

Рис. 126. *Pseudoleskeella nervosa*: А – перистом, $\times 200$; В – зубец экзостомы на дорсальной стороне внизу, $\times 3000$; С – зубец экзостомы на дорсальной стороне в средней части, $\times 1900$.

СЕМ. PSEUDOLESKEELLACEAE Ignatov & Ignatova – ПСЕВДОЛЕСКЕЕЛОВЫЕ

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

Растения мелкие, жесткие, ломкие, в б. м. густых, плоских дерновинках, темно- или буро-зеленые, иногда буроватые, не блестящие. *Стебель* простертый или восходящий, при росте в густом покрове прямостоячий, неправильно или б. м. правильно перисто ветвящийся, всесторонне густо облиственный, веточки округло облиственные; гиалодермис отсутствует, центральный пучок развит или отсутствует; парафиллии отсутствуют; проксимальные веточные листья в латеральном положении относительно зачатков веточек, треугольно-ланцетные или треугольно-яйцевидные; ризоиды на стебле ниже места прикрепления листа. *Стеблевые листья* значительно отличаются в зависимости от того, находятся ли они на стелющихся по субстрату или на прямостоячих побегах, варьируя при этом у большинства видов сходным образом: у простертых побегов листья обычно мельче, часто более быстро суженные к верхушке, их жилка короче или, у некоторых таксонов, двойная, при том, что в листьях прямостоячих побегов она простая и б. м. длинная, и клетки пластинки листа длиннее; у горизонтальных ветвящихся побегов, которые часто составляют основную часть об-

ширных сплетений, стеблевые листья отчасти промежуточные, отчасти такие же, как на прямостоячих побегах. *Стеблевые листья* прямостоячих побегов в сухом состоянии от черепитчато прилегающих до прямо отстоящих, иногда односторонне согнутые, во влажном отстоящие; широко яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, постепенно или резко суженные в треугольную или ланцетную, короткую или длинную, острую или туповатую верхушку, к основанию коротко закругленные, вогнутые, часто с двумя субмаргинальными складками; край плоский или местами узко отогнутый, цельный или мелко городчатый; *жилка* простая, до 0.2–0.9(–1.0) длины листа, реже вильчато двураздельная или короткая двойная; *клетки* от округлых или коротко эллиптических до удлинено ромбидальных, 1–2(–3):1, близ жилки в средней части листа длиннее, 2–4:1, толстостенные или с умеренно утолщенными стенками, гладкие или с папиллой в верхнем углу на дорсальной стороне, в углах основания квадратные и поперечно эллиптические клетки образуют обширную группу, высоко вытянутую вдоль края листа. *Веточные листья* обычно несколько мельче стеблевых или не дифференцированы. *Специализированное вегетативное размножение* редко, с помощью собранных в пазухах верхних стеблевых листьев выводковых веточек.

Двудомные, спорофиты редко (*P. nervosa*), крайне редко (*P. catenulata*, *P. tectorum*, *P. rupestris*) или они неизвестны (*P. papillosa*). Ножка длинная. Коробочка прямостоячая или наклоненная, прямая или согнутая. Крышечка коническая, с коротким клювиком. Колечко из мелких клеток, фрагментарно отпадающее. Перистом во влажном состоянии закрывает устье; эндостом с б. м. высокой базальной мембраной, с ресничками или без них. Споры мелкие. Колпачок клубоковидный, голый.

Семейство здесь понимается как включающее единственный род. Самостоятельность ранее выделявшегося рода *Leskeella* (Limpr.) Loeske, б. ч. эпифита с более сильно редуцированным перистомом, из-за чего *Leskeella* и *Pseudoleskeella* относили даже к разным семействам (Crum & Anderson, 1981), не подтвердилась данными молекулярно-филогенетического анализа (Ignatov *et al.*, 2007). Редукция перистомов у эпифитов наблюдается во многих родах бокоплодных мхов (см. подробнее в описании порядка Hymenales в 5 томе данной “Флоры...”). Новые неопубликованные данные указывают на ближайшее родство *Pseudoleskeella* с *Rhytidium*, *Lindbergia* и *Regmatodon*, однако эти группы хорошо отличаются морфологически, и номенлатурных решений по ним можно ожидать только по завершении их полной ревизии в мировом масштабе. Род *Iwatsukiella* ранее был включен нами в *Pseudoleskeellaceae* (Игнатов, Игнатова, 2004), однако последние данные не подтверждают их близкого родства, и он рассматривается здесь в семействе *Leskeaceae*, которое понимается в широком смысле.

Род 1. *Pseudoleskeella* Kindb. —

Псевдолескеелла

Тип рода — *Pseudoleskeella catenulata* (Brid. ex Schrad.) Kindb. Род объединяет 7–10 видов, широко распространенных в холодных, умеренных и аридных районах Северного полушария, а один вид широко представлен в зоне широколиственных листопадных лесов. В России 6 видов (Ignatova *et al.*, 2022a). Название — уменьшительное от *Pseudoleskea*, рода мхов, часто включаемого (в т. ч. и в данной “Флоре...”) в состав *Lescuraeae*.

NB: В описании морфологии листьев видов рода *Pseudoleskeella* мы следуем работе Вильсона и Норриса (Wilson & Norris, 1989), которые показали тенденции изменчивости признаков листьев в зависимости от положения на побегах разных типов. Так, при определении видов *Pseudoleskeella* следует брать для изучения наиболее хорошо развитые листья наиболее хорошо раз-

витых побегов (в описаниях — “листья”), а также листья простертых, ползучих побегов для выяснения, простая в них жилка или двойная (в описаниях — “листья простертых побегов”).

1. Все клетки в средней части листа на дорсальной стороне с крупными папиллами в их верхних углах 3. *P. papillosa*
— Клетки листа на дорсальной стороне гладкие или у части клеток верхние углы б. м. папиллозно выступающие 2
2. Жилка простая, оканчивается в верхушке листа; часто на концах побегов в пазухах листьев скучены выводковые веточки с сильно уменьшенными листьями; на стволах деревьев, реже на камнях 6. *P. nervosa*
— Жилка простая, вильчатая или двойная, до 0.2–0.8 длины листа; выводковые веточки отсутствуют 3
3. Жилка у большинства листьев вильчатая или двойная, иногда у части листьев может быть простая жилка до 0.3–0.7 длины листа 4
— Жилка простая, до 0.2–0.8 длины листа 5
4. Листья из широко яйцевидного или широко яйцевидно-треугольного основания резко суженные в верхушку, составляющую 35–50% длины листа 1. *P. tectorum*
— Листья из яйцевидного или продолговатояйцевидного основания умеренно резко суженные в верхушку, составляющую 45–70% длины листа 4. *P. rupestris* var. *tenuis*
5. Листья б. ч. с короткой верхушкой, составляющей около 0.25–0.35 длины листа, на верхушке туповатые или острые; клетки б. ч. 1–1.5:1, с сильно утолщенными стенками
..... 2. *P. catenulata*
— Листья с б. м. длинной верхушкой, составляющей 0.3–0.7 длины листа, на верхушке острые; клетки б. ч. 1.5–3:1, с умеренно утолщенными стенками 6
6. Листья вертикальных побегов с жилкой до 0.3–0.5(–0.7) длины листа; листья простертых побегов часто с двойной жилкой
..... 4. *P. rupestris* var. *tenuis*
— Листья вертикальных побегов с жилкой до 0.7–0.8 длины листа; листья простертых побегов с простой жилкой 7
7. Верхушки листьев длинные, составляют 0.5–0.7 длины листа; клетки верхушки удлинненно прямоугольные, б. ч. 5–6:1
..... 5. *P. sachalinensis*

- Верхушки листьев более короткие, составляют 0.3–0.5 длины листа; клетки верхушки ромбоидальные, неправильно многоугольные и прямоугольные, б. ч. 2–4:1 4. *P. rupestris* var. *rupestris*
- ◆
1. All median leaf cells with prominent single papillae at the upper cell ends 3. *P. papillosa*
Wilson & Norris (1989) considered *Pseudoleskeella papillosa* endemic to northern Europe. In European Russia it is known only from the Kola Peninsula and the Urals. In Asiatic Russia the species is known from scattered localities in many relatively well explored mountain areas. But, the species has not been recorded from the high Arctic and the Caucasus. *Pseudoleskeella papillosa* is the smallest species of the genus and has large papillae that are evident on all of its median leaf cells. Papillose morphs of *P. tectorum* in contrast have papillae that can be seen on the dorsal leaf surfaces when a whole stem with leaves is put on a microscope slide, but at high microscope magnification only a few cells with papillae can be seen. Brood branches are occasionally present in *P. papillosa*. Sometimes they are clustered near the stem tips.
- Leaf cells smooth or weakly prorate or only a few cells with single, small or large papillae at the upper cell ends 2
2. Costae single, percurrent; axillary brood branches usually present; corticolous, rarely saxicolous. 6. *P. nervosa*
Pseudoleskeella nervosa is a common epiphyte on broad-leaved trees in southern parts of the forest zone and in the forest-steppe zone of European Russia. In Asiatic Russia it occurs in West Siberia (Novosibirsk and Kemerovo Provinces, Altaisky Territory, Republic of Altai) and a few localities in the Russian Far East (Kamchatka; Primorsky Territory; Sakhalin Island and Kunashir Islands) where it grows on rotten wood and trunks of poplar and other broad-leaved trees, rarely on rocks. Most previous records of *P. nervosa* from rocky substrates in continental areas of Asiatic Russia actually belong to *P. rupestris*. These two species can be distinguished by the presence of clustered brood branches at the stem tips of *P. nervosa*, which are always absent in *P. rupestris*. *Pseudoleskeella nervosa* is also characterized by having leaves with percurrent costae and short leaf cells, whereas in *P. rupestris* the costae usually end at 0.5–0.8 the leaf length and its midleaf cells are elongate-rhomboidal. Specimens of *P. papillosa* are sometimes misidentified as *P. nervosa* because *P. papillosa* occasionally has small-leaved brood branches clustered near its stem tips. However, *P. papillosa* has smaller plants with short, double leaf costae and prominent leaf cell papillae. In the Caucasus and Crimea there are plants with partly bistratose leaf margins which were described as *Leskeella incrassata* (Lindb. ex Broth.) Broth. Similar plants also occur sporadically in southern Europe. Molecular-phylogenetic data (Ignatova *et al.*, 2022a) support the view that these populations do not merit any taxonomic recognition.
- Costae single, forked or double, extending 0.2–0.9 the leaf length; axillary brood branches absent; saxicolous, rarely corticolous 3
3. Costae forked or double in most leaves from both upright and creeping stems, occasionally single in some leaves 4
- Costae single in all leaves or single in leaves from upright stems and forked or double in leaves from creeping stems 5
4. Leaves broadly ovate or broadly ovate-triangular at base, abruptly tapered to acumina that are 35–50% the leaf length 1. *P. tectorum*
Pseudoleskeella tectorum has a Holarctic distribution. In Russia it is known from most well explored mountain areas and some lowlands where calcareous outcrops along river banks are more or less numerous (e.g., Tatarstan, Volgograd Province). It is absent in areas where rocky substrates are absent or rare. This may be due to a low ability to spread: capsules have not been found in any Russian collections. The vast majority of collections were made on rocks, and only a few on tree trunks (in Dagestan, Caucasus). The species has occasionally been confused with *P. rupestris* var. *tenuis* which often has leaves with double costae. The latter species however has variable costae which are partly or mainly single with double costae on leaves from creeping or stoloniferous stems or on small-sized plants growing in unfavorable conditions. In *P. tectorum* leaves with forked costae predominate.
- Leaves ovate or ovate-oblong at base, somewhat abruptly tapered to acumina that are 45–70% the leaf length 4. *P. rupestris* var. *tenuis*
Pseudoleskeella rupestris var. *tenuis* was recognized during a molecular phylogenetic study of *Pseudoleskeella* (Ignatova *et al.*, 2022). This study found some small plants that had many leaves with double costae that did not belong to *P. tectorum* but rather occupied a basal position in a clade of *P. rupestris*. The latter spe-

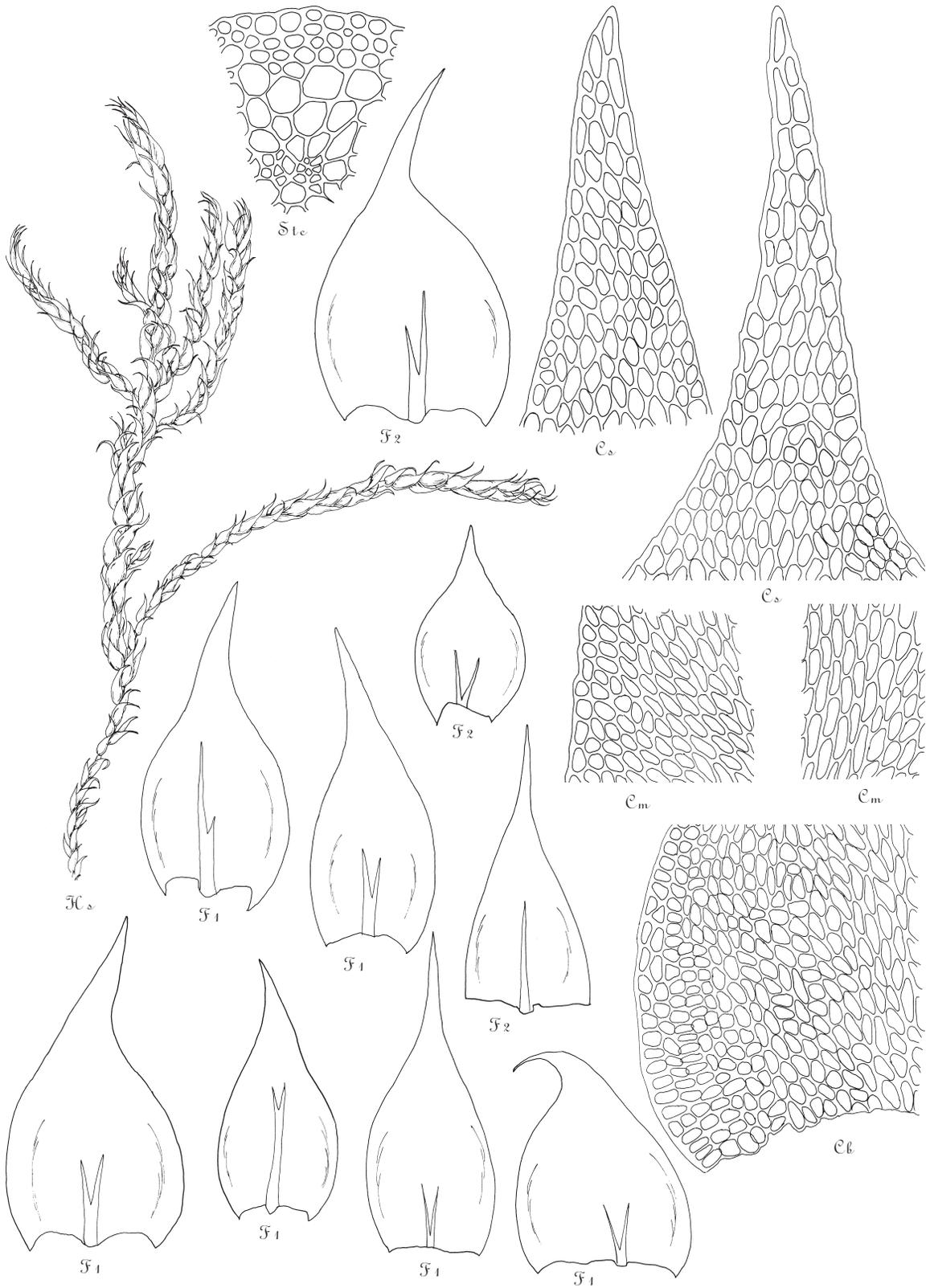


Рис. 127. *Pseuoleskeella tectorum*: Hs $\times 15$; F $\times 75$; Stc $\times 300$; Cs, m, b $\times 317$.

F1 – листья с восходящих побегов/ from ascending shoots; F2 – листья с простертых по субстрату побегов / from creeping shoots .

cies is very polymorphous and also genetically heterogeneous. However, the combination of molecular phylogenetic and morphological evidence validates the recognition of these plants as a new variety: *P. rupestris* var. *tenuis*. *Pseudoleskeella rupestris* var. *tenuis* is characterized by slender plants with short costae in leaves from upright stems and double costae in leaves from creeping stems. It is known from scattered localities in the Urals, Altai Mountains, Krasnoyarsk Territory, Yakutia, and the northern part of the Russian Far East. It grows on shaded, dry rocks and on silt covered rocks in floodplains. Its differs from *P. sachalinensis* in having usually shorter leaf acumina; shorter apical leaf cells; and shorter costae in leaves from erect stems.

5. Leaf apices acute, often blunt; acumina 0.2–0.4 (–0.5) the leaf length; leaf cells 1–1.5:1, thick-walled 2. *P. catenulata*
 In Russia *Pseudoleskeella catenulata* occurs mainly in European Russia and the Caucasus with scattered localities in Asiatic Russia. The combination of leaves with short acumina, thick-walled leaf cells, stout costae extending to mid-leaf or slightly above, and densely imbricate leaves is diagnostic for this species.
- Leaf apices acuminate; acumina 0.3–0.6(–0.7) the leaf length; leaf cells 1.5–3:1, moderately thick-walled 6
6. Leaves from creeping stems often with double or forked costae; leaves from upright stems with costae to 0.3–0.5(–0.7) the leaf length 4. *P. rupestris* var. *tenuis*
- Leaves from creeping stems with single costae; leaves from upright stems with costae to (0.5–) 0.7–0.9 the leaf length 7
7. Leaf acumina 0.5–0.7 the leaf length; upper leaf cells elongate-rectangular, 4–6:1 5. *P. sachalinensis*
Pseudoleskeella sachalinensis was described from the southern Russian Far East (Sakhalin Island). Plants having leaves with long acumina and costae to 0.7–0.8 the leaf length were previously identified as *P. rupestris*; but molecular markers place them very close to *P. catenulata* which is morphologically distinct from *P. sachalinensis* (Ignatova *et al.*, 2022a). *Pseudoleskeella sachalinensis* is currently known only from the type locality. It was collected on rocks in a fir forest at 450 m a.s.l.
- Leaf acumina 0.3–0.5 the leaf length; upper leaf cells rhomboidal, irregularly polygonal and rectangular, 2–4:1 4. *P. rupestris* var. *rupestris*

Pseudoleskeella rupestris was described from Norway. Hedenäs & Söderstöm (1992) included *P. sibirica* (described from the Lower Yenisey River, Siberia) in this species. The type specimens of both taxa have leaves with markedly long costae—double or single and short—are treated here as *P. rupestris* var. *tenuis*. In Russia *P. rupestris* var. *rupestris* is known from the Kola Peninsula, the Urals, the Caucasus, mountains of southern Siberia, and the southern Russian Far East. It occasionally occurs in northern Siberia in areas with calcareous bedrocks. When well-developed *P. rupestris* is markedly larger than *P. tectorum*, *P. catenulata*, *P. papillosa*, and *P. rupestris* var. *tenuis*.

1. ***Pseudoleskeella tectorum*** (Funck ex Brid.) Kindb. in Broth., Nat. Pflanzenfam. 229[I,3]: 997. 1907. — *Hypnum tectorum* Funck ex Brid., Bryol. Univ. 2: 582–583. 1827. — **Псевдолескеелла кровельная**. Рис. 127.

Стебель 1–2.5 см дл., б. м. густо облиственный, с центральным пучком. *Листья* сухие прямо отстоящие или несколько односторонне обращенные, (0.25–)0.5–0.7(–1.0)×(0.2–)0.3–0.4(–0.55) мм, широко яйцевидные, кверху б. м. резко суженные в ланцетную верхушку; край цельный или в верхушке очень слабо тупо пильчатый; *жилка* от вильчато раздвоенной (до 1/5–1/3 длины листа) до простой (до 2/3 длины листа); *клетки* (8–)12–25×(5–)6–9(–12) μm, с умеренно утолщенными стенками, гладкие или, реже, с небольшой папиллой в верхнем углу у немногих клеток. *Листья простертых побегов* с двойной или вильчатой, редко с простой жилкой. *Спорофиты* с территории России неизвестны. [*Ножка* 1.5 см. *Коробочка* наклоненная, слабо согнутая, около 1 мм дл. *Крышечка* коническая, с коротким клювиком. *Эндостом* с рудиментарными ресничками].

Описан из Германии. Распространен по всей Голарктике, преимущественно в горных районах, от высокой Арктики на юг в Евразии до Испании, Италии, Турции, Ирана, Афганистана, Гималаев, Тибета, Центрального Китая, в Северной Америке от севера Канады до Калифорнии, Аризоны и Нью-Мексико на юге (но на востоке США отсутствует). В европейской России *Pseudoleskeella tectorum* встречается на Кольском полуострове, Урале и рассеянно на равнине; в азиатской части страны вид спорадически распространен в горных регионах на юге Сибири, Таймыре, в Якутии, на Чукотке, Камчатке, юге Дальнего Востока. На равнинных территориях европейской части растет на известняках и мелах, в горных районах на более широком спектре горных пород.

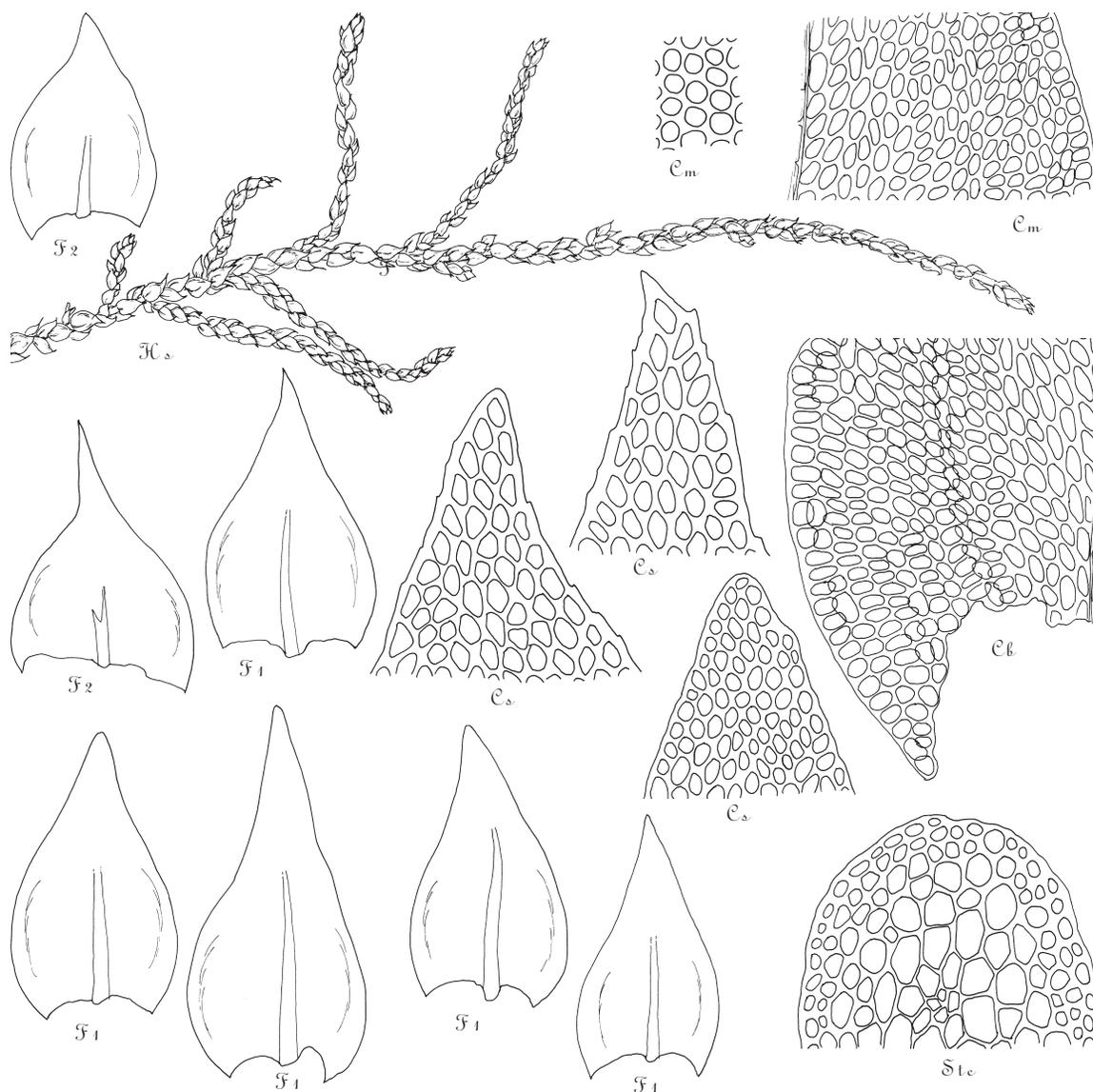


Рис. 128. *Pseudoleskeella catenulata*: Hs $\times 15$; F $\times 75$; Stc $\times 300$; Cs, m, b $\times 317$. F1 – листья с восходящих побегов/ from ascending shoots; F2 – листья с простертых по субстрату побегов / from creeping shoots .

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ **Km Kmu** Ura
 Kn Le Ps No Vo Ki **Ud Pe Sy**
 Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko VI **Rz** Nn Ma Mo Chu **Ta Ba Che**
 Ku Be OrL Li Vr Ro Tm Pn **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 характеризуется относительно короткой, на верхушке вильчатой жилкой у значительной части листьев с б. м. “нормально” облиственных побегов. *Pseudoleskeella tectorum* сильно варьирует по габитусу, облиственности (от плотно черепитчатой до сравнительно

рыхлой), а также форме листьев (от коротко до б. м. длинно заостренных) – см. Ignatov & Suragina (2000). Отличия от *P. catenulata* состоят в значительно менее толстостенных клетках и вильчатой жилке. Папиллозные формы *P. tectorum* можно спутать с *P. papillosa*, которая также имеет короткую вильчатую жилку и клетки с папиллозно выступающими на дорсальной стороне верхними углами; однако *P. papillosa* – более мелкое растение, с листьями $0.4\text{--}0.5 \times 0.25\text{--}0.3$ мм; папиллы имеются почти во всех клетках листа, и они более массивные. Наибольшие сложности возникают при отличении *P. tectorum* от *P. rupestris* var. *tenuis*, поскольку оба таксона могут иметь листья и с простой, и с короткой вильчатой жилкой. Следует иметь в виду, что у нормально развитых пря-

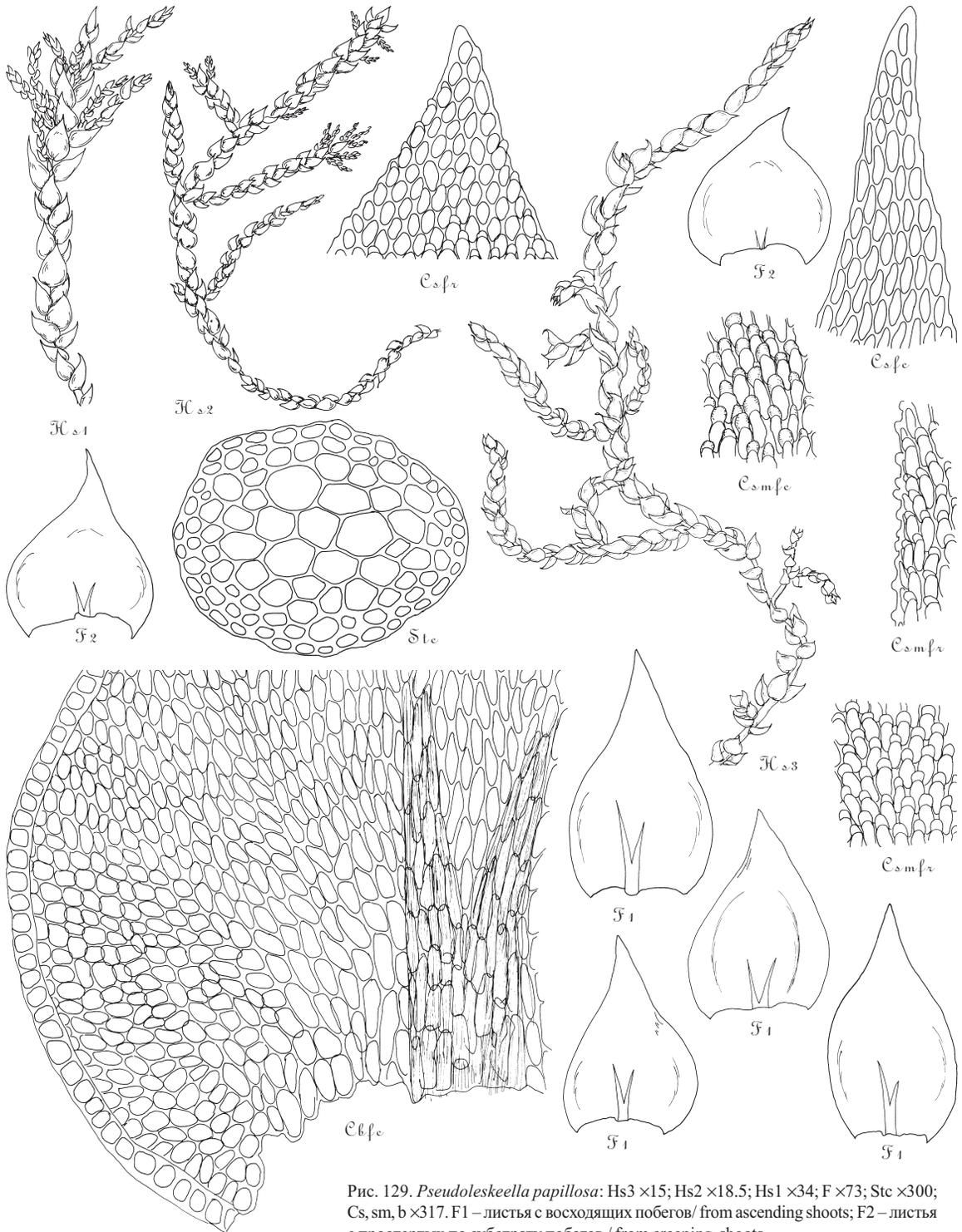


Рис. 129. *Pseudoleskeella papillosa*: Hs3 ×15; Hs2 ×18.5; Hs1 ×34; F ×73; Stc ×300; Cs, sm, b ×317. F1 – листья с восходящих побегов/ from ascending shoots; F2 – листья с простертых по субстрату побегов / from creeping shoots .

мостоячих побегов *P. tectorum* листья обычно с вильчатой жилкой, а у *P. rupestris* var. *tenuis* – со слабой простой жилкой до середины листа, тогда как вильчатая или короткая двойная жилка у нее часто бывает в листьях простертых по субстрату побегов.

2. *Pseudoleskeella catenulata* (Brid. ex Schrad.) Kindb., Eur. N. Amer. Bryin. 1: 48. 1897. — *Pterigynandrum catenulatum* Brid. ex Schrad., J. Bot. (Schrader) 1801(1): 195. 1803. — Псевдолескеелла цепочковидная. Рис. 128.

Стебель 1–1.5 см дл., густо, плотно черепитчато облиственный, с центральным пучком. *Листья* прямые, реже слабо согнутые, 0.3–0.6(–0.8)×0.25–0.35(–0.4) мм, широко яйцевидные,верху постепенно, реже б. м. быстро суженные в б. м. короткую, широкую, туповатую или заостренную верхушку, закругленные к основанию; край цельный; *жилка* простая, оканчивается в середине листа, иногда около 2/3 длины листа, реже очень короткая; *клетки* округлые или эллиптические, 10–16×7–9 μm, толстостенные, гладкие. *Листья простертых побегов* с простой жилкой. *Спорофиты* с территории России неизвестны. [*Коробочка* вдвое длиннее ширины, слабо согнутая и наклоненная. *Перистом* полно развитый, с ресничками, равными по длине сегментам].

Описан из Швейцарии. Голарктический, преимущественно горный вид; встречается от Арктики до Северной Африки, Израиля, Средней Азии, Гималаев, Тибета, Центрального Китая. В России спорадически распространен по всей территории, преимущественно в горных районах (нередок по всему Кавказу), на относительно сухих скальных выходах, как на известняках, так и на породах смешанного состава. Единичные находки известны в равнинных районах европейской части России на выходах известняков и мелов на склонах к долинам рек на Среднерусской возвышенности.

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

Комплекс признаков, позволяющий отличить этот вид, включает толстостенные клетки листа; простую жилку, оканчивающуюся в середине листа или иногда немного выше; короткую, туповатую или острую верхушку; и цельный край листа. Отличия форм *P. catenulata* с острой верхушкой от *P. rupestris* заключаются в том, что у *P. catenulata* листья более мелкие (0.4–0.6 мм дл. против 0.5–1.5 мм дл.), с более короткими и более широко заостренными верхушками, обычно прямые, а не односторонне обращенные, с жилкой до середины листа, а не до 0.7–0.8 длины листа, и клетки короткие, 1.0–1.5:1 (а не 1.5–3.0:1), с сильнее утолщенными стенками и округлым или эллиптическим, а не часто угловатым просветом. *Pseudoleskeella rupestris* var. *tenuis* сходна с *P. catenulata* тем, что у нее на прямостоячих побегах обычно бывают листья с жилкой до середины листа, однако листья простертых побегов у этого вида нередко имеют короткую вильчатую жилку (у *P. cate-*

mulata жилка в листьях простертых побегов простая). Кроме того, листья прямостоячих побегов *P. rupestris* var. *tenuis* отличаются более длинно и узко заостренными верхушками, а клетки в середине листа удлиненно ромбoidalные или неправильно многоугольные и менее толстостенные, с угловатым, а не округлым или эллиптическим просветом.

3. **Pseudoleskeella papillosa** (Lindb.) Kindb., Eur. N. Amer. Bryin. 1: 49. 1897. — *Leskea papillosa* Lindb., Bot. Not. 1872: 135. 1872. — **Псевдолескеелла папиллозная**. Рис. 129.

Стебель 1–1.5 см дл., густо или рыхло черепитчато облиственный, центральный пучок отсутствует. *Листья* (0.3–)0.4–0.5×0.25–0.3(–0.4) мм, широко яйцевидные,верху постепенно, реже б. м. резко суженные в короткую, треугольную или ланцетную, острую, реже туповатую верхушку; край цельный, волнистый или городчатый от выступающих папилл; *жилка* вильчато раздвоенная или двойная, до 1/5–1/3 длины листа; *клетки* в середине листа 10–24×5–9 μm, с умеренно утолщенными стенками, с крупной папиллой в верхнем углу каждой клетки на дорсальной стороне листа. *Листья простертых побегов* с двойной жилкой. *Вегетативное размножение* выводковыми веточками, пучковидно скученными в пазухах листьев на верхушках побегов (представлены не во всех образцах). *Спорофиты* неизвестны.

Описан из Европы. Вид указывался из многих частей света, но, по-видимому, многие указания основаны на неверных определениях слабо папиллозных форм других видов рода. Вильсон и Норрис (Wilson & Norris, 1989) считают его эндемиком Северной Европы. Наши данные подтверждают заключение о том, что в Европе этот вид встречается только на севере, однако наиболее частым его следует считать в Азии, где его находки есть почти во всех хорошо изученных районах, где имеются горы. Вид растет только на камнях в районах с холодным климатом, так что на протяженных равнинных территориях его отсутствие вполне закономерно.

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

Согласно наблюдением Тана и др. (Tan *et al.*, 1995), б. м. развитая папиллозность может наблюдаться в отдельных популяциях *P. tectorum* и *P. catenulata*. У этих видов, однако, папиллы имеются лишь на немногих клетках, часто в верхней части жилки и около нее. При

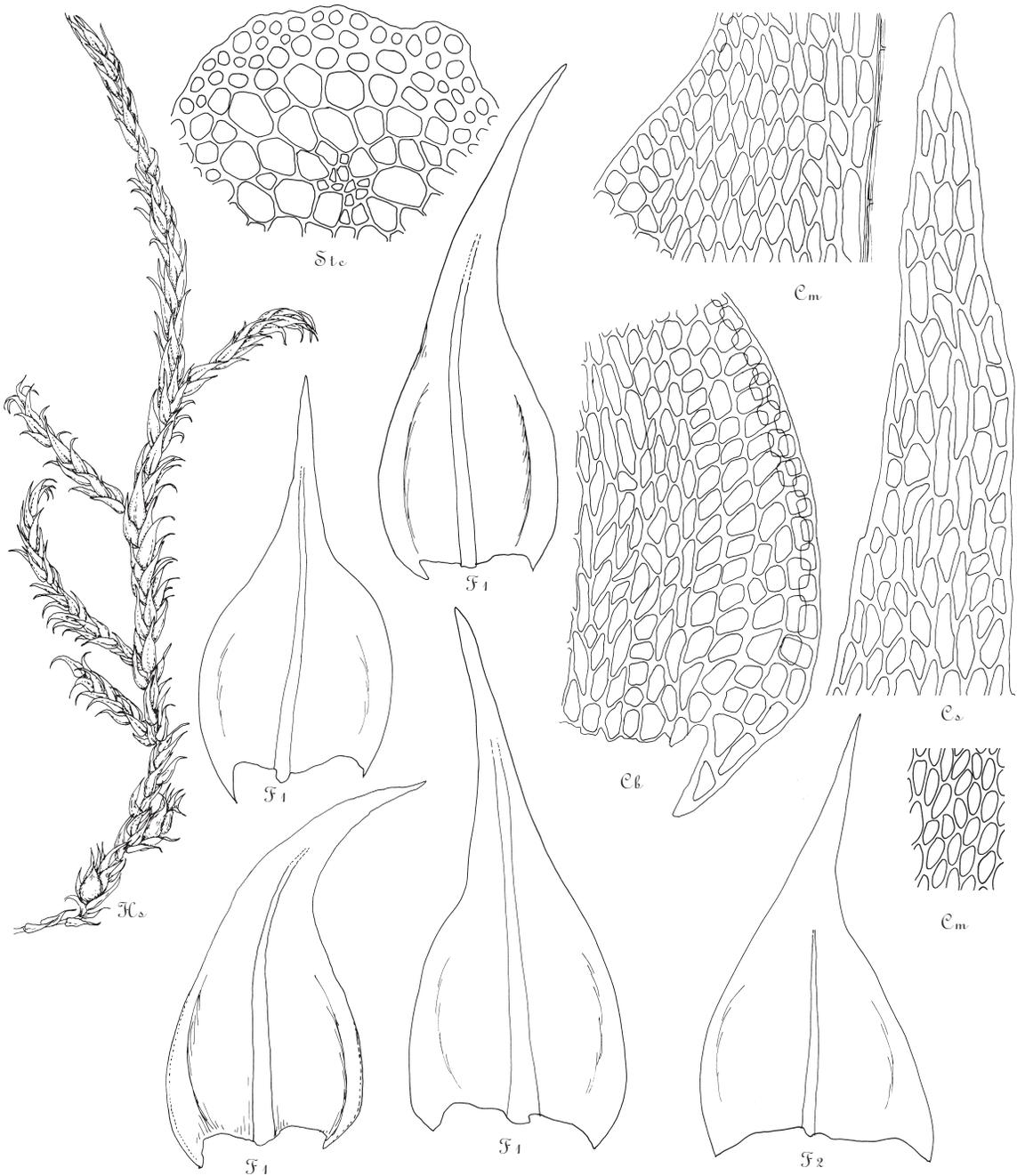


Рис. 130. *Pseudoleskeella rupestris* var. *rupestris*: Hs $\times 15$; F $\times 75$; Stc $\times 300$; Cs, m, b $\times 317$. F1 – листья с восходящих побегов/ from ascending shoots; F2 – листья с простертых по субстрату побегов / from creeping shoots.

этом некоторые листья на сгибе видны как папиллозные, другие – как гладкие. У *P. papillosa* же папиллы крупные и хорошо видны на всех клетках, кроме самой верхушки и основания. По характеру папиллозности этот вид похож на виды родов *Heterocladium* и *Heteroclatiella* (одно время *P. papillosa* относили к роду *Heterocladium*). Распространенная на севере европейской России *Heteroclatiella dimorpha* отличается от *P.*

papillosa б. м. крупно пильчатым (а не папиллозно-городчатым) краем стеблевых листьев и резкой дифференциацией стеблевых и веточных листьев, причем стеблевые – длинно и узко заостренные. Наличие в некоторых образцах *P. papillosa* из России выводковых веточек, нередко собранных в кластеры на верхушках побегов, иногда приводило к тому, что ее путали с *P. nervosa*, поскольку этот признак указывался в опре-

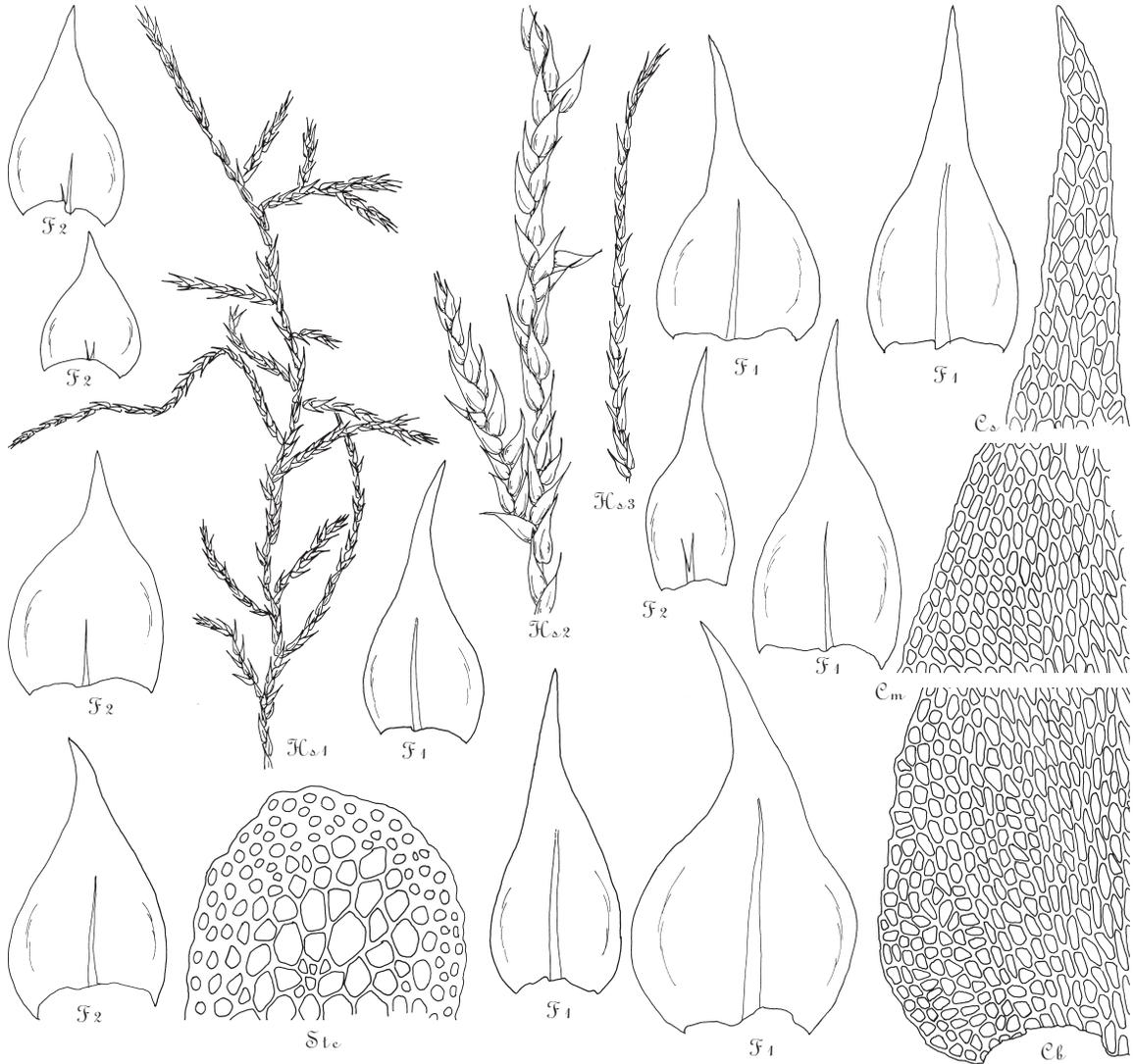


Рис. 131. *Pseudoleskeella rupestris* var. *tenuis*: Hs1 $\times 9$; Hs2, 3 $\times 18.5$; F $\times 75$; Stc $\times 300$; Cs, m, b $\times 300$. F1 – листья с восходящих побегов/ from ascending shoots; F2 – листья с простертых по субстрату побегов/ from creeping shoots.

делителях только для последнего вида, а для *P. papillosa* никогда не отмечался. Однако микроскопическое изучение листьев позволяет легко различить эти виды: у *P. papillosa* листья имеют короткую верхушку, жилка короткая двойная или вильчатая и все клетки имеют крупную папиллу в верхнем углу на дорсальной стороне листа, тогда как у *P. nervosa* листья с длинной и узкой верхушкой, жилка оканчивается в самой верхушке листа (вверху имеет неясные очертания) и клетки гладкие. Кроме того, *P. papillosa* обычно растет на камнях, а *P. nervosa* чаще является эпифитом или эпиксиллом и на каменистых субстратах встречается редко.

4. *Pseudoleskeella rupestris* (Berggr.) Hedenäs & L. Söderstr. var. *rupestris*, *Lindbergia* 17(2/3): 64. 1991[1992]. — *Leskea rupestris* Berggr., *Acta Univ. Lund.* 3(7): 9, f. 10–13. 1866. — *Pseudoleskeella*

sibirica (Arnell) P.S. Wilson & D.H. Norris, *Bryologist* 92: 390. 1989. — *Leskea nervosa* var. *sibirica* Arnell, *Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl.*, n.s. 23(10): 109. 1890. — *Pseudoleskeella nervosa* var. *sibirica* (Arnell) E. Lawton, *Moss Fl. Pacif. N.W.* 258. 1971. **Псевдолескеелла скальная.** Рис. 130.

Стебель 1–2 см дл., с центральным пучком. *Листья* прямостоячих побегов прилегающие, прямые, прямо отстоящие или слегка односторонне обращенные, 0.7–1.0 \times 0.3–0.5 мм, из яйцевидного основания постепенно или б. м. резко суженные в ланцетную, длинно заостренную, прямую или несколько согнутую верхушку; край цельный или вверху слабо пильчатый; *жилка* сильная, до 2/3–3/4 длины листа; *клетки* в середине листа ром-

бические или удлинненно ромбоидальные, ближе к краю листа округло-многоугольные или коротко эллиптические, $10-42 \times 7-9 \mu\text{m}$, с умеренно утолщенными стенками, гладкие (у единичных клеток верхний угол может папиллозно выступать). *Листья простертых побегов* с простой жилкой до 0.5–0.9 длины листа. *Спорофиты* очень редко. *Ножка* 1 см. *Коробочка* прямостоячая, прямая, 1.5 мм дл. Степень редукции эндостома промежуточная между *P. nervosa* и *P. catenulata*. *Споры* 9–12 μm .

Описан из Норвегии. Распространение вида не вполне известно. Название *P. rupestris* было предложено Хеденасом и Содерстромом (Hedenäs & Söderström, 1991) в качестве приоритетного для таксона, который ранее был известен как *P. sibirica* (Wilson & Norris, 1989) или *P. nervosa* var. *sibirica* (Абрамова и др., 1961; Lawton, 1971). Игнатова и др. (Ignatova et al., 2022a) подтвердили правильность синонимизации *P. sibirica* с *P. rupestris*, однако выявили в составе последнего вида самостоятельный, не описанный ранее таксон, *P. rupestris* var. *tenuis*, отличающийся от var. *rupestris* короткой двойной жилкой у части листьев (иногда у большинства листьев) и дифференцированный также по молекулярным маркерам. Таким образом, распространение этих двух разновидностей в мире нуждается в уточнении. На территории России *P. rupestris* var. *rupestris* распространена более широко, чем *P. rupestris* var. *tenuis*. Типовая разновидность встречается довольно часто в большинстве районов азиатской части, есть на Кольском полуострове, Урале и Кавказе.

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** **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**

Pseudoleskeella rupestris var. *rupestris* похожа по форме листьев на *P. nervosa*, но отличается тем, что никогда не развивает выводковых веточек и имеет более короткую жилку, во многих листьях оканчивающуюся заметно ниже верхушки листа, тогда как у *P. nervosa* жилка заходит в узкую верхушку, хотя имеет сверху неясные очертания; кроме того, у *P. rupestris* клетки вдоль жилки на большей части основания листа удлиненные, а у *P. nervosa* короткие. У этих двух видов есть также отличия в экологии: *P. rupestris* – эпифит, растущий на камнях разных горных пород, тогда как *P. nervosa* обычно растет на стволах широколиственных деревьев и тополя, на гнилой древесине, и только как исключение на камнях. Отличия *P. rupestris* var. *rupestris* от *P. rupestris* var. *tenuis*, *P. catenulata* и *P. sachalinensis* даны в комментариях к этим таксонам.

4a. *Pseudoleskeella rupestris* var. *tenuis* Ignatov & Ignatova, Arctoa 31: 10. 2022. — **Псевдолескеелла скальная тонкая**. Рис. 131.

Стебель 1.0–1.5 см дл., с центральным пучком. *Листья* прямостоячих побегов прямые, $0.5-0.7 \times 0.2-0.4$ мм, из яйцевидного основания б. м. резко суженные в ланцетную, длинно заостренную, прямую или слабо согнутую верхушку; край слабо пильчатый или цельный; *жилка* слабая, до 0.5(0.7) длины листа или, у истонченных растений, короткая двойная; *клетки* в середине листа округло-многоугольные или удлинненно ромбоидальные, $10-15 \times 5-7 \mu\text{m}$, с умеренно утолщенными стенками, гладкие. *Листья простертых побегов* с короткой двойной или, реже, с короткой простой жилкой до 0.5 длины листа. *Спорофиты* неизвестны.

Данная разновидность описана из азиатской России (с хребта Орулган на севере Якутии). Листья с варибельной жилкой, от простой до короткой двойной, приводили к тому, что такие растения определялись как *P. tectorum* или *P. rupestris*. Полученные недавно молекулярно-генетические данные показали, что они близки к *P. rupestris*, занимая базальное положение в кладе этого вида, но имеют и генетические, и морфологические отличия (Ignatova et al., 2022a). Распространение этого таксона в России и за ее пределами требует уточнения. По имеющимся в настоящий момент данным, он встречается на Северном Урале, Алтае, в Якутии и на о. Сахалин. Растет на б. м. сухих камнях на открытых местах и на затененных скалах.

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** **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**

Отличия *P. rupestris* var. *tenuis* от var. *rupestris* заключаются в более мелких размерах растений, с листьями $0.5-0.7 \times 0.2-0.4$ мм против $0.7-1.0 \times 0.3-0.5$ мм, более короткой жилке, простой в листьях прямостоячих побегов, обычно до середины листа, а не до 2/3–3/4 длины листа, и часто двойной в листьях простертых побегов (у var. *rupestris* жилка в таких листьях всегда простая), и более мелких клетках в средней части листа ($10-15 \times 5-7 \mu\text{m}$ против $10-42 \times 7-9 \mu\text{m}$).

5. *Pseudoleskeella sachalinensis* Ignatov & Ignatova, Arctoa 31: 14. 2022. — **Псевдолескеелла сахалинская**. Рис. 132.

Стебель 1.0–1.5 см дл., с центральным пучком. *Листья* прямостоячих побегов прямые или слегка

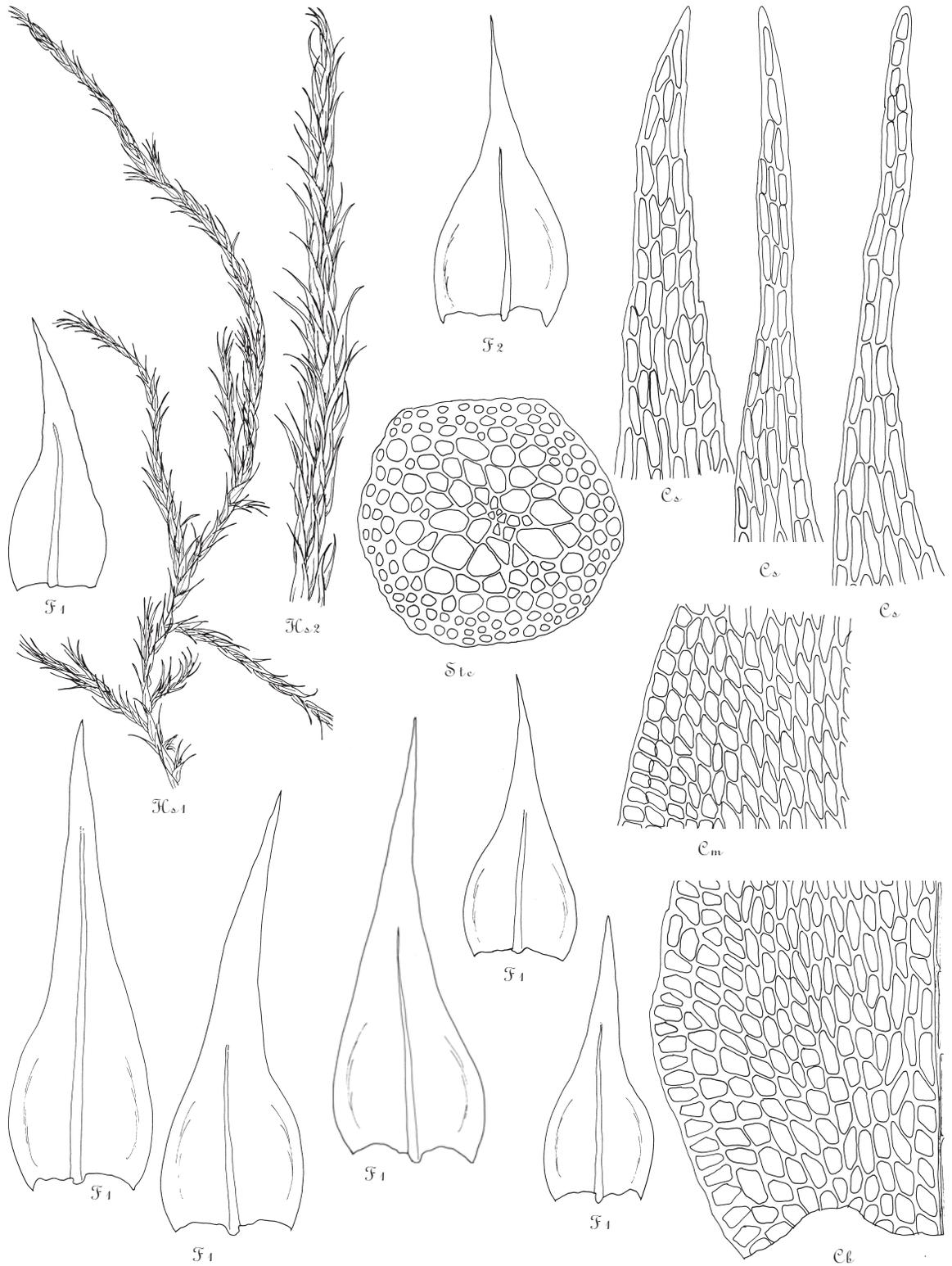


Рис. 132. *Pseudoleskeella sachalinensis*: Hs1 $\times 9$; Hs2 $\times 18.5$; F $\times 75$; Stc $\times 300$; Cs, m, b $\times 300$. F1 – листья с восходящих побегов/ from ascending shoots; F2 – листья с простертых по субстрату побегов / from creeping shoots .

односторонне обращенные, 0.7–1.0×0.2–0.4 мм, из яйцевидного основания б. м. резко суженные в длинную, ланцетную, узко заостренную, прямую или слабо согнутую верхушку; край цельный или местами слабо пильчатый, плоский; *жилка* слабая, до 0.6–0.8 длины листа; *клетки* в середине листа удлинено ромбоидальные, 19–35×6–8 μm, к краю листа короче, ромбоидальные, квадратные и поперечно прямоугольные, с умеренно утолщенными стенками, гладкие; клетки верхушки листа удлинено прямоугольные, 16–35 μm дл. *Листья протертых побегов* немного мельче, с более широким основанием, с простой жилкой. *Спорофиты* неизвестны.

Описан с юга российского Дальнего Востока, с о. Сахалин. Растения, имеющие листья с длинными верхушками и с простой жилкой, оканчивающейся выше середины листа, были ранее определены как *P. rupestris*; впоследствии, однако, выяснилось, что по молекулярно-генетическим данным этот образец очень близок к *P. catenulata*, виду, контрастно отличающемуся по морфологическим признакам (коротким верхушкам листа и коротким, толстостенным клеткам). *Pseudoleskeella sachalinensis* в настоящее время известна только по типовому образцу, и ее распространение требует уточнения. Собрана на камнях в пихтарнике на высоте 450 м над ур. м.

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

Этот вид отличается от сходных с ним *P. rupestris* var. *rupestris* и var. *tenuis* более длинными верхушками листьев, сверху часто очень узко заостренными, образованными удлинено прямоугольными клетками, с односторонним окончанием из 2–3 длинных клеток.

6. *Pseudoleskeella nervosa* (Brid.) Nyholm, III. Moss Fl. Fennoscandia. II. Musci 776. 1969. — *Pterigynandrum nervosum* Brid., Muscol. Recent. Suppl. 1: 132–133. 1806. — *Leskeella nervosa* (Brid.) Loeske, Moosfl. Harz. 255. 1903. — *L. incrassata* (Lindb. ex Broth.) Broth., Nat. Pflanzenfam. I(3): 996. 1907. — *Leskea incrassata* Lindb. ex Broth., Acta Soc. Sci. Fenn. 19(12): 96. 1892. — **Псевдо-лескеелла жилковатая**. Рис. 133, 126.

Стебель 1–2 см дл., с центральным пучком. *Листья* 0.7–1.0×0.3–0.5 мм, из широко яйцевид-

ного основания резко или постепенно суженные в б. м. узкую, длинно заостренную верхушку; край цельный; *жилка* сильная, оканчивается в верхушке листа; *клетки* округло-многоугольные или коротко эллиптические, 10–26×7–9 μm, умеренно толстостенные, гладкие (у единичных клеток верхний угол может папиллозно выступать). *Листья протертых побегов* немного мельче, с более широким основанием, с простой жилкой, оканчивающейся в верхушке листа. *Вегетативное размножение* выводковыми веточками, пучковидно скученными в пазухах листьев на верхушках побегов. *Спорофиты* изредка. *Перихециальные листья* прямостоячие, из прилегающего основания длинно и узко заостренные. *Ножка* 1.5 см. *Коробочка* прямостоячая, прямая, коротко цилиндрическая, 1.5 мм дл. *Зубцы экзостомы* внизу поперечно исчерченные; базальная мембрана *эндостомы* низкая, сегменты короткие, реснички отсутствуют или очень короткие. *Споры* 12–17 μm.

Широко распространенный вид по всей Голарктике, в Евразии от севера таежной зоны на юг до островов Средиземного моря, Ближнего Востока, Гималаев, юга Китая. В европейской России встречается нередко в южной ее половине, где распространены широколиственные леса. В азиатской части страны известен из немногих местонахождений в Западной Сибири и на Дальнем Востоке (Камчатке, Приморском крае, Сахалине и Курильских островах); есть также единичные указания из Магаданской области и Корякии. Растет на стволах широколиственных деревьев в старых лесах, гнилой древесине, редко на камнях.

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

Вид легко узнать в поле по скученным на концах побегов выводковым веточкам; по этому признаку *Pseudoleskeella nervosa* сходна с *Platygyrium repens*, который также часто встречается на стволах широколиственных деревьев, но отличается отсутствием жилки и довольно широко заостренными листьями, тогда как мощная жилка *P. nervosa* легко различима в лупу, а жесткие острые побеги при некотором навыке позволяют их различать и невооруженным глазом. Основным отличием *Leskeella incrassata*, вида, описанного из Грузии, считался утолщенный, часто двуслойный край листа. Такие морфотипы встречаются также и на рос-

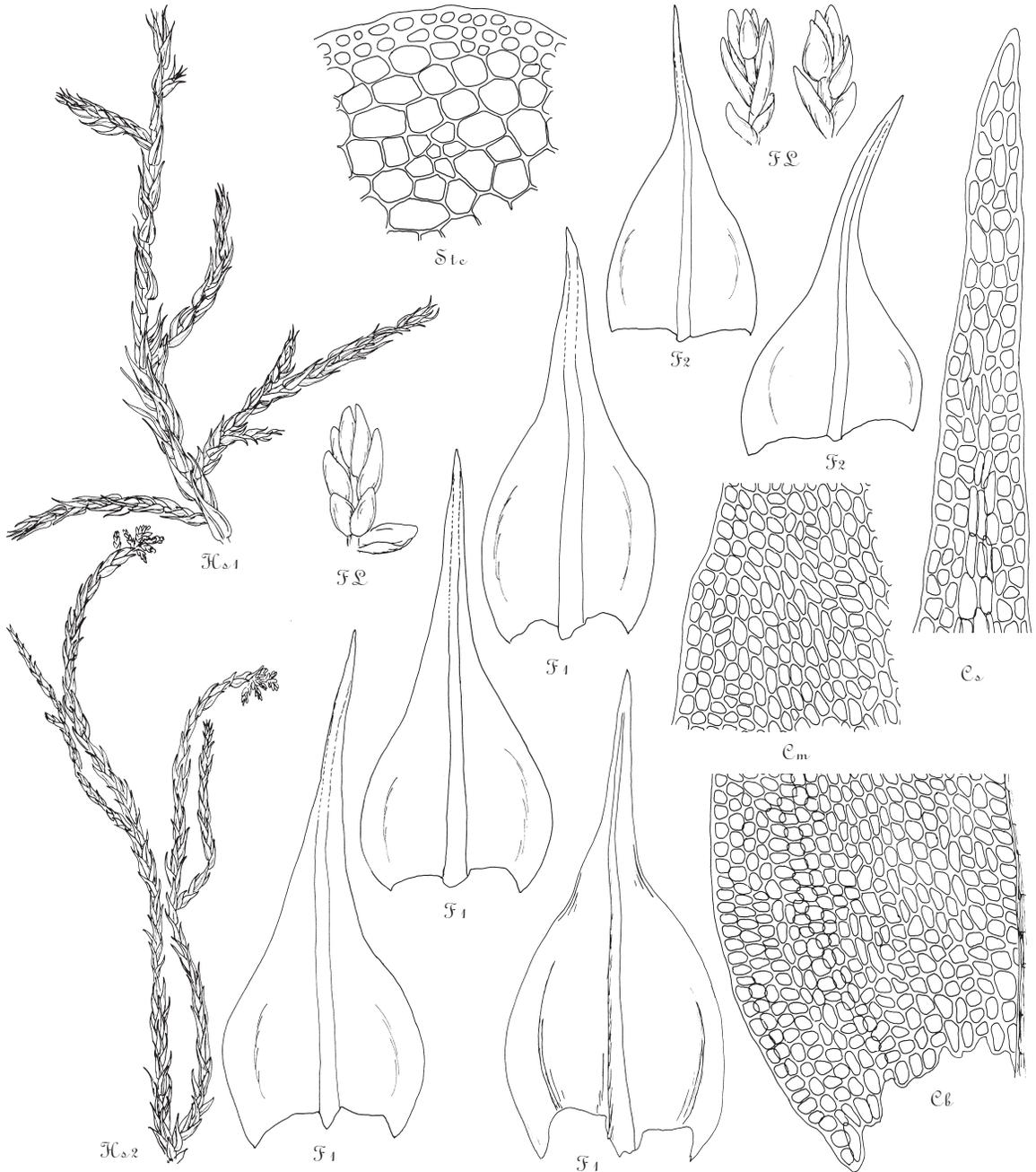


Рис. 133. *Pseudoleskeella nervosa*: Hs1,2×15; F×76; F1×76; Stc×300; Cs, m, b×317. F1 – листья с восходящих побегов/ from ascending shoots; F2 – листья с простертых по субстрату побегов / from creeping shoots .

сийском Кавказе, и в Южной Европе, однако признак этот нечетко выдержан, и вряд ли *Leskeella incrassata* заслуживает отдельного таксономического статуса. В результате исследования последовательностей ДНК у таких растений также не было найдено отличий от наи-

более распространенных морфотипов *P. nervosa* (Ignatova et al., 2022a). Отличия *P. nervosa* от сходной по форме листьев *P. rupestris* и иногда имеющей выводковые веточки *P. papillosa* даны в комментариях к этим видам.