia* and *Haplohymenium longinerve*. *Haplocladium microphyllum* differs from *Abietinella* in having less abundant, typically narrower paraphyllia; , acuminate stem leaves; an autoicous sexual condition; and the frequent presence of sporophytes..
- Stem leaves strongly curved then dry, from widely ovate-triangular, strongly concave bases abruptly narrowed into filiform, flexuose acumina; southern Siberia and southern Russian Far East 3
- 3. Branch leaves ovate-lanceolate, long-acuminate, appressed when dry, 1.1–1.4 mm long 2. *H. intermedium*
Haplocladium intermedium was described from Japan and has been synonymized with *H. microphyllum*. But, *H. intermedium* differs from *H. microphyllum* in having flexuose leaves when dry and costae in stem leaves that are excurrent as long, flexuose awns. In its leaf shape and the presence of single papillae over the cell lumina *H. intermedium* is similar to several East Asian species of *Cladopodium*, e.g., *C. assurgens* (Sull. & Lesq.) Cardot, *C. priono-phyllum* (Müll. Hal.) Broth. and *C. crispifolium* (Hook.) Renauld & Cardot. However, these *Cladopodium* species differ in their absence of paraphyllia; dioicous sexual condition; and rare occurrence of sporophytes. In contrast, *H. intermedium* is autoicous and is commonly found with sporophytes. *Haplocladium intermedium* is relatively common in mixed forests in southeastern Russian Far East (Primorsky and Khabarovsk Territories, Amurskaya Province) and has been collected several times in southern Siberia near Teletzkoe Lake in the Altai Republic. It grows on shaded, often wet rocks.
- Branch leaves ovate, short-acuminate, curved toward branch axis when dry, 0.5–0.7 mm long 3. *H. capillatum*
Haplocladium capillatum was described from Sikkim and later synonymized with *H. microphyllum*. In Russia it occurs mainly in the Rus-

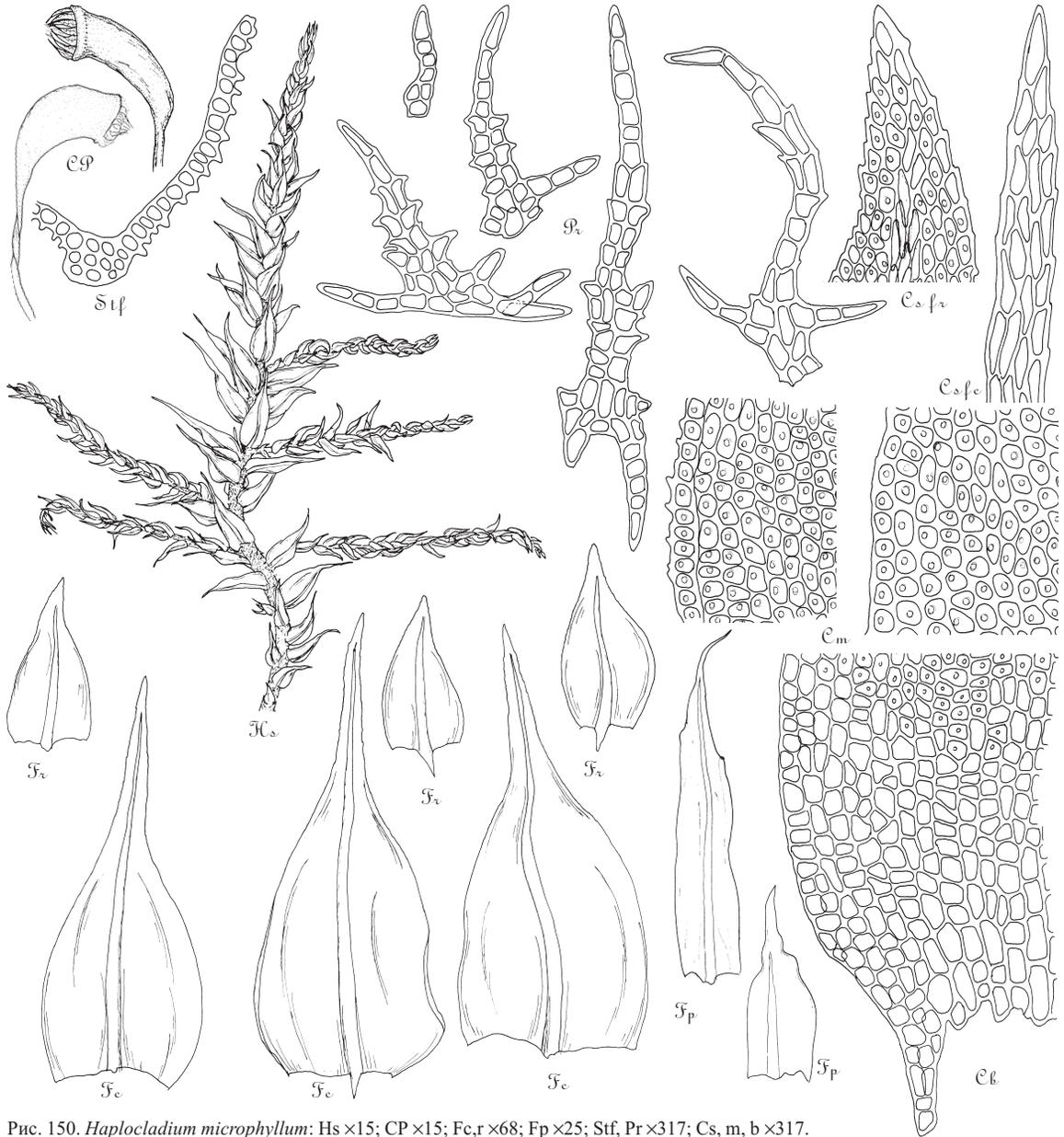


Рис. 150. *Haplocladium microphyllum*: Hs $\times 15$; CP $\times 15$; Fc,r $\times 68$; Fp $\times 25$; Stf, Pr $\times 317$; Cs, m, b $\times 317$.

sian Far East (Sakhalin Island, the Kuril Islands and several localities in Primorsky Territory). As with *H. intermedium*, it differs from *H. microphyllum* in having stem leaves with wide, ovate-triangular bases and long, narrow, flexuose awns. However, *H. capillatum* and *H. intermedium* have fairly different aspects due to differences in the size and shape of their branch leaves. In *H. capillatum* they are smaller, more strongly differentiated from the stem leaves, incurved and loosely arranged. Whereas in *H. intermedium* the branch leaves are only slightly shorter and narrower than the stem leaves, straight and appressed. The loosely fo-

liate branches of *H. capillatum* are similar to those of *Echinophyllum sachalinense* which also has leaf cells with single papillae over the lumina, strongly differentiated stem/branch leaves, and foliose paraphyllia. However *E. sachalinense* has long cilia on its lower leaf margins and much higher leaf cell papillae than those of *H. capillatum*.

- 4(1). Paraphyllia scarce; stem leaves from ovate or ovate-triangular bases \pm gradually tapered into long, narrow acumina; costae excurrent, filling the leaf acumina; branch leaves long-acuminate 4. *H. angustifolium*

Haplocladium angustifolium has a wide disjunct distribution mostly associated with xeric areas of the world. In Russia it is widespread and common in mountain areas of South Siberia and the southern part of the Russian Far East where it grows on rotten wood, tree trunks, and occasionally on litter and rocks. *Haplocladium angustifolium* is strikingly smaller than all other Russian species of *Haplocladium* and further differs from them in having prorate leaf cells and long-acuminate stem/branch leaves.

- Paraphyllia numerous; stem leaves from widely ovate bases abruptly narrowed into short, lanceolate acumina, blunt or acute at the apices; costae ending far below leaf apices; branch leaves ovate, acute or blunt

5. *H. strictulum*
This East Asian species occurs in the southern part of the Russian Far East. It is ± frequent in the southern part of the Sikhote-Alin mountains (Primorsky and Khabarovsk Krai) where it grows on moist rocks near streams and waterfalls in shady Manchurian taiga forests. It is also known from a few localities in the Norsky State Reserve (Amur Province), vicinity of Khabarovsk City and in the southern part of Sakhalin Island. The combination of prorate leaf cells, ovate branch leaves with blunt apices, and costae ending far below the leaf apices distinguish it from other Russian species of *Haplocladium*.

1. **Haplocladium microphyllum** (Sw. ex Hedw.) Broth., 1(3): 1007. 1907. — *Hypnum microphyllum* Sw. ex Hedw., Sp. Musc. Frond. 269, pl. 69, f. 1–4. 1801. — *Bryohaplocladium microphyllum* (Sw. ex Hedw.) R. Watan. & Z. Iwats., J. Jap. Bot. 56: 260. 1981. — **Гапнокладиум мелколистный**. Рис. 150.

Растения в рыхлых дерновинках или растущие отдельными побегами среди других мхов желто- или темно-зеленые, матовые. *Стебель* до 3 см дл., неправильно или расставленно перисто ветвящийся, с рассеянными ветвящимися парафиллиями; *веточки* до 5 мм дл. *Стеблевые листья* в сухом состоянии прилегающие или слегка отстоящие, б. м. прямые или слегка изогнутые, 0.7–1.0×0.3–0.4 мм, из яйцевидного, умеренно вогнутого основания умеренно резко или б. м. постепенно суженные в ланцетную, длинно заостренную верхушку; край плоский или слегка отогнутый в основании, мелко пильчатый из-за выступающих углов клеток и поперечных клеточных стенок; *жилка* оканчивается чуть ниже верхушки листа, на дорсальной стороне гладкая; *клетки* 13–18×8–9 μm, округло-квадратные, коротко прямоугольные,

ромбические или удлинненно ромбические, умеренно толстостенные, на дорсальной поверхности с одной простой центральной папиллой над просветом, в верхушке листа удлинненные до линейных, гладкие, конечная клетка 35–45 μm дл. *Веточные листья* яйцевидно-ланцетные, коротко заостренные, 0.4–0.6×0.25–0.35 мм. *Ножка* около 2.5 см. *Коробочка* 1.5–2 мм дл. *Споры* 9–11 μm.

Описан из Центральной Америки. Известен в Европе по немногим находкам в Швеции, Польше, Чехии, Беларуси и на Украине. Распространение вида требует уточнения с учетом более дробной концепции видов в комплексе. Понимаемый широко, вид широко распространен в Южной, Центральной и Северной Америке, включая южные штаты Канады, в Азии – в Китае, Японии, Индокитае, Гималаях. В России известен из рассеянных местонахождений в средней полосе европейской части, в основном приуроченных к неморальной зоне, на Урале, в Западной Сибири (от Алтая до юга Ямала), на восток до Тувы и юга Красноярского края. Приводился также как частый вид для юга Дальнего Востока, однако, согласно молекулярно-генетическим данным (неопубл.), дальневосточные популяции отличаются от европейских; мы относим их к двум другим восточноазиатским видам, *H. intermedium* и *H. capillatum*. *Haplocladium microphyllum* растет на стволах старых широколиственных деревьев, тополя, осины, ольхи, рябины и на свежем валежнике. В некоторых регионах, вероятно, исчез; в частности, в Московской области известен только по сборам XIX и начала XX века.

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

Вид имеет обычно расставленное, но правильно перистое ветвление, по которому, наряду с мелкими размерами растений, густыми парафиллиями и длинно заостренными стеблевыми листьями его можно узнать в природе; кроме того, ножки спорофитов кажутся непропорционально длинными по сравнению с размерами гаметофита. Форма и сравнительно короткая ланцетная верхушка стеблевых листьев отличают его от *H. capillatum* и *H. intermedium*, также имеющих клетки пластинки стеблевых листьев с центральными папиллами. Американский *H. virginianum* также имеет центральные папиллы в клетках, но он отличается более мелкими размерами растений (стеблевые листья 0.5–0.7 мм дл.). Наличие парафиллиев, б. м. правильное перистое ветвление и папиллы, приуроченные только к дорсальной поверхности листа, отличают *H. microphyllum* от *Anodontella longifolia* и *Haplohymenium longinerve*. *Clao-*

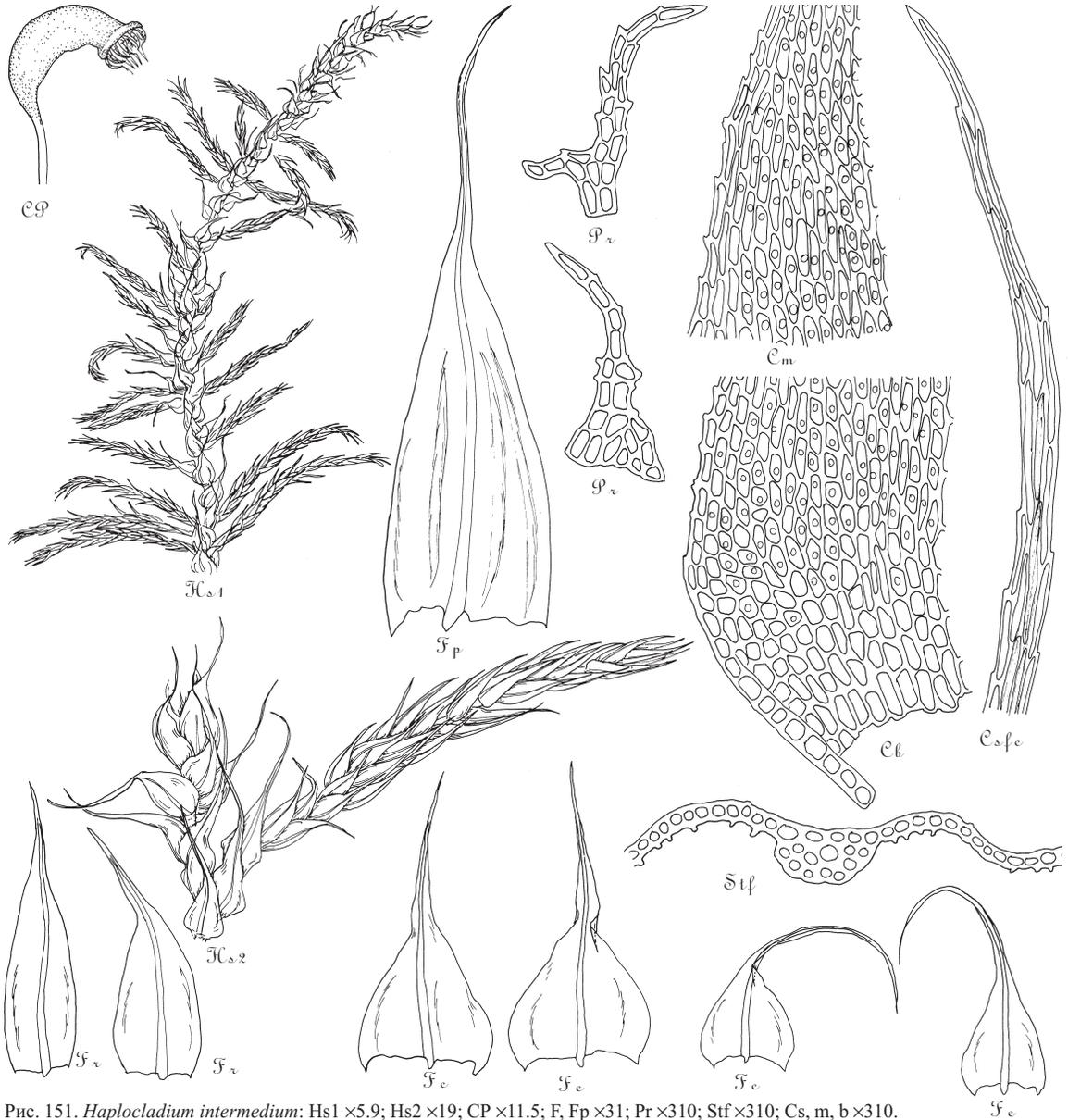


Рис. 151. *Haplocladium intermedium*: Hs1 $\times 5.9$; Hs2 $\times 19$; CP $\times 11.5$; F, Fp $\times 31$; Pr $\times 310$; Stf $\times 310$; Cs, m, b $\times 310$.

podium pellucinerve и виды р. *Pelekium* отличаются несколькими папиллами над просветом клетки. Более узкие и рыхло расположенные парафиллии, более длинные верхушки стеблевых листьев, однодомность и частое присутствие спорофитов отличают *H. microphyllum* от *Abietinella*.

2. ***Haplocladium intermedium*** (Sande Lac.) Fedosov & Ignatova, comb. nova — *Pseudoleskea intermedia* Sande Lac., Ann. Mus. Bot. Lugduno-Batavi 2: 297. pl. 10. 1866. — *Haplocladium capillatum* var. *intermedium* (Sande Lac.) Thér., Ann. Cryptog. Exot. 3: 86. 13 f. 5. 1930. — **Гаплогладиум средний**. Рис. 151, 149 А, Е, F.

Растения в б. м. густых дерновинках, желто- или буровато-зеленые. *Стебель* до 4 см дл., неправильно или расставленно перисто ветвящийся, с немногочисленными не ветвящимися или слабо ветвящимися 1–3-рядными парафиллиями, по краю пильчатыми; *веточки* 5–7 мм дл. *Стеблевые листья* в сухом состоянии отстоящие, сильно изогнутые до извилистых, 1.2–1.5 \times 0.5–0.6(–0.7) мм, из широко яйцевидно-треугольного, сильно вогнутого основания быстро суженные в длинную, в сухом состоянии извилистую волосковидную верхушку; край отогнутый в основании, пильчатый почти по всей длине; *жилка* длинно выбегающая,

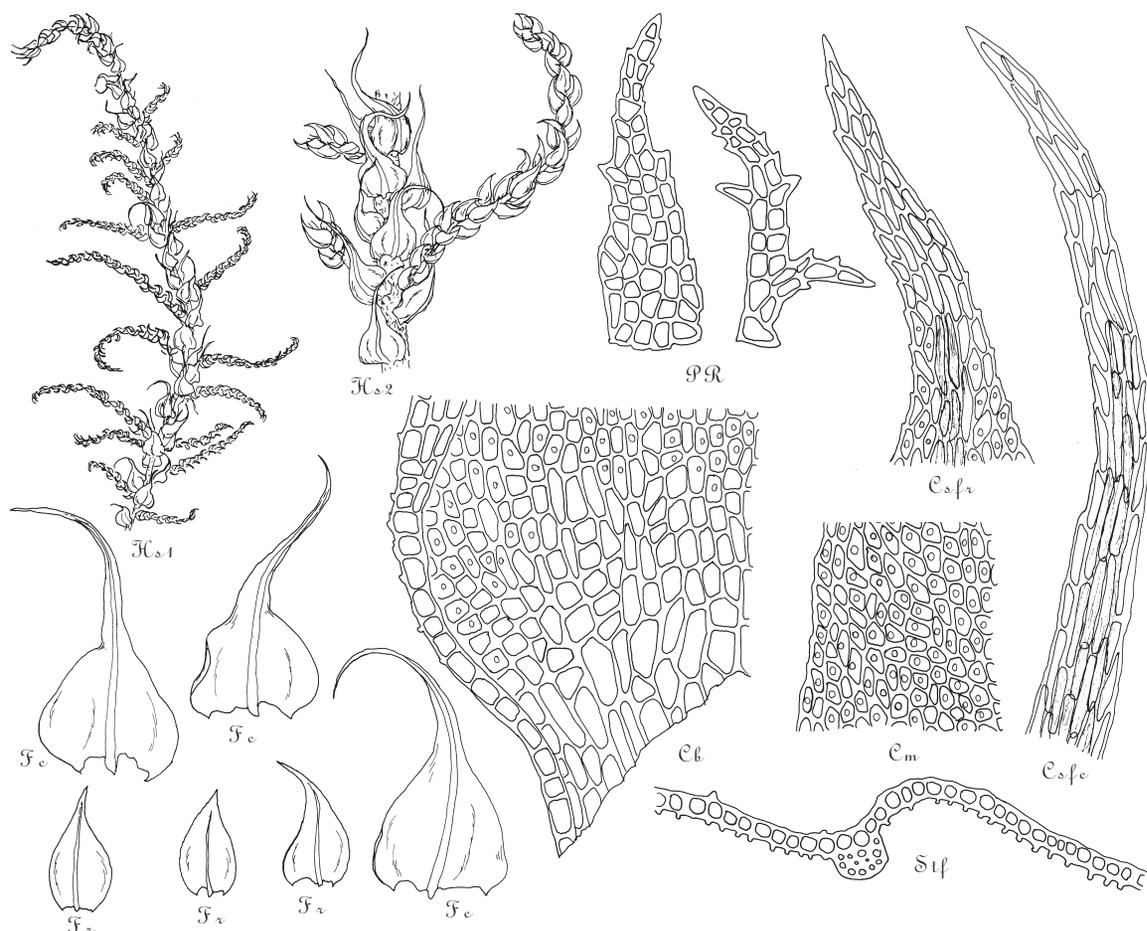


Рис. 152. *Haplocladium capillatum*: Hs1 $\times 5.9$; Hs2 $\times 19$; F $\times 31$; PR $\times 310$; Stf $\times 310$; Cs, m, b $\times 310$.

на дорсальной стороне гладкая; клетки $15\text{--}23 \times 5\text{--}7$ μm , прямоугольные или удлинненно ромбоидальные, умеренно толстостенные, с высокой и узкой центральной папиллой над просветом, в верхней части и вдоль краев листа гладкие, в верхушке листа линейные, конечная клетка $60\text{--}70$ μm дл. Веточные листья яйцевидно-ланцетные, прямые, в сухом состоянии прижатые, $0.6\text{--}1.1 \times 0.15\text{--}0.25$ мм. Спорофиты часто. Ножка $2.5\text{--}3.0$ см. Коробочка $1.8\text{--}2.0$ мм дл. Споры $10\text{--}13$ μm .

Описан из Японии. Распространение вида слабо изучено, поскольку долгое время его не отличали от *H. microphyllum*. В России известен с юга Дальнего Востока (Приморский и Хабаровский края, Амурская область, Сахалин), а также из окрестностей Телецкого озера на Алтае, где климат более влажный и теплый по сравнению с прилегающими территориями. Растет на камнях в хвойно-широколиственных лесах.

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 Irm Yc Yvl Yal Khn Kks Kam Kom
Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk
Am Khm Khs Evg Prm Sah Kur

Вид отличается от *Haplocladium microphyllum* стеблевыми листьями, из широко яйцевидно-треугольного основания внезапно суженными в узкую извилистую верхушку с длинно выбегающей жилкой (у *H. microphyllum* листья более постепенно суженные, верхушка прямая и жилка оканчивается ниже верхушки). Отличия от *H. capillatum* обсуждаются в комментариях к этому виду.

3. Haplocladium capillatum (Mitt.) Broth., Nat. Pflanzenfam. 1008. 1907. — Leskea capillata Mitt., J. Proc. Linn. Soc., Bot., Suppl. 1(2): 130. 1859. Haplocladium microphyllum subsp. capillatum (Mitt.) Reimers, Hedwigia 76: 230. 1937. — ?Haplocladium latifolium (Sande Lac.) Broth., Nat. Pflanzenfam. 1008. 1907. — Гаплокладиум волосковидный. Рис. 152, 149 B–D.

Растения светло-зеленые, растущие в смеси с другими мхами. Стебель $3\text{--}4$ см дл., неправильно

или расставленно перисто ветвящийся, с немногими не ветвящимися или слабо ветвящимися 1–3-рядными парафиллиями, состоящими из коротких клеток с выступающими дистальными углами; *веточки* б. ч. 2–3 мм дл. *Стеблевые листья* в сухом состоянии отстоящие, сильно изогнутые до извилистых, 1.1–1.3×0.45–0.55 мм, из широко яйцевидно-треугольного, сильно вогнутого основания быстро суженные в очень длинную, в сухом состоянии сильно извилистую волосковидную верхушку; край отогнутый в основании, слабо пильчатый в верхней части или по всей длине; *жилка* длинно выбегающая, на дорсальной стороне гладкая; *клетки* 9–20×7–8 μm, квадратные, коротко прямоугольные, эллиптические или неправильной формы, с умеренно утолщенными стенками, с высокой и узкой центральной папиллой над просветом, в верхней части и вдоль краев листа гладкие, в верхушке листа линейные, конечная клетка 38–58 μm дл. *Веточные листья* значительно мельче стеблевых, яйцевидные, коротко заостренные, в сухом состоянии дуговидно согнутые по направлению к стеблю, 0.35–0.6×0.2–0.3 мм. *Спорофиты* неизвестны.

Описан из индийских Гималаев (Сикким). Азиатский вид, распространение которого слабо исследовано, поскольку долгое время его не отличали от *H. microphyllum*. В России известен с о. Сахалин, Курильских островов и из Приморского края. Растет на камнях в лесах.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv

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

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

Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

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

Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

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

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk

Am Khm Khs Evr **Prm Sah Kur**

Вид отличается комбинацией одиножды перистого ветвления, жилки, выбегающей в виде очень длинного, в сухом состоянии извилистого волосковидного кончика и клеток с одной центральной папиллой. Такие же стеблевые листья с широким треугольным основанием и длинно выбегающей жилкой имеются у *H. intermedium*, который также встречается на российском Дальнем Востоке. Эти виды, однако, можно различить по внешнему виду из-за различной облиственности веточек. *Haplocladium capillatum* похож скорее на *Echinophyllum sachalinense* из-за мелких, яйцевидных, коротко заостренных, дуговидно загнутых веточных листьев, тогда как *H. intermedium* имеет прижато облиственные

веточки и прямые, узкие, длинно заостренные веточные листья, по длине почти не отличающиеся от стеблевых. Отличия *Haplocladium capillatum* от *Echinophyllum sachalinense* заключаются в отсутствии многоклеточных ресничек по краю основания листа и более низких папиллах в клетках пластинки листа.

4. ***Haplocladium angustifolium*** (Hampe & Müll. Hal.) Broth., Nat. Pflanzenfam. 229[1,3]: 1008. 1907. — *Hypnum angustifolium* Hampe & Müll. Hal., Bot. Zeitung (Berlin) 13(45): 788. 1855. — *Bryohaplocladium angustifolium* (Hampe & Müll. Hal.) R. Watan. & Z. Iwats., J. Jap. Bot. 56: 259. 1981. — **Гапнокладиум узколистный**. Рис. 153.

Растения в рыхлых или густых дерновинках, желто- или буровато-зеленые. *Стебель* до 3 см дл., неправильно или расставленно перисто ветвящийся, с немногочисленными узко ланцетными или слабо ветвящимися парафиллиями в 2–3 клетки шириной; *веточки* б. ч. 2–3 мм дл. *Стеблевые листья* в сухом состоянии отстоящие или из отстоящего от стебля основания вверх направленные, прямые или слегка изогнутые, 0.35–0.9×0.2–0.3 мм, из яйцевидно-треугольного, умеренно вогнутого основания б. м. постепенно суженные в прямую или отогнутую шиловидную верхушку; край отогнутый в основании или почти до верхушки, реже почти плоский, мелко пильчатый из-за выступающих верхних углов клеток; *жилка* оканчивается чуть ниже верхушки листа, в ней или выбегает в виде длинного остроконечия, на дорсальной стороне гладкая; *клетки* 7–13×6–8 μm, коротко прямоугольные, эллиптические, неправильной формы или ромбические, умеренно толстостенные, с папиллозно выступающими на дорсальной или обеих сторонах листа верхними углами, в верхушке листа линейные, гладкие. *Веточные листья* немного мельче стеблевых, 0.3–0.5×0.15–0.2 мм, с плоскими краями. *Ножка* около 1.5 см. *Коробочка* 1.5–2 мм дл. *Спори* 9–12 μm.

Описан из Южной Африки. Вид с обширным дизъюнктивным ареалом, в основном связанным с засушливыми регионами мира. Известен по немногим местонахождениям в центральной Европе, обычен в Восточной Азии (Япония, Корея, Китай) и Мексике, также известен для двух пограничных с ней штатов США, восточной части Южной Африки, островов Карибского бассейна и Индийского океана. В России встречается в горах Южной Сибири и Дальнего Востока, в частности, нередок или даже обычен на Алтае, в Забайкалье, Амурской области. Растет на валежинах и подстилке в лесах, реже на основаниях стволов деревьев и скальных выходах.

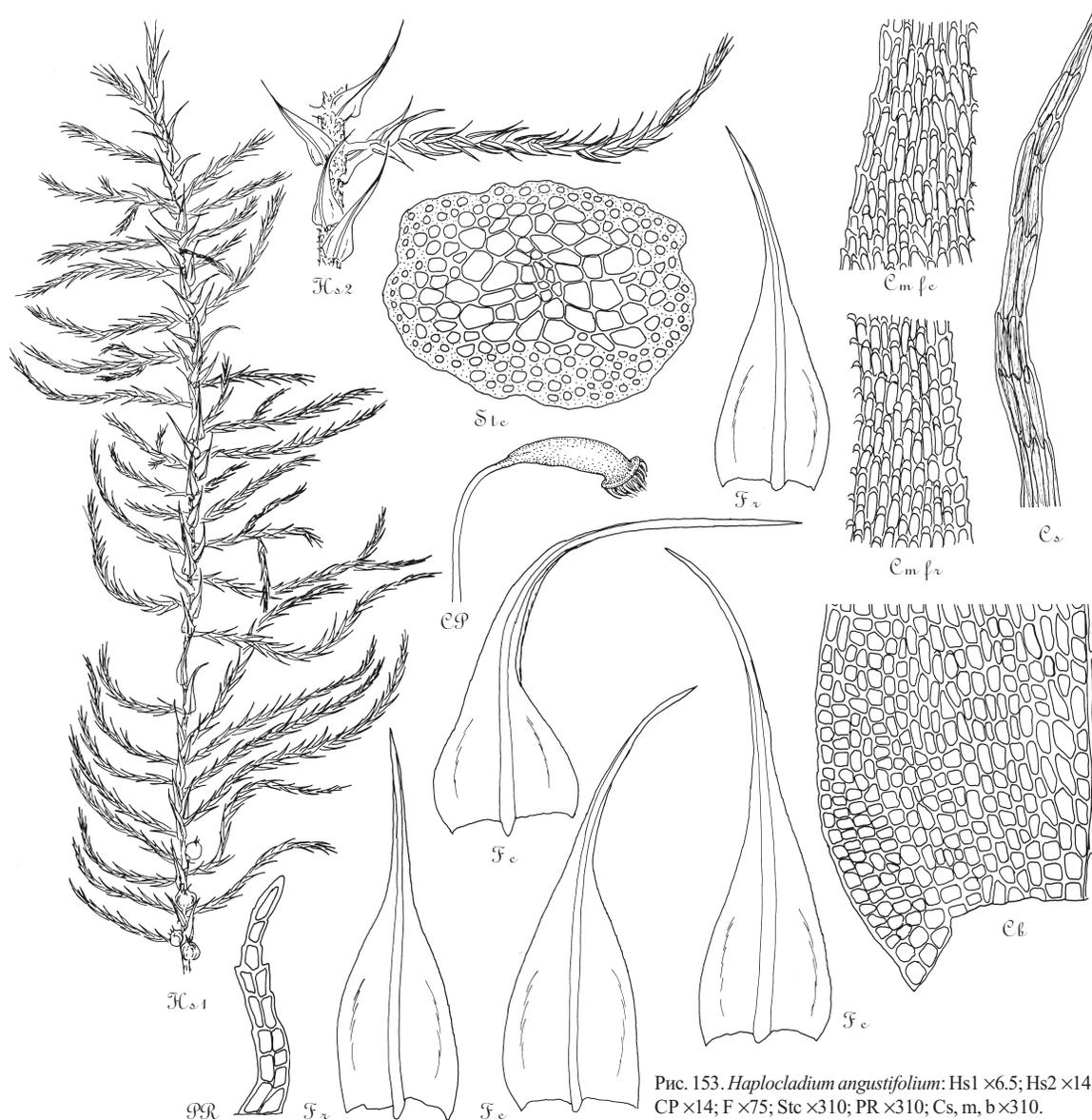


Рис. 153. *Haplocladium angustifolium*: Hs1 $\times 6.5$; Hs2 $\times 14$; CP $\times 14$; F $\times 75$; Stc $\times 310$; PR $\times 310$; Cs, m, b $\times 310$.

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 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 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**

Помимо отличий *Haplocladium angustifolium* от близких видов, описанных в ключе, он имеет более мелкие размеры; *H. strictulum* тоже может быть мелким, но хорошо отличается формой веточных листьев. Из-за мелких размеров и длинно заостренных листьев *H. angustifolium* напоминает виды р. *Pseudoleskeella*, но

единственный из них с папиллозно выступающими углами клеток (*P. papillosa*) отличается короткой двойной жилкой. Кроме того, виды этого рода двудомные и очень редко образуют коробочки, а *H. angustifolium* однодомный и обычно встречается со спорофитами.

5. **Haplocladium strictulum** (Cardot) Reimers, Hedwigia 76: 199. 1937. — *Thuidium strictulum* Cardot, Beih. Bot. Centralbl. 17: 29. f. 18. 1904. — *Bryohaplocladium strictulum* (Cardot) R. Watan. & Z. Iwats., J. Jap. Bot. 56: 260. 1981. — *Haplocladium fauriei* (Broth. & Par.) Watanabe, J. Jap. Bot. 38: 223. 1963. — **Гапнокладиум сжатый**. Рис. 154.

Растения в рыхлых дерновинках, темно-зеленые. Стебель до 2 см дл., расставленно

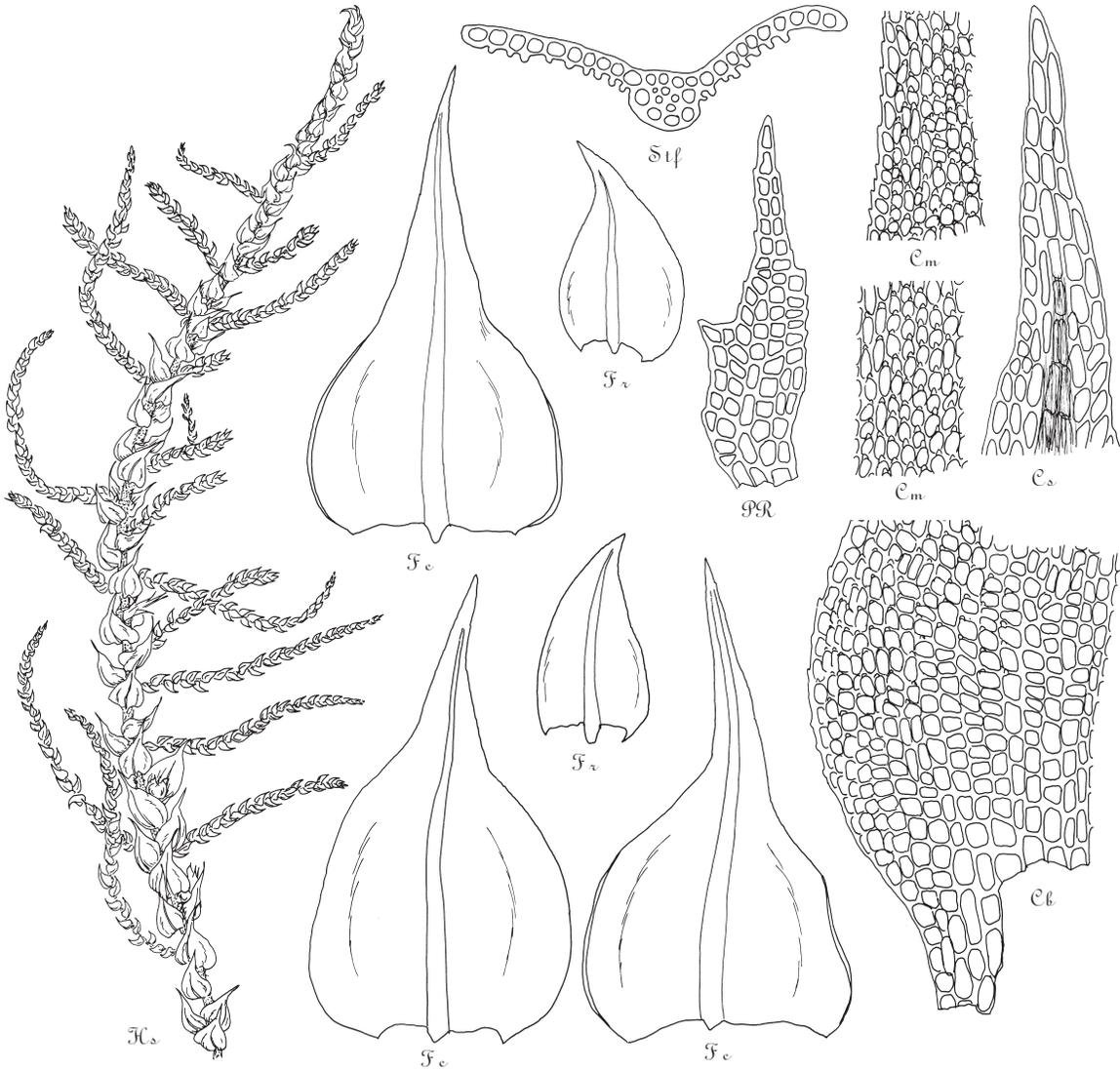


Рис. 154. *Haplocladium strictulum*: Hs $\times 14$; F $\times 75$; Stf $\times 310$; PR $\times 310$; Cs, m, b $\times 310$.

перисто ветвящийся, с обильными линейными или ланцетными ветвящимися парафиллиями; веточки до 4 мм дл. Стеблевые листья 0.8–1.0 \times 0.4 мм, из яйцевидного, вогнутого, продольно складчатого основания постепенно или внезапно суженные в ланцетную или линейную, длинно заостренную верхушку, внизу отстоящие, выше загнутые и в сторону стебля обращенные; край слегка отогнутый в основании, мелко пильчатый из-за выступающих углов клеток; жилка оканчивается чуть ниже верхушки листа, на дорсальной стороне папиллозная; клетки 8–13 μm , округло-квадратные, коротко прямоугольные, ромбические, с папиллозно или мамиллозно выступающими на дорсальной поверхности верхними углами, в верхушке листа удлиненные до линейных, гладкие. Веточ-

ные листья около 0.5 \times 0.25 мм, яйцевидные, коротко заостренные, с пильчатыми краями и выступающими на обеих поверхностях углами клеток. Ножка около 2.5 см. Коробочка 1.5–2 мм дл. Споры около 10 μm .

Описан из Кореи. Восточноазиатский вид, распространенный в Японии, Корее, северо-восточном Китае и Сычуане, а также в России, на юге Дальнего Востока. Здесь вид сравнительно нередок в южном Сихотелине, к югу от 44 параллели и по единичным находкам известен из Норского заповедника в Амурской области, окрестностей Хабаровска (Большехецирский заповедник) и с юга Сахалина. Растет на камнях по краям ручьев, в руслах пересыхающих ручьев, на скалах у водопадов в тенистых и влажных гемибореальных лесах, 'маньчжурской тайге', в нижнем поясе гор (до 550 м над ур. м.).

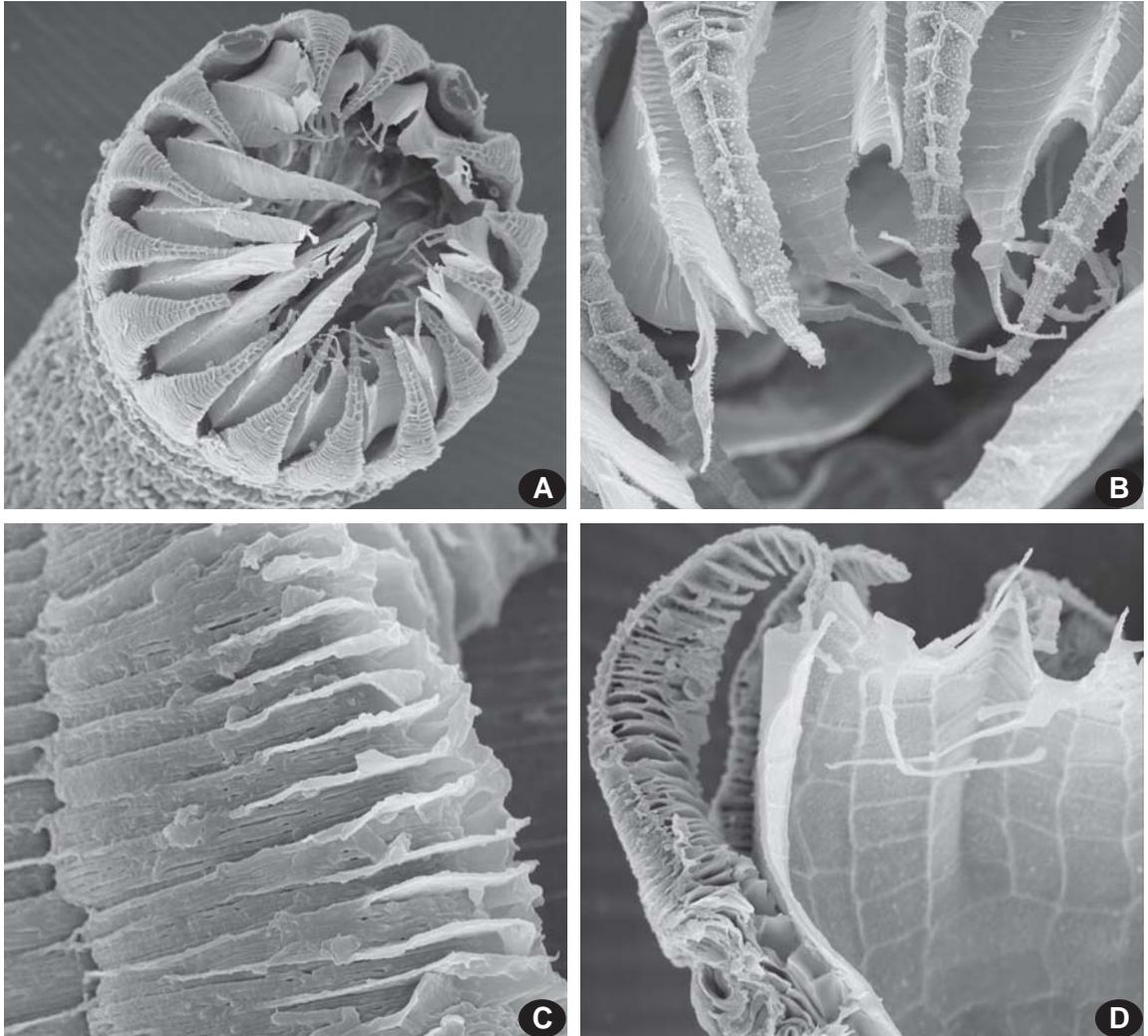


Рис. 155. *Pseudoleskeopsis zippelii*: A – перистом, $\times 105$; B – верхушки зубцов экзостомы и базальная мембрана с ресничками, $\times 400$; C – зубцы экзостомы на дорсальной стороне в нижней части, $\times 1500$; D – вид сбоку на зубцы перистомы и фрагмент базальной мембраны с вентральной стороны, $\times 315$.

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
 Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk
Am Khm Khs Evr **Prm Sah** Kur

От остальных представителей рода *Haplocladium strictulum* отличается сочетанием клеток с папиллозно или мамиллозно выступающими верхними углами, коротко заостренных веточных листьев и жилкой стеблевых листьев, на дорсальной поверхности шероховатой из-за выступающих верхних углов коротких клеток.

ИСКЛЮЧАЕМЫЕ ВИДЫ

Haplocladium discolor (Broth. & Paris) Broth. приводился для южной части Приморского края (Pisarenko *et al.*, 2017; Cherdantseva *et al.*, 2018). Однако молекулярно-генетическое исследование образца показало, что он представляет собой необычный напочвенный морфотип *Leskea polycarpa*, отличающийся от европейских образцов этого вида также и по последовательностям ДНК.

Haplocladium virginianum (Brid.) Broth. приводился для Кавказа и Приморья, однако образцы при критическом изучении были отнесены к другим видам. Мелкими размерами этот американский вид похож на *H. angustifolium*, но отличается клетками стеблевых листьев с одной центральной папиллой.

перетянутая. *Крышечка* коническая, с коротким острым клювиком. *Колечко* из крупных клеток, опадающее. *Перистом* б. м. полно развитый, *зубцы экзостома* во влажном состоянии закрывают устье, на дорсальной поверхности в нижней части поперечно исчерченные; *эндостом* с высокой базальной мембраной, сегменты эндостома по высоте доходят до уровня верхушек зубцов экзостома, реснички около половины длины сегментов. *Споры* мелкие. *Колпачок* клубковидный, голый.

Тип рода не выбран. Род включает около 10 видов, распространенных от Восточной Азии до Австралии. В России 1 вид. Название от рода мхов *Pseudoleskea* (включаемого в настоящей обработке в *Lescuraea*) и суффикса -opsis, указывающего на сходство (греч.).

♦ *Pseudoleskeopsis zippelii* is widely distributed in East and South-East Asia. It was described from Indonesia and also occurs in the Philippines, Indochina, China, Japan and Korea. In Russia *P. zippelii* has been collected only once in the Sikhote-Alin Mountain Range of southern Primorsky Territory (Russian Far East). It looks superficially like a remote-leaved *Lescuraea* or *Leskea*, but has smooth leaf cells, perfectly developed peristomes, and no paraphyllia.

1. **Pseudoleskeopsis zippelii** (Dozy & Molk.) Broth., Nat. Pflanzenfam. 1(3): 1003. 1907. — *Hypnum zippelii* Dozy & Molk., Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 3, 2: 310. 1844. — **Псевдoлескеопсис Циппеля**. Рис. 156, 155.

Стебель 6–8(–10) см дл., веточки до 10 мм дл. *Стеблевые листья* 1.2–1.5×0.6 мм; *клетки* 15–28×10–14 μm. *Веточные листья* 0.6–1.2×0.3–0.5 мм; *клетки* 10–17×6–8 μm. *Ножка* 1.5–2.5 см. *Коробочка* около 1.5 мм дл. *Споры* 20 μm.

Описан с о. Амбон в Индонезии. Вид встречается в Японии, Китае, на полуострове Корея, в Таиланде, на Филиппинах. В России известен по единственному образцу из Лазовского района в Приморском крае, где он был собран на камне в русле пересохшего ручья (Бардунов и др., 2009). Название в честь, Германна Циппеля (Hermann Zippel, 18??–1885?, точные даты не найдены), коллектора растений в Индонезии.

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 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

Pseudoleskeopsis zippelii имеет некоторое внешнее сходство с видами рода *Lescuraea*; он отличается от

большинства из них отсутствием парафиллиев и однодомностью. Отличия от внешне несколько сходной *Leskea* заключаются в отсутствии папилл в клетках листа, отсутствии парафиллиев и короткой коробочке с полно развитым перистомом, эндостом которого не превосходит длиной зубцы экзостома, как у последнего рода.

Род 8. **Hylocomiopsis** Cardot — **Гилокомиопсис**

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

Растения крупные, образующие б. м. густые дерновинки или растущие в смеси с другими мхами, зеленые или желтоватые, матовые. *Стебель* мощный, простертый или восходящий, б. м. неправильно или почти правильно расставленно перисто ветвящийся, всесторонне облиственный, без центрального пучка, густо покрыт ланцетными, до 3–4 клеток шириной, ветвящимися, гладкими парафиллиями. *Стеблевые листья* из широко яйцевидного или широко треугольного, прилегающего к стеблю, вогнутого, складчатого основания резко суженные в ланцетную или шиловидную, в основании слегка желобчатую, отстоящую, отогнутую или извилистую верхушку, б. ч. резко суженные к основанию; край широко отогнут от основания до нижней части верхушки или только в месте перехода основания листа в верхушку, мелко пильчатый из-за выступающих углов клеток; *жилка* простая, сильная, исчезает в нижней части верхушки, на дорсальной поверхности с парафиллиями; *клетки* от эллиптических до продолговатоморбоидальных, умеренно толстостенные, гладкие, прозрачные, в основании листа очень толстостенные, буроватые, в углах основания не дифференцированы. *Веточные листья* мельче стеблевых, широко яйцевидные, заметно суженные к основанию, с максимальной шириной на 1/3 их длины, коротко заостренные, с отогнутыми только в основании пильчатыми краями и жилкой, извилистой в верхней части и оканчивающейся шипиком. *Двудомный*. *Перихециальные листья* очень длинно заостренные, не складчатые. *Ножка* длинная, прямая. *Коробочка* прямостоячая, прямая, продолговатая. *Крышечка* коническая, с клювиком. *Колечко* слабо дифференцировано, не опадающее. *Перистом* несколько редуцированный: *зубцы экзостома* на дорсальной стороне близ основания поперечно исчерченные, на б. ч. длинны папиллозные; сегменты *эндостома* узкие, немного короче зубцов экзостома, папиллозные, реснички отсутствуют. *Споры* среднего размера.

Тип рода – *Hylocomiopsis ovicarpa* (Besch.) Cardot. Род включает 1–2 вида; родство африкан-

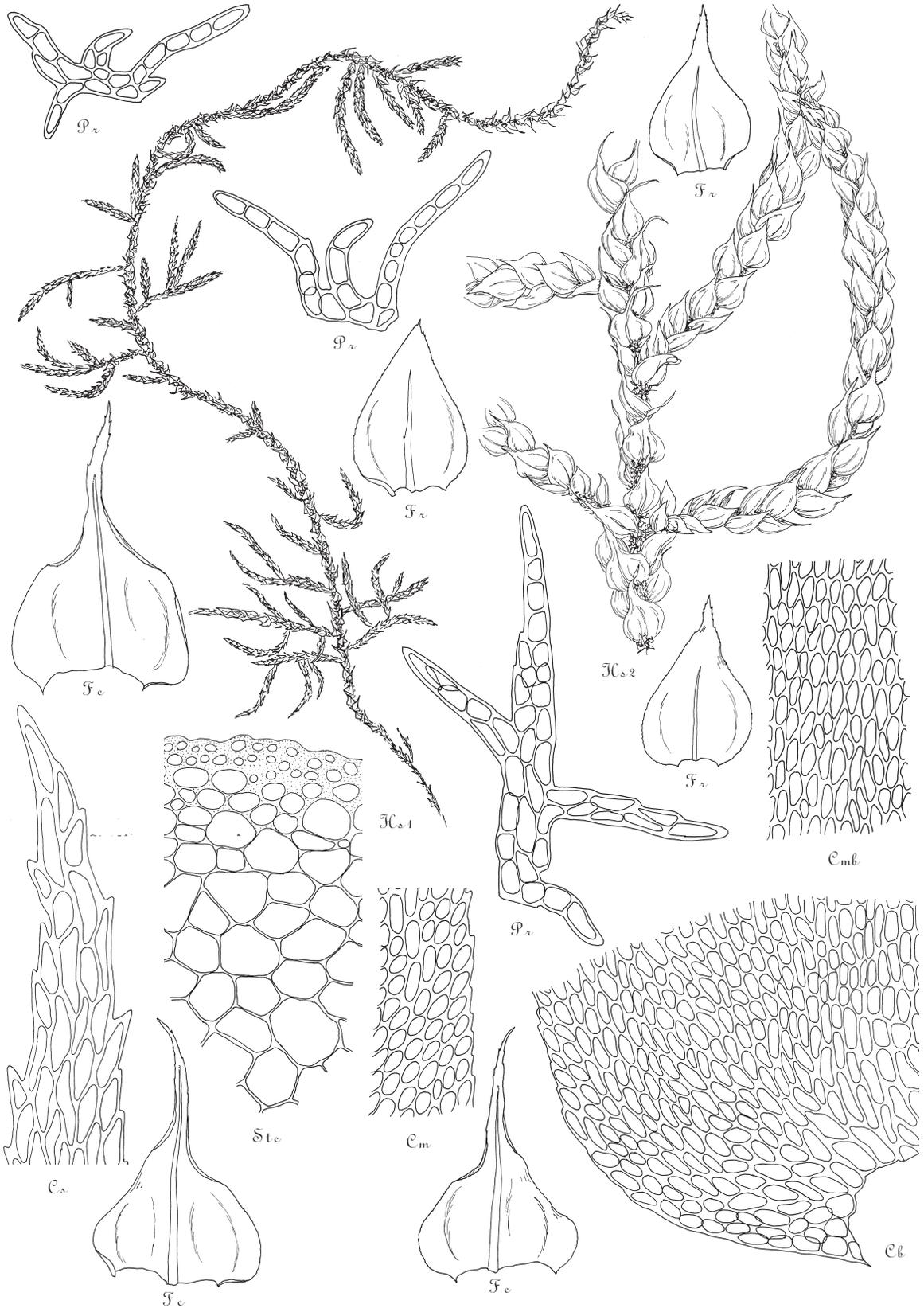


Рис. 157. *Hylocomiopsis ovicarpa*: Hs1 $\times 3.2$; Hs2 $\times 20$; F $\times 32$; Stc $\times 320$; Pr $\times 320$; Cs, m, b $\times 320$.

ского *H. cylindricarpa* Thér. и *H. ovicarpa*, однако, сомнительно. Согласно неопубликованным молекулярно-филогенетическим данным, *H. ovicarpa* не близок к Leskeaceae, в отличие от *H. cylindricarpa*. Отдельные маркеры сближают *H. ovicarpa* с Pseudoleskeaceae или Anomodontaceae. Название по сходству *Hylocomiopsis* с некоторыми видами, в прошлом относимыми к роду *Hylocomium* (в первую очередь, *Hylocomiastrum pyrenaicum*).

♦ *Hylocomiopsis ovicarpa* has a limited distribution around the Sea of Japan in East Asia. It reaches its northern limit in the Russian Far East: the southern extremities of Primorsky Territory; Sakhalin Island; and the southern Kuril Islands. It grows on litter, tree bases and boulders in montane forests, forb meadows and *Sasa* communities. *Hylocomiopsis ovicarpa* differs from all other Russian mosses in having the following combination of features: large plants; remote, irregularly branched stems; numerous, smooth paraphyllia; a peculiar leaf shape; elongate, smooth leaf cells; no stem central strand; and erect, symmetric capsules. This combination of features calls to mind several species of *Lescuraea*, but *H. ovicarpa* differs from them in having leaves with strongly widened bases and subulate acumina.

1. **Hylocomiopsis ovicarpa** (Besch.) Cardot, Rev. Bryol. 40: 23. 1913. — *Anomodon ovicarpus* Besch., Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 7, 17: 366. 1893. — *Lescuraea ovicarpa* (Besch.) Cardot, Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 19(2): 128. 1905. — **Гилокомиопсис яйцеплодный**. Рис. 157.

Стебель до 5 см дл. *Листья* 1.2–1.8×0.6–1 мм; *клетки* 14–30×4–7 μm. *Ножка* до 20 мм. *Коробочка* 1.5 мм дл. *Зубцы экзостомы* до 300 μm дл. *Споры* 20–25 μm.

Описан из Японии по сборам Фори. Вид с ограниченным восточноазиатским распространением, за пределами Японии встречающийся в Корее и в южной части российского Дальнего Востока: на юге Приморья и на о-вах Сахалин, Итуруп и Кунашир, где встречается на основаниях стволов деревьев, основаниях камней и подстилке в лесном и субальпийском поясах, в сообществах высокотравья и бамбучника.

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 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**

Комбинация крупных размеров растений, расставленного ветвления, многочисленных гладких парафиллиев, своеобразной формы листа, удлинённых гладких клеток листа, отсутствия центрального пучка и пря-

мостоячей, симметричной, прямой коробочки отличает *Hylocomiopsis ovicarpa* от всех других мхов. На юге Дальнего Востока в сходных экотопах встречается *Eurhynchiadelphus eustegia*, имеющий листья похожей формы, но отличающийся более темной окраской растений и отсутствием парафиллиев. Гладкие парафиллии, удлинённые и гладкие клетки листа, а также отсутствие центрального пучка в стебле и симметричная коробочка отличают *Hylocomiopsis* от большинства видов сем. Leskeaceae, а форма листа с сильно расширенным основанием – от видов р. *Lescuraea*.

Род 9. *Elodium* (Sull.) Austin — Элодиум

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

Растения среднего размера, образующие рыхлые дерновинки или растущие в смеси с другими мхами, зеленые или буровато-зеленые. *Стебель* простертый или приподнимающийся, расставленно перисто ветвящийся, всесторонне облиственный, с центральным пучком; парафиллии 1–2 клетки шириной, слабо ветвящиеся, состоящие из удлинённых или линейных гладких клеток, располагаются на стебле и вырастают также на основании жилки и краях листа в самом низу. *Листья* в сухом состоянии прямые, б. м. прилегающие, во влажном отстоящие, из яйцевидного, б. м. вогнутого, слегка продольно складчатого основания постепенно суженные в треугольную, слегка оттянутую, длинно заостренную верхушку, б. м. резко суженные к основанию, с максимальной шириной на 1/7–1/5 длины; край узко отогнутый от основания до нижней части верхушки или только в основании, мелко пильчатый только в верхней части или по всей длине из-за выступающих углов клеток; *жилка* простая, до 0.9–0.95 длины листа, тонкая, часто слегка извилистая, на дорсальной поверхности гладкая; *клетки* линейные, с умеренно утолщенными стенками, с папиллозно выступающими на дорсальной стороне углами или почти гладкие, в основании листа более короткие, в углах основания широкие, квадратные, образующие небольшую, слабо ограниченную группу. *Веточные листья* существенно мельче стеблевых, яйцевидно-ланцетные, заметно суженные к основанию, с максимальной шириной на 1/3 их длины, длинно заостренные. *Однодомный*. *Перихециальные листья* с очень длинной оттянутой верхушкой, складчатые, по краю без ресничек. *Коробочка* наклоненная или горизонтальная, изогнутая. *Крышечка* коническая, с кловиком. *Колечко* отпадающее. *Перистом* полно развитый: *зубцы экзостомы* на дорсальной стороне близ основания попеременно исчерченные, в верхней части папиллозные; сегменты *эндостомы* килеватые, немного короче

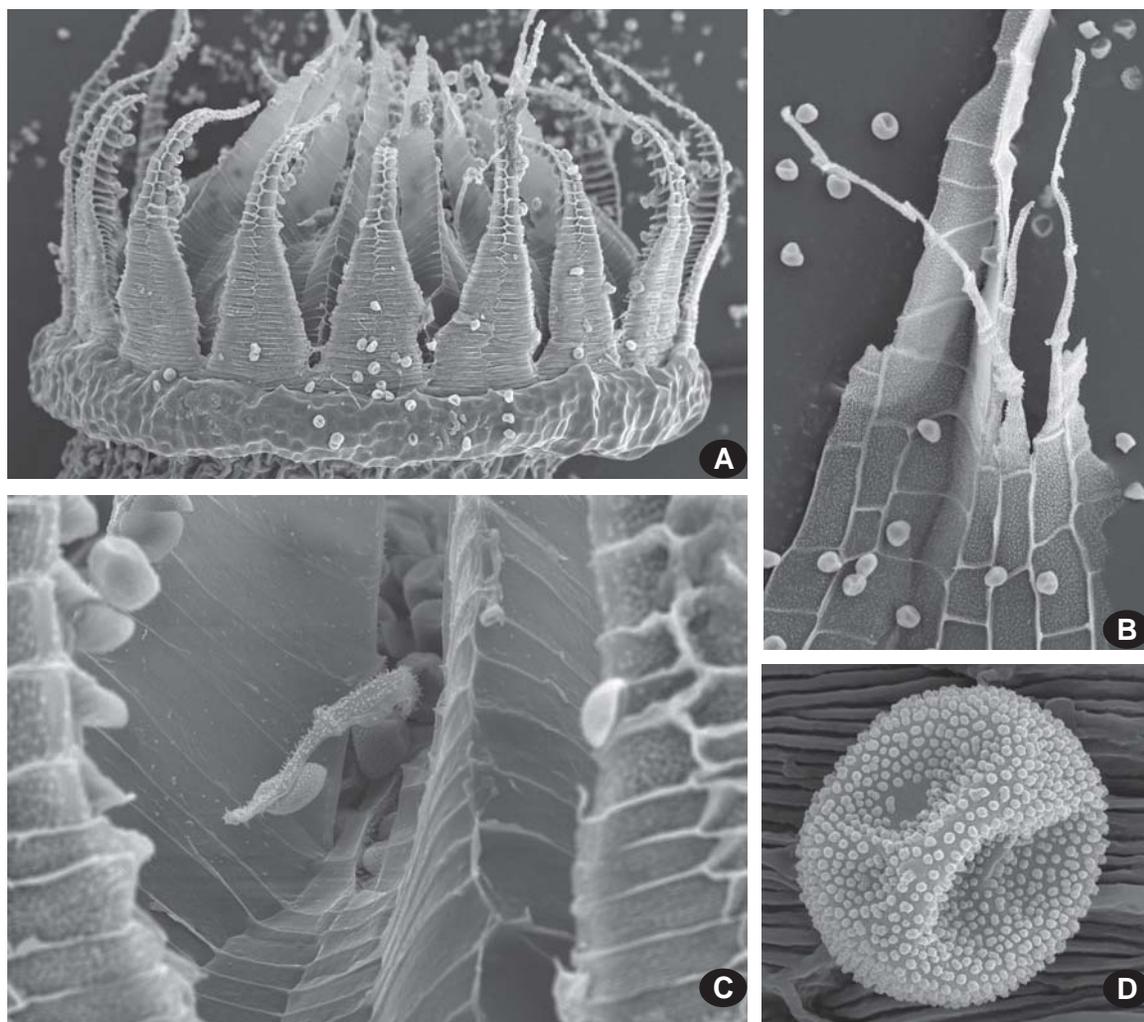


Рис. 158. *Elodium paludosum*: A–C – перистом (A $\times 200$; B $\times 900$; C $\times 5600$); D – спора, $\times 5000$.

зубцов, папиллозные, реснички по 2–3, узловатые, папиллозные. Споры мелкие. Колпачок голый.

Тип рода – *Elodium paludosum* Austin. Род включает 1 вид, распространенный в умеренном поясе Азии и Северной Америки. Род был описан для одного вида, *E. paludosum*, который, таким образом, является его типом. Варнсторф скорректировал это название согласно правилам греческого языка на *Helodium*, и это написание долгое время употреблялось и для *H. paludosum*, и для *H. blandowii*. При номенклатурной консервации рода *Helodium* в качестве его типа был выбран и законсервирован *H. blandowii*, что создало неопределенность с приоритетом названий *Helodium* и *Elodium* (Eckel, 2012; Allen, 2014). Однако впоследствии молекулярно-филогенетические исследования показали, что *H. blandowii* и *H. paludosum* не монофилетичны, что снимает актуальность решения

номенклатурной коллизии. Просто принимаются два рода, с законными названиями. Название от ἔλος – болото (греч.), по характерному местобитанию.

♦ *Elodium paludosum* is known from a few localities in southern Siberia (Tomsk and Irkutsk Provinces; Tunkinskaya valley, Buryatia Republic; Transbaikalia; Ust'-Maya District, eastern Yakutia) and the southern part of the Russian Far East. This species also occurs in northern China, Japan, isolated localities in Alaska/British Columbia and is widespread in eastern North America. In Russia it grows on soil, "fern hummocks" in boggy forests, and seasonally flooded places in *Carex* spp. and *Calamagrostis* wet meadows. It differs from *Helodium blandowii* in having a stem central strand, somewhat remote branching, and shorter paraphyllia. Its striking similarity to *Helodium elodioides* has resulted in much confusion which is considered under the discussion of that species. The recently discussed conservation problem (Eckel, 2012;

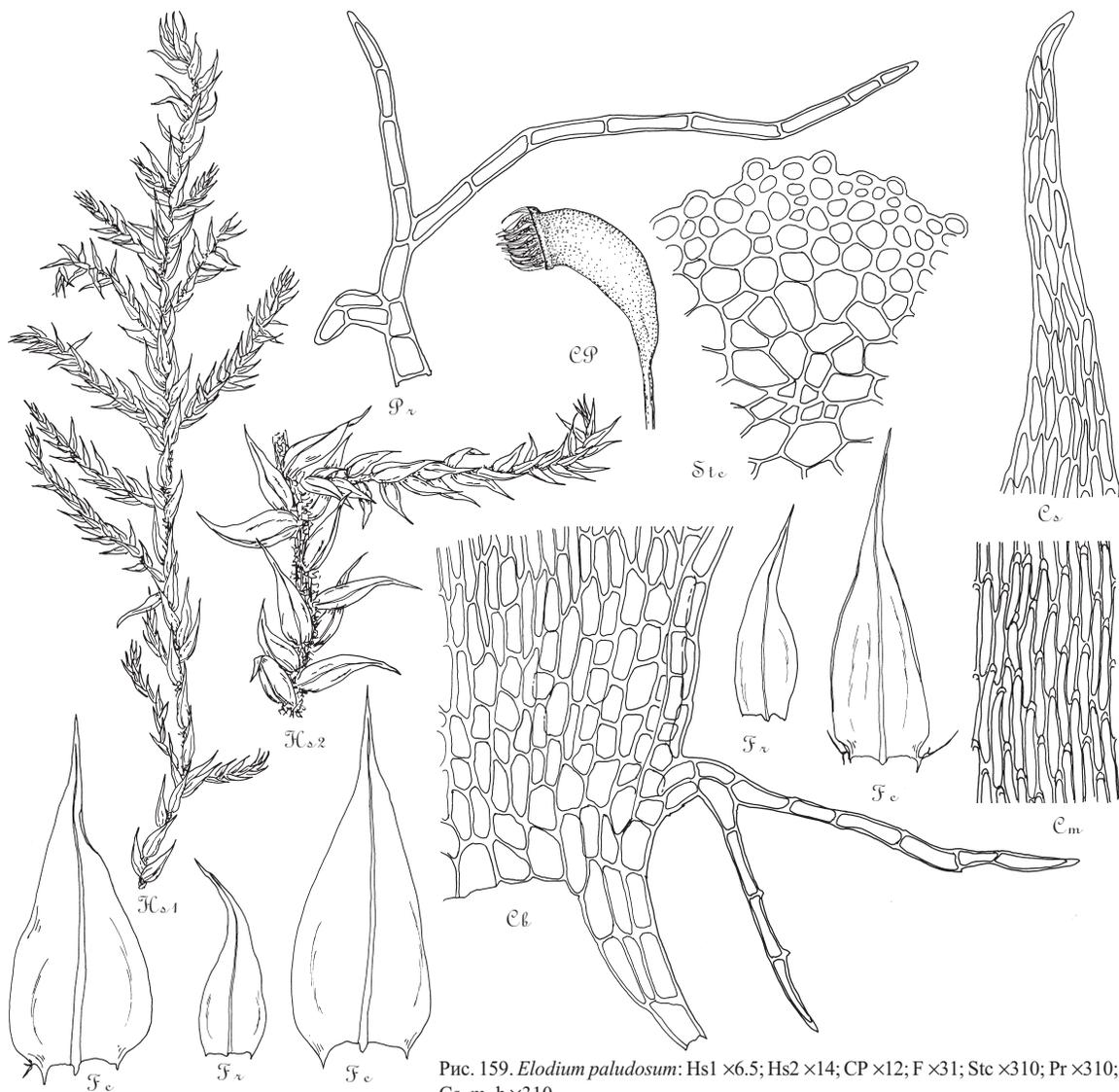


Рис. 159. *Elodium paludosum*: Hs1 $\times 6.5$; Hs2 $\times 14$; CP $\times 12$; F $\times 31$; Stc $\times 310$; Pr $\times 310$; Cs, m, b $\times 310$.

Allen, 2014) on the application of the generic names *Elodium* and *Helodium* seems to be superfluous because these genera are based on different types. *Helodium* Warnst. has been conserved against an earlier generic name for a vascular plant despite the fact that the conservation proposal included a technical error in failing to cite the earlier publication of the moss genus *Helodium* (Sull. in A. Gray) Austin (based on *Hypnum* sect. *Elodium* Sull. in A. Gray). The type of *Helodium* Warnst. is *Hypnum blandowii* while the type of *Hypnum* sect. *Elodium* Sull. in A. Gray is *Hypnum paludosum*. Fortunately, the recent discovery of the non-monophyly of *Helodium blandowii* and *Elodium paludosum* (unpubl.) makes it possible to retain both generic names.

1. ***Elodium paludosum*** Austin, Musci Appalach. 306. 1870. — *Thuidium paludosum* (Austin) Rau & Herv., Cat. N. Amer. Musci 38. 1880. — *Helodium*

paludosum (Austin) Austin ex Broth., Nat. Pflanzenfam. I(3): 1019, f. 736. 1908. — **ЭЛОДИУМ БОЛОТНЫЙ**. Рис. 159, 158.

Стебель до 3 см дл., парафиллии до 10 клеток длиной. Листья 1.0–1.6 \times 0.4–0.6 мм, клетки 25–55(–65) \times 4–6 μ m. Ножка 2.0–2.8 мм, красная, позже бледно-коричневая. Коробочка около 2 мм дл. Зубцы экзостомы до 500 μ m дл., эндостом той же длины или чуть короче, базальная мембрана около 200 μ m, сегменты до 250 μ m дл. Споры 12–15 μ m.

Описан с востока Северной Америки. В целом вид характеризуется дизъюнктивным распространением в умеренном поясе Азии и Северной Америки. В России спорадически встречается на юге Сибири, от Томской области до низовий Амура в Хабаровском крае. Предыдущие указания на находки этого вида отчасти относятся

к *Helodium elodioides* (см. комментарии к этому виду). Произрастает на почве в заболоченных лесах, по краям болот, на сырых лугах в местах с непостоянной влажностью и сезонным подтоплением, в лесах на 'кочках' папоротников. Возможно, большая часть указаний на произрастание на валеже относилась к *Helodium elodioides*.

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

Elodium paludosum мало похож на *Helodium blandowii*, да и вообще представителей семейства Leskeaceae (включая Thuidiaceae). По желто-зеленой окраске растений и их мягкой текстуре он больше напоминает представителей Brachytheciaceae, от которых его отличает наличие парафиллиев. В то же время, *Elodium paludosum* очень похож на *Helodium elodioides*, от которого его отличает, в первую очередь, характер папиллозности клеток пластинки листа: с выступающими верхними углами, а не с папиллой над просветом. Кроме того, его клетки в целом гораздо более длинные, чем у *Helodium elodioides*, а также у него отсутствует рыжеватая окраска, характерная для видов *Thuidium* и *Helodium*. Цвет растений *Elodium paludosum* светло-зеленый или соломенно-желтый, характерный для большинства видов *Brachythecium*. От *Sasaokaea aomoriensis* он отличается острыми, а не тупыми верхушками листьев и парафиллиями, заходящими на нижние части листа (у *Sasaokaea* парафиллии только на стебле).

Род 10. *Sasaokaea* Broth. — Сасаокая

М.С. Игнатов

Растения довольно крупные, зеленые, в рыхлых дерновинках. Стебель простертый, расставленно или б. м. правильно перисто ветвящийся, на верхушке крючковидно загнутый, умеренно густо и б. м. уплощенно облиственный, со слабо развитым центральным пучком, с хорошо дифференцированным склеродермисом; разветвленные парафиллии явно более многочисленные близ оснований и зачатков веточек, имеют разнообразную форму, часто с узко линейными долями. Листья сухие прямо отстоящие, извилистые, влажные б. м. прямо отстоящие, продолговато- или яйцевидно-ланцетные, к верхушке постепенно треугольно заостренные, на самой верхушке нередко притупленные, к б. м. сердцевидному основанию полого закругленные, без выраженного низбежания; край цельный на большей

части длины листа, б. м. отчетливо пильчатый в верхушке, плоский; жилка тонкая, до 0.6–0.8 длины листа; клетки линейные, сильно варьирующие по форме, с отношением длины к ширине (6–)8–10 (–15):1, умеренно толстостенные, гладкие или с несколько выдающимися верхними углами в дистальной части листа, в основании шире и длиннее по всей ширине листа. Веточные листья короче, с жилкой, достигающей 0.9 длины листа. Половой тип неизвестен. Гаметангии и спорофиты неизвестны.

Тип рода – *Sasaokaea japonica* Broth. (= *Sasaokaea aomoriensis* (Paris) Kanda). Род включает 1 вид. Название в честь японского бриолога, тесно сотрудничавшего с Бротерусом, Хисахико Сасаока (Hisahiko Sasaoka, 1889–1945?).

♦ *Sasaokaea aomoriensis* was collected once in the Russian Far East (Primorsky Territory) on a small island in Zaliv Petra Velikogo, the largest gulf in the Sea of Japan (Gorobets, 2004). Unfortunately, this collection was destroyed. It also occurs in Japan. A record of the species from Khabarovsk Territory (Kuptsova *et al.*, 2018) appears to be a misdetermination for a marginal phenotype of the genus *Elodium*. *Sasaokaea aomoriensis* grows on soil in wet habitats. Due to its large-sized plants and branched, long-celled paraphyllia it resembles species of *Palustrisella*; it differs from those species in having softer plants and leaves with weaker, shorter costae. In habit it is most similar to *Limnophyllum mizushimae*, but that species lacks paraphyllia. *Sasaokaea aomoriensis* differs from *Elodium* in having shortly acute and somewhat blunt stem leaves.

1. *Sasaokaea aomoriensis* (Paris) Kanda, J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2, Bot. 16: 74. 1976 [1977] — *Hypnum aomoriense* Paris, Rev. Bryol. 31: 94. 1904. — *Sasaokaea japonica* Broth., Rev. Bryol., n.s. 2: 10. 1. 1929. — Сасаокая аоморийская. Рис. 160.

Стебель до 10(20) мм дл., веточки до 5(10) мм. Стеблевые листья 2–3×0.8–1.3 мм; клетки (30–)60–90(–120)×5–9 μm.

Описан из Японии; является ее субэндемиком, известен также по единичным находкам на Тайване и в России, на одном из островов в заливе Петра Великого Японского моря (Горобец, 2004). К сожалению, единственный образец из России был утрачен (описание приводится по японскому образцу, использованному для молекулярно-филогенетического анализа, выявившего принадлежность рода к Leskeaceae, вопреки предыдущим решениям о его принадлежности к Amblystegiaceae или Neckeraeae (см. Ignatov & Milyutina, 2010). Вид растет на почве, на сырых местах. Видовое название от префектуры Аомори на севере Хонсю. Образцы из Хабаровского края, мной ошибочно определенные как *Sasaokaea*, опубликованные Купцовой и др. (2018), как показало дополнительное изучение, представляли собой нетипичную водную форму рода *Elodium*.



Рис. 160. *Sasaokaea aomoriensis*: Hs1 $\times 6.5$; Hs2 $\times 14$; F $\times 30.5$; Pr $\times 320$; Cs, m, b $\times 320$.

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 Km 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

Sasaokaea aomoriensis – крупный мох со стеблем, покрытым парафиллиями, напоминающими таковые у видов *Palustriella*, от которых *Sasaokaea* отличается более широко заостренными, обычно туповатыми верхушками листьев, существенно более короткой и слабой жилкой, далеко не доходящей до верхушки листа, и в целом более “мягким” обликом, несколько напоминающим *Limnophyllum mizushimae*, который, однако, не имеет парафиллиев.