

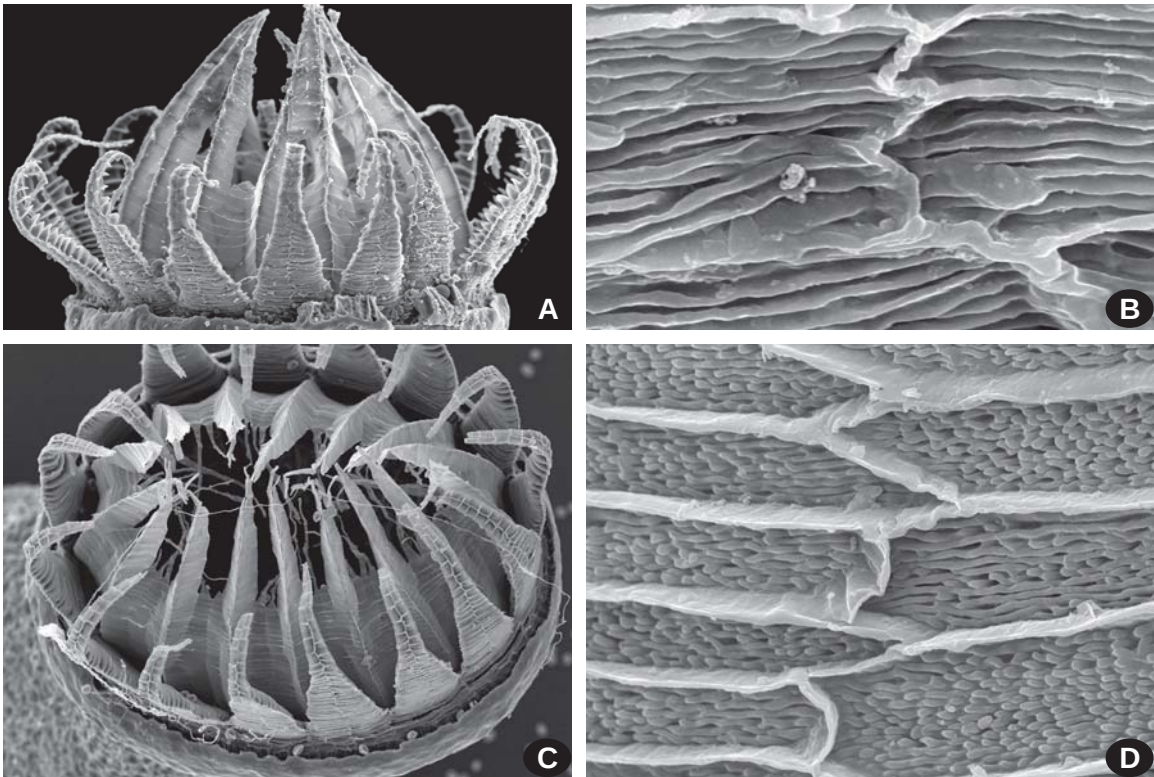


Рис. 23. *Sanionia uncinata* (A–B) и *Scorpidium revolvens* (C–D): A, C – перистомы, $\times 80$, $\times 90$; B, D – зубцы экзостомы в нижней части на дорсальной стороне, $\times 3000$, $\times 1900$.

СЕМ. SCORPIDIACEAE Ignatov & Ignatova — СКОРПИДИЕВЫЕ

М.С. Игнатов, общая характеристика семейства

Растения крупные или средних размеров, образующие рыхлые дерновинки или плавающие, от желто-зеленых и золотисто-бурых до черно-пурпурных или полностью черных. *Стебель* простертый, восходящий или прямостоячий, неправильно или правильно перисто ветвящийся б. м. в одной плоскости, всесторонне или несколько уплощенно, густо или рыхло облиственный, побеги на верхушках часто крючковидно согнутые; веточки б.ч. облиственны как и стебель; гиалодермис развит или, реже, отсутствует, центральный пучок развит или, реже, отсутствует; парафиллии отсутствуют; проксимальные веточные листья в латеральном положении относительно зачатков веточек (см. рис. 2A на с. 20), от поперечно расширенных до ланцетных, иногда составные: близ основания их широких долей иногда имеются 1–2 короткие шиловидные; ризоиды на стебле ниже места прикрепления листа. *Стеблевые листья* б. м. прилегающие или отстоящие, прямые или же слабо или сильно серповидно согнутые, широко или узко яй-

цевидные, к верхушке постепенно заостренные или широко закругленные, к основанию полого закругленные, не избегающие, б. м. вогнутые, реже плоские или складчатые; край плоский или, редко, в верхушке загнутый (*Hygrohypnella polaris*), цельный, реже б. м. пильчатый; *жилка* простая, иногда вильчатая или короткая двойная, редко отсутствует; *клетки* линейные, б. м. толстостенные, в верхушке иногда короткие, к основанию короче и шире, в углах основания не дифференцированы или, чаще, образуют небольшую, б. м. резко ограниченную группу из увеличенных тонкостенных клеток. *Веточные листья* сходны со стеблевыми, но мельче. *Двудомные* или *однодомные*. *Перихециальные листья* умеренно удлиняющиеся после оплодотворения, б. м. прямые, складчатые, жилка тонкая, но длинная, обычно оканчивающаяся выше середины листа, реже короткая двойная (*Scorpidium*). *Ножка* длинная. *Коробочка* горизонтальная или поникающая, сильно согнутая, реже слабо согнутая или прямая. *Крышечка* б. м. низко или высоко коническая. *Колечко* отпадающее. *Перистом* у большинства видов полно развитый, реже несколько редуцированный; *зубцы экзостомы* в нижней части на наружной поверхности по-

перечно исчерченные, редко с сетчатой орнаментацией (*Scorpidium revolvens*); эндостом с высокой базальной мембраной, реже с низкой, перфорированной в разных местах (*Sanionia nivalis*); сегменты ланцетные, оканчивающиеся немного выше уровня, достигаемого зубцами экзостомы, по килу перфорированные или цельные, реже линейные, с перфорациями по килу и весьма ломкие; реснички развиты, равны по длине сегментам, реже короткие или полностью редуцированные. Споры мелкие, созревают летом. Колпачок клубковидный, голый.

Семейство выделено из семейства Amblystegiaceae, которое ранее понималось в широком смысле и включало очевидно инородные элементы. Scorpidiaceae включает в себя ряд б. м. кальцефильных болотных видов, ряд видов, растущих по берегам ручьев, а также род *Sanionia*, часто встречающийся на стволах деревьев и валежной древесины в лесах. Большинство видов семейства имеет широкое распространение в холодных и умеренных зонах обоих полушарий (целый ряд видов представляет биполярную дизъюнкцию), а также в горах в тропических областях. Объединение видов в данное семейство основывается преимущественно на данных анализа ДНК (Ignatov *et al.*, 2007; Huttunen *et al.*, 2012). В отличие от видов Amblystegiaceae в узком смысле и Calliergonaceae, виды Scorpidiaceae часто имеют развитый гиалодермис, ризоиды у них всегда расположены только на стебле ниже места прикрепления листа, парafilлии всегда отсутствуют, проксимальные веточные листья обычно б. м. широкие.

1. Листья с короткой двойной или вильчато разветвленной жилкой до середины листа или немного ниже 2
- Листья с простой жилкой, оканчивающейся в верхушке или немного ниже 3
2. Крупный болотный мох, почти целиком черный 1. *Scorpidium scorpioides*
- Мхи крупные или средних размеров, зеленые или буро-зеленые, растущие в реках и ручьях 4. *Hygrohypnella bestii*, *H. ochracea*
3. Стебель без гиалодермиса и центрального пучка 2. *Hamatocaulis*
- Стебель с гиалодермисом; центральный пучок, хотя бы слабый, но имеется 4
4. Жилка оканчивается в верхушке листа; листья прямые или согнутые, б. м. широко заостренные; по берегам рек и ручьев 4. *Hygrohypnella polaris*

— Жилка оканчивается ниже верхушки, до 0.6–0.8 длины листа; листья всегда сильно согнутые, узко заостренные; в широком спектре местообитаний 5

5. Листья складчатые, по краю пильчатые; клетки углов основания листа б. м. многочисленные, увеличенные, квадратные, образующие б. м. резко отграниченную квадратную или коротко прямоугольную группу; соломенно-желтый или буровато-зеленый мох, обычно растущий на стволах, валежнике и камнях, редко на болотах (более част на болотах в тундровой зоне) 3. *Sanionia*
- Листья не складчатые, цельнокрайные; клетки углов основания листа не дифференцированы или они в числе 1–4(–6), вздутые, округлые, тонкостенные, бесцветные или окрашенные; буровато- или оранжево-зеленые или черно-пурпурные болотные мхи 1. *Scorpidium cossonii*, *S. revolvens*

1. Leaves with short, double costa, rarely ecostate, or with forked costa ending at mid-leaf or below . 2
- Leaves with costa single, subpercurrent or ending well above the mid-leaf 3
2. Plants in mires, growing in hollows, pools and lakes, rarely on wet cliffs in permanently wet habitats; plants large, dark-red or blackish (green when submerged) .. 1. *Scorpidium scorpioides*
- Plants hydrophilous, growing in brooks and on creek banks/bars; plants medium-sized to large, dull green or yellow- to brownish green 4. *Hygrohypnella bestii*, *H. ochracea*
3. Stems with sclerodermis; stem central strand absent 2. *Hamatocaulis*
- Stems with hyalodermis; stem central strand present, at times weakly developed 4
4. Costae percurrent or ending shortly below leaf apices; leaves straight or curved, ± broadly acuminate; plants hygrophytic growing on brook, stream and creek banks 4. *Hygrohypnella polaris*
- Costae 0.6–0.8 the leaf length; leaves usually strongly curved, rarely almost straight (*Sanionia nivalis*), narrowly acuminate; plants in mires and on tundra growing on soil, rocks, tree trunks and decaying wood 5
5. Leaves plicate, margins serrulate; alar cells in well defined quadrate or short rectangular groups

with numerous enlarged, subquadrate, moderately thick-walled cells; plants yellow- or brownish-green to stramineous; growing on tree trunks, fallen logs and rocks, occasionally in mires and on tundra 3. *Sanionia*

- Leaves eplicate, margins entire; alar cells not or weakly differentiated with 1–4(–6), inflated, moderately thin-walled, hyaline or colored cells; plants orangish-green, rusty-brown or blackish with vinaceous tint; growing in mires or on wet tundra, rarely on wet rocks
..... 1. *Scorpidium cossonii*, *S. revolvens*

Род 1. **Scorpidium** (Schimp.) Limpr. —

Скорпидиум

Л. Хеденас, М.С. Игнатов

Растения от средних размеров до довольно крупных, в рыхлых или густых дерновинках, растущие в моховом покрове болот, плавающие или лежащие в торфяной жиже отдельными побегами, буровато-, оранжево-зеленые или черно-пурпурные, или только в самой верхушке от желто-зеленых до золотисто-бурых, ниже черно-бурые, с пурпурным оттенком. *Стебель* простертый, расставленно перисто ветвящийся, всесторонне густо вздуто облиственный или с односторонне обращенными согнутыми листьями; гиалодермис хорошо развит или фрагментарный; центральный пучок слабый. *Стеблевые листья* из продолговато-яйцевидного основания постепенно длинно заостренные, сильно серповидно согнутые, к основанию слабо суженные, не низбегающие, вогнутые, не складчатые; или б. м. прилегающие, слабо и обычно только в верхушке односторонне серповидно согнутые, широко или узко яйцевидные, длинно или коротко заостренные, на верхушке иногда с маленькой острой узкой верхушечкой, к основанию полого закругленные, не низбегающие, сильно вогнутые, б. м. разнонаправленно складчатые; край цельный, полого волнистый; *жилка* простая, оканчивающаяся выше середины листа или короткая, двойная, редко отсутствует; *клетки* углов основания листа слабо дифференцированы или сильно увеличенные, вздутые, тонкостенные, образуют небольшую, резко ограниченную группу. *Веточные листья* сходны со стеблевыми, но мельче. *Однодомные* или *двудомные*. *Спорофиты* редко. *Перистом* полно развитый.

Тип рода — *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr.

Род включает 3 вида (Hedenäs, 1989a), все они известны в России. Название от *scorpio* — скорпион (лат.), по сходству согнутых листьев этого рода со скорпионом с поднятым согнутым брюшком.

1. Стебель вздуто облиственный; листья с короткой двойной жилкой, или с жилкой в верхней части вильчатой, иногда до середины листа, редко без жилки 1. *S. scorpioides*
- Стебель не вздуто облиственный; листья с простой жилкой, оканчивающейся в верхушке или немного ниже 2
2. Однодомный; клетки листа 70–100 μm дл., с концами, скошенными под очень острым углом 2. *S. revolvens*
- Двудомный; клетки листа 30–80 μm дл., с тупыми или коротко скошенными концами ..
..... 3. *S. cossonii*

♦

1. Leaves with double costa or ecostate, or costa forked, ending at mid-leaf 1. *S. scorpioides*
Scorpidium scorpioides is found in boggy areas growing in shallow water of hollows, pools and lakes. It is generally unmistakable because it differs from other closely related species in having leaves with very short double costae or with forked costae. Usually its plants have falcate leaves, however there are short-leaved morphotypes that occasionally have almost straight leaves. *Scorpidium scorpioides* commonly occurs in abundance and it is larger than any other moss found in its typical vegetation type. In northern Russia it sometimes grows on permanently wet rock faces. It is a bipolar species that occurs in the arctic/boreal zones of Russia in mostly lowlands and complex mires with permanent pools surrounded by moss carpets dominated by rich as well as poor fen species.
- Leaves with single, percurrent or subpercurrent costae 2
2. Plants autoicous; leaf cells 70–100 μm long, cell ends acute or acuminate, strongly oblique
..... 2. *S. revolvens*

Scorpidium revolvens is a common species in various wet tundra communities and fens, while in the forest zone it usually grows in mires of intermediate mineral-richness. Its plants are typically very dark colored, vinaceous or purple-black. It often produces sporophytes and this helps to distinguish it in the field from the dioicous *S. cossonii* which rarely has sporophytes. *Scorpidium cossonii* also differs from *Scorpidium revolvens* in having brownish to orangish, occasionally brown-green plants that lack a purplish tint. *Scorpidium revolvens* is a bipolar species and throughout its range it is confined to cold biomes. The documented European part of its range in Russia is unreliably wide in part because of a previously broad understanding

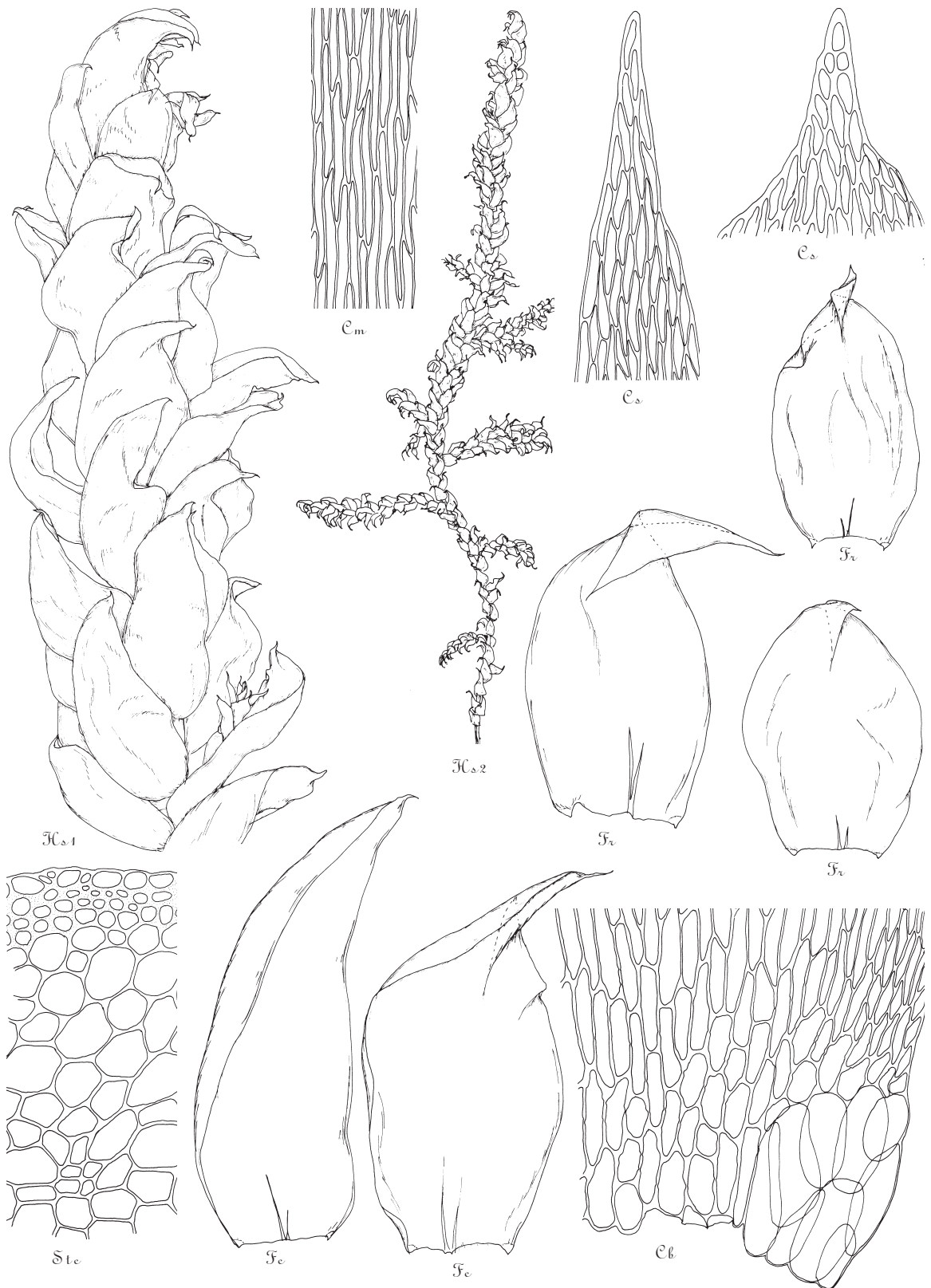


Рис. 24. *Scorpidium scorpioides*: Hs2 $\times 2.3$; Hs1 $\times 15$; F $\times 25$; Stc $\times 317$; Cs, m, b $\times 317$.

of the species that included *S. cossonii*. In fact, it has a more northern distribution in Europe than most other mire species. In Asiatic Russia it is fairly widespread; in Asia its range extends southwards to Tibet and the Himalayas.

- Plants dioicous; leaf cells 30–80 μm long, cell ends $\pm$ blunt or moderately oblique

..... 3. *S. cossonii*

Scorpidium cossonii is a widespread Holarctic species found mainly in the Arctic and montane alpine zones; it is rare in lowland mires. It is frequent in northern and NW areas of European Russia; in central European Russia it is very rare and now absent from many of its previous localities due to modification of mires. In Asiatic Russia it is common in the Arctic and permafrost areas, rare in southern Siberia and absent from continental areas of the southern Far East. It grows in various types of mires, boggy meadows, on lake shores and stream banks often in areas with calcareous bedrocks. In addition to the characters given in the key *S. cossonii* differs from *S. revolvens* in having more regularly pinnately branched stems and a brown (not blackish-red) pigmentation (plants of both species are occasionally green-colored). *Scorpidium cossonii* differs from *Hamatocaulis vernicosus* in the following features: hyalodermis (present vs. absent); stem central strand (present vs. absent); and leaves (smooth vs. plicate).

1. ***Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr., Laubm. Deutschl. 3(35): 571. 1899. — *Hypnum scorpioides* Hedw., Sp. Musc. Frond. 295. 1801. — Скорпидиум скорпионовидный. Рис. 24.**

Растения крупные, черные или темно-пурпурные. *Стебель* 5–15 см дл., веточки до 15 мм дл. *Стеблевые листья* б. м. прилегающие, слабо и обычно только в верхушке односторонне серповидно согнутые, 2.2–3.0(–3.5)×1.0–1.4 мм, широко или узко яйцевидные, длинно или коротко заостренные, на верхушке иногда с маленькой острой узкой верхушечкой, к основанию полого закругленные, не низбегающие, сильно вогнутые, б. м. разнонаправленно складчатые; *клетки* 50–120×5–9 μm , в углах основания листа сильно увеличенные, вздутые, тонкостенные, образуют небольшую, резко отграниченную группу. *Спорофиты* редко. *Ножка* 3–4 см. *Коробочка* 2.5–3 мм дл. *Споры* 12–20 μm .

Описан из Европы. Широко распространен в Арктике и на севере бореальной зоны; относительно недалеко проникает на юг в горах Евразии: до Центральной Европы, Алтая, севера Монголии, гор Циньлинь в Центральном Китае; в Америке — до Мексики и далее в Юж-

ную Америку. Довольно обычный вид в Карелии и на Кольском полуострове. В европейской России встречается только в северной половине, б. ч. в сильно изолированных местонахождениях на крупных болотных массивах; наиболее южные точки находились в Московской и Тульской областях; в последней в настоящее время вид исчез. На Кавказе растет на субальпийских болотах. В азиатской части спорадически встречается в Арктике и зоне многолетней мерзлоты, местами обычен. Растет в мочажинах и озерах болотных комплексов, питаемых сильно минерализованными грунтовыми водами; иногда растения лежат в пятнах сильно обводненного торфа; строго приурочен к никогда полностью не пересыхающим участкам болот. Вид в настоящее время очень редок в бореальной зоне европейской России, но в большинстве торфяников придонные слои часто содержат остатки этого вида в большом количестве.

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 Ykh 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**

В поле вид можно узнать по крупным размерам и слабо согнутым листьям с короткой жилкой. В северных районах отмечены растения с широко закругленными к верхушке листьями; отличить их от *Drepanocladus trifarius* (у которого отдельные популяции могут иметь только двойную жилку) можно по обычно резко дифференцированной ушковой группе из тонкостенных клеток (у *D. trifarius* клетки углов основания толстостенные, в неясно отграниченной группе) и по крайней мере местами развитому гиалодермису. Эти же признаки помогают отличить *S. scorpioides* от распространенного в сходных экотопах и сходного внешне *Drepanocladus turgescens*.

2. ***Scorpidium revolvens* (Sw.) Rubers, Nederl. Bladmoss. 380. 1899. — *Hypnum revolvens* Sw., Monthly Rev. 34: 538. 1801. — *Drepanocladus revolvens* (Sw.) Warnst., Beih. Bot. Centralbl. 13: 402. 1903. — *Limprichtia revolvens* (Sw.) Loeske, Hedwigia 46: 310. 1907. — Скорпидиум отвернутый. Рис. 25, 23C,D.**

Растения сверху от зеленых до пурпурных, ниже черно-пурпурные, б. м. блестящие. *Стебель* до 5 см дл., веточки до 10 мм дл. *Стеблевые листья* сильно серповидно согнутые и обращенные в одну сторону, 2–3×0.5–0.7 мм, из продолговатояйцевидного основания постепенно длинно и узко заостренные; *жилка* простая, до 0.4–0.7 длины листа; *клетки* 60–140×5–9 μm , толстостенные, с сильно скошенными поперечными стенками, в углах основания слабо дифференцированы или 1–3



Рис. 25. *Scorpidium revolvens*: Hs2 $\times 2.3$; Hs1 $\times 15$; F $\times 25$; Stc $\times 317$; Cs, m, b $\times 317$.

клетки тонкостенные, бесцветные, вздутые. Однодомный. Ножка 2.5 см. Коробочка 2.5 мм дл. Споры 14–18 μm .

Описан из Швейцарии. Биполярный вид, известный в Южном полушарии из Новой Зеландии, с Антарктических островов и из высокогорий Южной Америки; в Голарктике это преимущественно аркто-альпийский вид (часто встречается в Арктике, в горах – до островов

Средиземного моря, Кавказа, Гималаев, Тибета), с отдельными местонахождениями в лесной зоне на равнине в Восточной Европе. В европейской России распространен на севере и Урале; известен из немногих местонахождений в высокогорьях Кавказа. Более част в Сибири, в зоне многолетней мерзлоты и Арктике. Растет на болотах разных типов, в разнообразных тундрах, изредка на сырых скалах.

Растения сверху желто-зеленые или золотисто-бурые, ниже темно-бурые. Стебель до 6 см дл., веточки до 8 мм дл. Стеблевые листья сильно серповидно согнутые и обращенные в одну сторону, 2–3 × 0.6–0.8 мм, из продолговато-яйцевидного основания постепенно умеренно длинно заостренные, жилка простая, до 0.6–0.8 длины листа; клетки (20–)30–80(–100) × 5–7 μm, б. м. толстостенные, со слабо скошенными поперечными стенками; в углах основания слабо дифференцированы или 2–5[–10] клеток тонкостенные, бесцветные, вздутые, образуют округлую группу, часто выдающуюся за край листа. Двудомный. Спорофиты редко. Ножка 3.5 см. Коробочка 3 мм дл. Споры 14–18 μm.

Описан из Европы. Голарктический, преимущественно аркто-альпийский вид с отдельными реликтовыми популяциями на болотах на равнине; в горах на юг – до Центральной Европы, Кавказа, Средней Азии, Монголии, северного и северо-восточного Китая, Японии. В европейской России это б. м. нередкий вид в северных и северо-западных областях; в центральных областях вид известен из немногих местонахождений, в большинстве из которых он в настоящее время исчез в результате осушения болот. В азиатской части России более част, распространен от Арктики до юга Сибири, на юге Дальнего Востока известен только с Сахалина и Курильских островов. Растет в топяных местообитаниях, на различного типа болотах, заболоченных лугах, берегах озер, ручьев и рек, преимущественно в районах распространения карбонатных пород. Название в честь французского ботаника Эрнеста Сен-Шарля Коссона (Ernest Saint-Charles Cosson, 1819–1889).

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 Ykh 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**

Помимо описанных в ключе признаков, *Scorpidium cossonii* отличается от *S. revolvens* обычно более правильным перистым ветвлением, а также тенденцией к развитию бурой (а не черно-красной) пигментации (оба вида могут быть и зелеными). Эти признаки не имеют абсолютного значения, но могут быть использованы как ориентировочные при сборах. Судя по ошибочным определениям в гербариях, данный вид не всегда легко отличим от *Hamatocaulis vernicosus*. Последний вид, однако, хорошо отличается по отсутствию гиалодермиса и центрального пучка в стебле, а также по продольно складчатым листьям во влажном состоянии (у *Scorpidium cossonii* влажные листья не складчатые, но в сухом

состоянии они нередко имеют в основании слабую продольную исчерченность).

Род 2. *Hamatocaulis* Hedenäs — Гаматокаулис

Л. Хеденас, М.С. Игнатов

Растения от средних размеров до крупных, в густых или рыхлых дерновинках, светло-зеленые, золотисто-желтые, медно- или красно-бурые, блестящие. Стебель б. ч. прямостоячий, слабо и прерывисто или густо и правильно перисто ветвящийся в одной плоскости, всесторонне или несколько уплощенно густо облиственный, без гиалодермиса и без центрального пучка. Стеблевые листья согнутые и обращенные в одну сторону, из яйцевидного или широко яйцевидного, почти прямого, не избегающего основания коротко или б. м. длинно заостренные, с короткой желобчатой верхушкой, глубоко продольно складчатые; край цельный; жилка до 0.6–0.8 длины листа; клетки углов основания не дифференцированы. Двудомные. Коробочка сильно наклоненная или вниз обращенная, согнутая. Перистом полно развитый.

Тип рода – *Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenäs. Род включает 2 вида, распространенных в болотных экосистемах холодных районов обоих полушарий; оба вида известны в России. Название от *hamatus* — крючковидный, *caulis* — стебель (лат.), по сильно согнутому на верхушке стеблю.

1. Нижняя расширенная часть листа прилегает к стеблю или б. м. прямо вверх направлена, яйцевидная, не суженная или очень слабо суженная к основанию; стеблевые листья 0.6–1.1 мм шир.; растения обычно желто-зеленые или соломенного цвета, среднего размера; стебель, как правило, правильно перисто ветвящийся 1. *H. vernicosus*
- Нижняя расширенная часть листа далеко отклоненная от стебля, широко яйцевидная, выражено суженная к основанию; стеблевые листья 0.8–2.0 мм шир.; растения обычно медно- или красно-бурые, крупные, не имеющие правильно перистого ветвления 2. *H. lapponicus*

♦

1. Plants medium-sized, yellow- to brownish-green or stramineous; stems regularly pinnate; leaves erect below, often appressed to stems, ovate, not or only slightly narrowed to the base; stem leaves 0.6–1.1 mm wide 1. *H. vernicosus*

A widespread Holarctic species common in the Arctic and northern boreal forest zones. In more southern regions of the boreal and hemiboreal

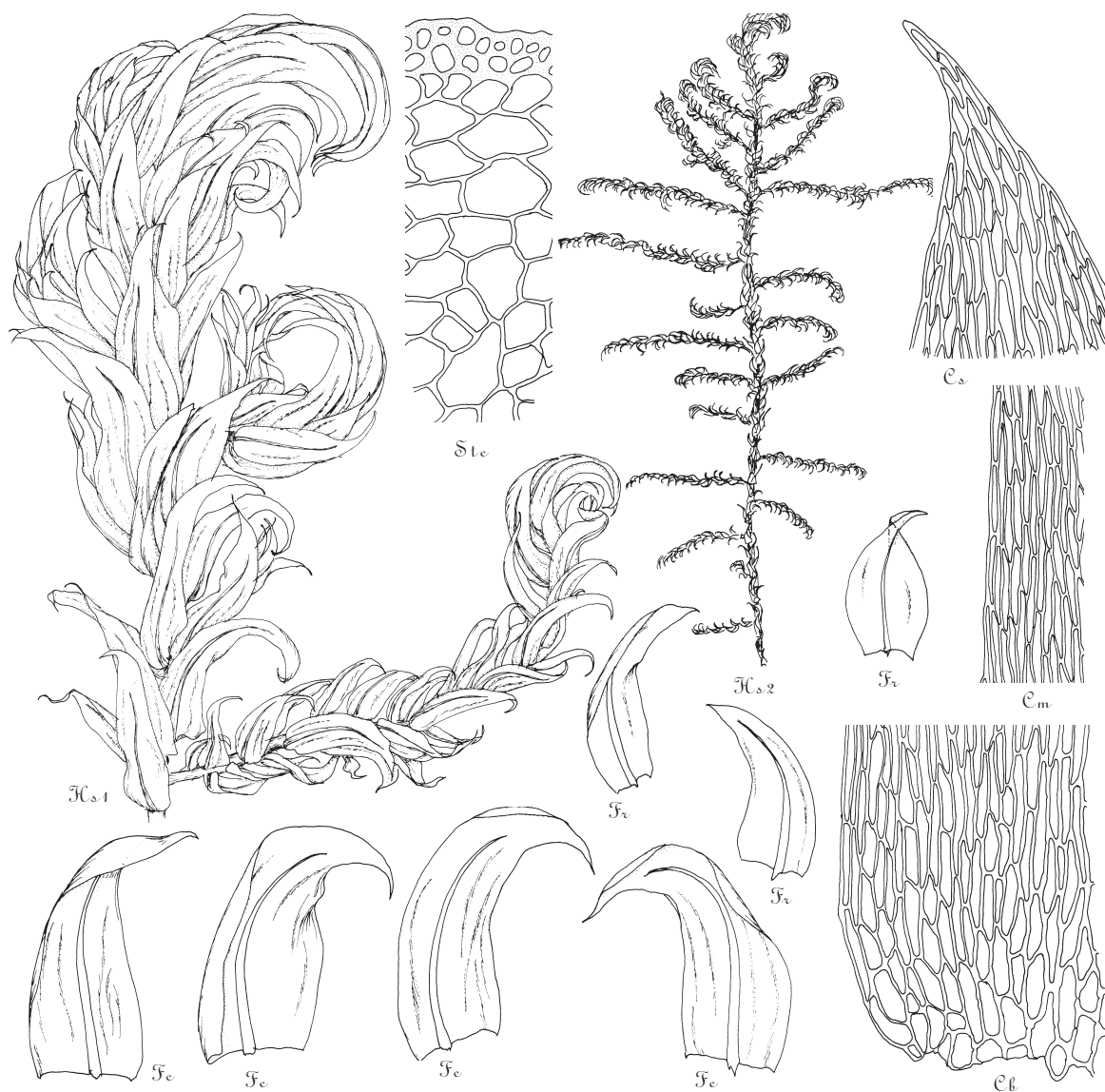


Рис. 27. *Hamatocaulis vernicosus*: Hs2 $\times 2.3$; Hs1 $\times 15$; F $\times 25$; Stc $\times 317$; Cs, m, b $\times 317$.

forest zones *Hamatocaulis vernicosus* is a rare species in rich/medium-rich fens with slight nutrient enrichment. These types of fens have greatly declined in the last 100 years. Consequently, the distribution of this species is now considerably diminished in Russia. For example, in Moscow Province at the beginning of the 20th century it was a dominant species over square kilometers of various wetland types. Now at the beginning of the 21st century it is present only in a single, strictly protected, complex mire. In many neighboring provinces all populations of this species have been lost. However, there are still stable populations of *H. vernicosus* close to the tundra zone. In sparse-

ly populated areas of Siberia, *H. vernicosus* persists more or less intact, though still not very common. In European Russia *H. vernicosus* does not readily recolonize abandoned peat mining areas (unlike some other fen species), thus its conservation requires special attention. The species has also declined in the southern Russian Far East. Among former *Drepanocladus* spp., *H. vernicosus* can be recognized in the field by its especially strong, curved stem tips. Microscopically the lack of a stem central strand is unique among similar looking plants. The strongly plicate leaves and the often occurring purplish band shortly above the leaf insertions are typical for this species.

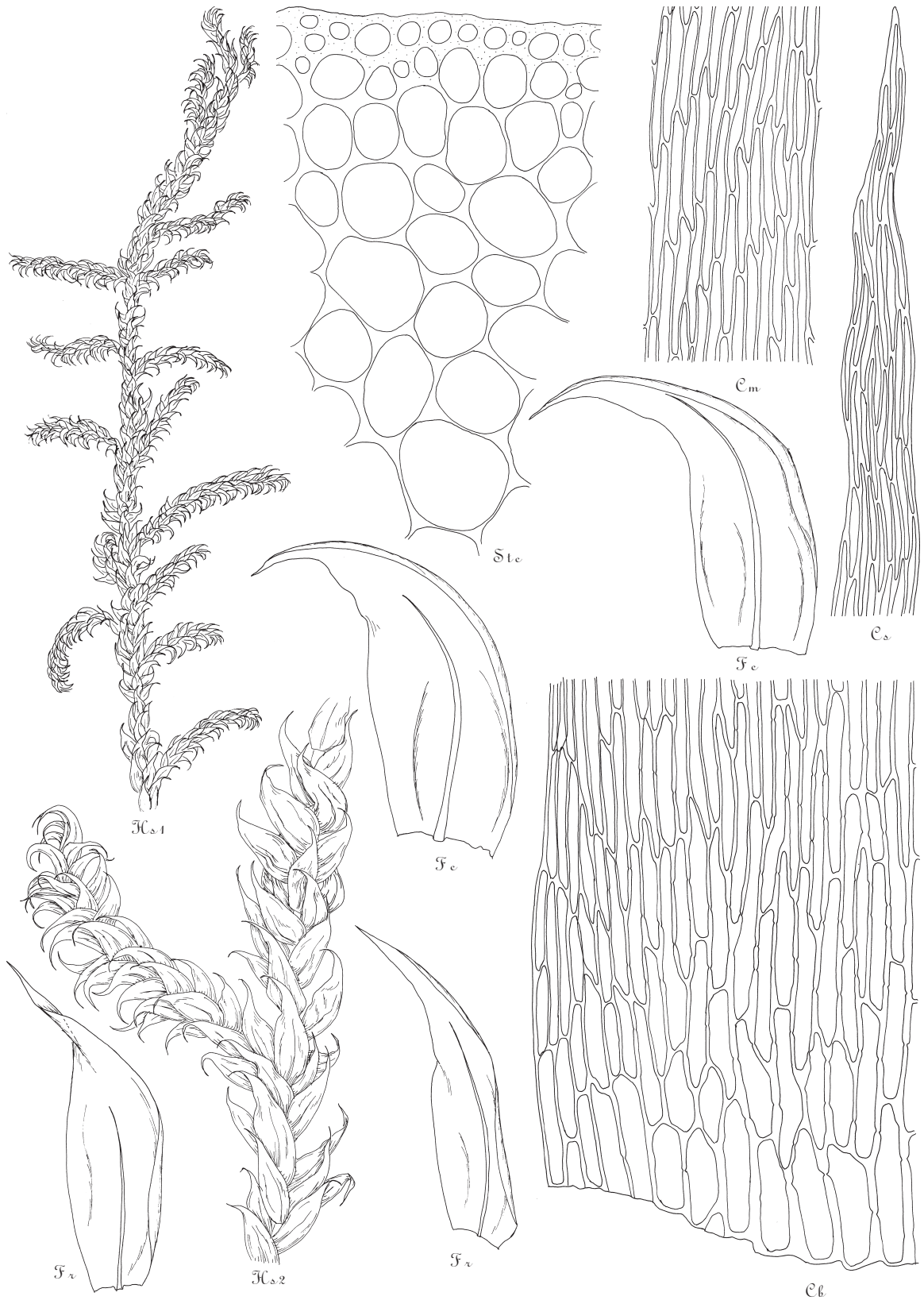


Рис. 28. *Hamatocaulis lapponicus*: Hs1 $\times 1.8$; Hs2 $\times 6$; F $\times 32$; Stc $\times 320$; Cs, m, b $\times 320$.

- Plants large, often copper or red-brown; stems irregularly pinnate; leaves erect-patent to spreading below, not appressed to stems, broadly ovate, markedly narrowed to the base; stem leaves 0.8–2.0 mm wide 2. *H. lapponicus*

Hamatocaulis lapponicus has an Arctic/Subarctic distribution. In Europe it is confined to Scandinavia; it is also present in northern North America. In European Russia it is found only in the north, while it extends more to the south in Asiatic Russia (though still in permafrost regions). It grows mainly in oligotrophic mire hollows, occasionally near springs or on boggy lake shores. In its large plant size *H. lapponicus* resembles *Scorpidium scorpioides*, but plants of that species have leaves with a short double costae, while those of *H. lapponicus* have leaves with a single long costa and also lack imbricate leaves. The character states of the genus (stem central strand absent; stem sclerodermis present; alar cells none or very few) in combination with its large plant size greatly help in identifying *H. lapponicus*.

1. *Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenäs, Lindbergia 15(1): 27. 1989. — *Stereodon vernicosus* Mitt., J. Proc. Linn. Soc., Bot. 8: 43. 1865. — *Drepanocladus vernicosus* (Mitt.) Warnst., Beih. Bot. Centralbl. 13: 402. 1903. — **Гаматокаулис глянцеви́тый**. Рис. 27.

Растения от среднего размера до б. м. крупных, желто-зеленые или соломенного цвета. *Стебель* на верхушке крючковидно сильно согнутый, обычно весьма правильно перисто ветвящийся, 3–5(–8) см дл., веточки до 15 мм дл. *Стеблевые листья* 1.3–2.0×0.6–0.9 мм, их нижняя расширенная часть прилегает к стеблю или б. м. прямо вверх направлена, яйцевидная, не суженная или очень слабо суженная к основанию; *клетки* 30–70(–90)×4–6(–7) μm. *Спорофиты* редко. *Ножка* до 3 см. *Коробочка* около 2 мм дл. *Споры* 12–19 μm.

Описан из Европы. Субкосмополит, широко распространенный в холодных и умеренных областях обоих полушарий, а также в горах Восточной и Южной Африки, Центральной Америки, Гималаях. В России известен из большинства областей лесной зоны, а также в пределах лесостепи. Относительно нередок в северных и северо-западных областях европейской части России; в центральных областях редок и быстро сокращает численность из-за разработки болот (в Московской области в начале XX века отмечался во многих местах, часто в массе; в настоящее время находится на грани исчезновения). Сравнительно обычен в подзоне северной тайги и лесотундре, но редок или отсутствует во многих районах, где отсутствуют сильно минерализованные воды, например, во многих центральных районах Западной Сибири. Растет в сырых термокарстовых просадках в тундрах, на минеротрофных болотах, как карбонатных, так и с относительно низким pH, на заболоченных лугах, нарушенных местах на ранних стадиях заболачивания (кюветы, карьеры).

Hamatocaulis vernicosus обычно имеет б. м. правильно перистое ветвление (и при этом веточки от верхушки стебля вниз становятся постепенно более длинными, образуя б. м. правильно треугольный контур верхней части растения) и очень сильно согнутую верхушку стебля, что позволяет легко узнать вид “в лицо”. Внешне он наиболее похож на *Scorpidium cossonii*, который отличается наличием гиалодермиса и центрального пучка в стебле, несколько более сильно отстоящим основанием листа и более буроватой, нежели желтоватой окраской.

Му Krl **Ar** Ne ZFI **NZ** Km **Kmu** Ura
Kn **Le** Ps No **Vo** Ki Ud **Pe** Sv
Sm Br **Ka** Tv **Ms**k Tu **Ya** Iv **Ko** Vl Rz **Nn** Ma Mo Chu Ta **Ba** **Che**
Ku Be **Or**l 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 **Ykh** Yne VI **Chw** **Chc** **Chs** **Chb**
Uhm YN **HM** **Krn** Tas **Ev** Vol **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

2. *Hamatocaulis lapponicus* (Norrl.) Hedenäs, Lindbergia 15(1): 30. 1989. — *Hypnum lycopodioides* var. *lapponicum* Norrl., Not. Sällsk. Fauna Fl. Fenn. Förh. 13(5): 293. 1873. — *Drepanocladus lapponicus* (Norrl.) Smirnova, Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk S.S.S.R., Ser. 2, Sporov. Rast. 8: 404. 1–4. 1953. — **Гаматокаулис лапландский**. Рис. 28.

Растения крупные, реже среднего размера, обычно с красной пигментацией. *Стебель* 3–10 (–15) см дл., веточки до 20 мм дл., однако ветвление обычно неправильное или расставленное, а часто почти отсутствует (у плавающих растений). *Стеблевые листья* 2.5–3.2×0.8–2.0 мм, их нижняя расширенная часть далеко отстоит от стебля, б. м. сильно сужена к основанию; *клетки* 50–130×4–7 μm. *Спорофиты* редко. *Ножка* до 3 см. *Коробочка* около 2 мм дл. *Споры* 13–18 μm.

Описан из Швеции. Довольно редкий северный вид, в Северной Америке встречающийся только на северо-востоке Канады и Аляске, в Западной Европе — только в Швеции и Финляндии. В европейской России это редкий вид на севере, с наиболее южным местонахождением в Вологодской области. Несколько чаще встречается в Сибирской Арктике и Субарктике, за их пределами на юге до Новосибирской области и Бурятии. Растет в мочажинах олиготрофных болот и на минеротрофных болотах, иногда с выходами грунтовых вод, а также по зарастающим берегам озер.

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 Ykh 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

Крупный мох, размерами напоминающий *Scorpidium scorpioides*, от которого отличается в первую очередь окраской. По комбинации микроскопических признаков (отсутствие гиалодермиса и центрального пучка, а также почти полная невыраженность ушковой группы), размерам и красноватому цвету растений отличить его не составляет труда.

Род 3. *Sanionia* Loeske — Саниония

Л. Хеденас, М.С. Игнатов

Растения от мелких до крупных, в рыхлых или плотных дерновинках, светло-, соломенно- или бузовато-зеленые, блестящие. *Стебель* простертый, восходящий или прямостоячий, довольно густо правильно перисто ветвящийся в одной плоскости или же ветвление редкое, сильно расставленное, всесторонне б. м. густо облиственный; с гиалодермисом и хорошо выраженным центральным пучком. *Стеблевые листья* односторонне серповидно согнутые, реже слабо согнутые или почти прямые, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно длинно и узко заостренные, к основанию слегка закругленные, не избегающие, глубоко или, реже, слабо продольно складчатые; край пильчатый; *жилка* исчезает в узкой верхушке листа; клетки углов основания б. м. крупные, квадратные или прямоугольные, тонкостенные, бесцветные, образующие небольшую, ясно ограниченную ушковую группу, над которой находится ряд мелких, коротко прямоугольных и округло-квадратных надушковых клеток. *Однодомные*. *Коробочка* горизонтальная до поникающей, сильно согнутая, реже слабо согнутая или прямая. *Перистом* полно развитый, реже редуцированный; эндостом с высокой или низкой, перфорированной в разных местах (у *Sanionia nivalis*) базальной мембраной; сегменты ланцетные, оканчивающиеся немного выше уровня, достигаемого зубцами экзостомы, по килю перфорированные или цельные, реже линейные, с перфорациями по килю и весьма ломкие; реснички развиты, равны по длине сегментам, реже короткие или полностью редуцированные.

Тип рода — *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske. Род включает 5 видов, из которых один встречается только в южном полушарии, в Субантарктике, один

— на западе Северной Америки, два — редкие виды севера Голарктики, а один — широко распространенный вид холодных и умеренных зон обоих полушарий, с единичными находками в высокогорьях тропиков. В России 3 вида. Название в честь немецкого бриолога Карла Густава Санио (Karl Gustav Sanio, 1832–1891).

1. Стеблевые листья постепенно и довольно коротко заостренные, в верхушке по краю пильчатые, и за счет коротких клеток края пильчатость выглядит сильной; переход от ушковых клеток к надушковым постепенный, так что группа клеток углов основания листа выглядит единой и вытянутой вдоль края; сегменты эндостомы линейные 3. *S. nivalis*
 — Стеблевые листья длинно заостренные, б. м. оттянутые в длинную верхушку, в верхушке по краю выглядят умеренно пильчатыми за счет того, что клетки края листа длинные и зубцы сильно расставлены; переход от ушковых клеток к надушковым резкий, так что группа клеток углов основания листа выглядит треугольной и поперечно расширенной; сегменты эндостомы ланцетные 2
2. Стенки надушковых клеток в стеблевых листьях часто сильно утолщенные и пористые; жилка стеблевых листьев на поперечном срезе выглядит находящейся в глубине резкой складки; эндостом в недавно открывшихся коробочках желтый; крупные растения, произрастающие у морских побережий Северного Ледовитого океана 2. *S. orthothecoides*
 — Стенки надушковых клеток в стеблевых листьях слабо утолщенные, не пористые; жилка стеблевых листьев на поперечном срезе не располагается в глубине резкой складки; эндостом в недавно открывшихся коробочках бледно-желтоватый, редко б. м. желтый; растения как крупные, так и мелкие, в различных местообитаниях, по всей территории России 1. *S. uncinata*

1. Stem leaves gradually narrowed to apices or short-acuminate; apical leaf margins appearing strongly serrulate due to short marginal cells; transition from alar to supra-alar cells gradual; endostome segments linear 3. *S. nivalis*
Sanionia nivalis occurs in large late snow-beds or along glacier brooks. It is a northern, circumpolar species that is relatively common at least in NW Europe. In Russia it was reported from



Рис.29. *Sanionia uncinata*: $\mathcal{H}_{s2}$ $\times 6$; $\mathcal{H}_{s1}$ $\times 15$; $\mathcal{C}P$ $\times 15$; $\mathcal{F}$ $\times 25$; $\mathcal{S}t_c$ $\times 310$; $\mathcal{S}t_f$ $\times 310$; $\mathcal{C}_s$, m , b $\times 310$.

Arctic Ocean islands, Kola Peninsula and mountains of Yakutia, but its distribution is still imperfectly known. Distinct features of this species are the erect sporophytes with strongly reduced endostomes, much less longly acuminate perichaetial leaves than in the other two *Sanionia* species and that inflated alar and supra-alar cells often form a band along the basal leaf margin.

- Stem leaves long-acuminate, attenuate to filiform at apices; apical leaf margins moderately serrulate, marginal cells comparatively long; transition from alar to supra-alar cells abrupt; endostome segments lanceolate 2
- 2. Stem leaf supra-alar cell walls slightly or strongly incrassate, porose; stem leaf costae at bottom of

deep, narrowly angled folds; recently dehiscent capsules with strongly yellow endostomes; coastal species 2. *S. orthothecioides*

Sanionia orthothecioides is a maritime species and like *Schistidium maritimum* and *Ulota phyllantha* is confined to sea shores. Most localities for the species are from coastal areas of the Arctic Ocean basin (Great Britain, Iceland, Norway, Sweden, Finland, North America). In Russia it is widely distributed – close to sea shores – from the Kola Peninsula in the far west to Chukotka in the far east; there are also a few collections from Kamchatka and the Kuril Islands. However, the precise distribution of this species remains insufficiently known. It grows on rocks and soil in sea shore meadows. It differs from *S. uncinata* in the features given in the key.

- Stem leaf supra-alar cell walls thin or slightly incrassate, eporose; stem leaf costae at bottom of shallow, wide-angled folds (or not in folds); recently dehiscent capsules with pale, brownish to yellowish endostomes; widespread species

..... 1. *S. uncinata*

Sanionia uncinata is a bipolar species common in the Holarctic in almost all vegetation zones. In Russia its absence in any particular region is most likely due to underexploration. However, it does appear to be truly absent in extremely xeric regions. Depending on environmental conditions, especially levels of humidity, the species is exceedingly variable in plant size. In wet tundra and on rotten wood in wet, shady forests its plants approach the size of *Pleurozium*. At the other extreme, when growing on aspen trunks or spruce twigs in open stands *Sanionia* plants can be as small as *Pseudoamblystegium subtile*. These latter plants are sometimes difficult to recognize because they may not have uncinata leaf apices.

1. ***Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske**, Hedwigia Hedwigia 46(5): 309. 1907. — *Hypnum uncinatum* Hedw., Sp. Musc. Frond. 289–290. 1801. — *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., Beih. Bot. Centralbl. 13: 417. 1903. — **Саниония крючковатая**. Рис. 29, 23А,В.

Растения от мелких до крупных, в рыхлых или плотных дерновинках, светло-, соломенно- или буровато-зеленые, блестящие. Стебель простертый, восходящий или прямостоячий, (1–)2–5 см дл., довольно густо правильно перисто ветвящийся в одной плоскости (слабые ползучие растения очень слабо ветвятся), веточки до 15 мм дл. Стеблевые листья односторонне серповидно согнутые

(у слабых форм слабо согнутые), (1.0–)2.0–4.0 × (0.2–)0.5–0.8(–1.0) мм, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно длинно и узко заостренные, к основанию слегка или довольно сильно и резко закругленные, глубоко продольно складчатые; край слабо пильчатый; жилка исчезает в узкой верхушке листа, на поперечном срезе не располагается на дне резкой складки; клетки 40–90×4–7 μm; клетки углов основания более крупные, квадратные или прямоугольные, тонкостенные, бесцветные, образующие небольшую, ясно отграниченную группу, над которой находится ряд мелких, коротко прямоугольных и округло-квадратных надушковых клеток; переход от ушковых к надушковым клеткам резкий, так что контур листа имеет заметную перетяжку в месте этого перехода. Спорофиты часто. Ножка 1.5–3 см. Коробочка горизонтальная или поникающая, сильно согнутая, 1.5–2.5 мм дл. Перистом полно развитый; эндостом с высокой, не перфорированной базальной мембраной; сегменты ланцетные, оканчивающиеся немногим выше уровня зубцов экзостомы, по килю цельные или узко перфорированные в дистальной части, реснички по 2–3, равны по длине сегментам или немного короче. Споры 12–17 μm.

Описан из Германии. Биполярный вид, широко распространенный в холодных и умеренных областях как Северного, так и Южного полушарий, а также встречающийся в высокогорьях в тропической области. Hedenäs (2012) изучил филогеографию рода, показав, что пересечение экватора происходило не один раз, что восточноазиатские растения несколько отличаются от остальных евразийских и американских, однако подразделение его на отдельные таксоны вряд ли оправдано. В России *S. uncinata* – один из наиболее широко распространенных видов, отсутствие которого в каких-либо районах говорит, скорее, о недостаточной изученности, чем о реальном отсутствии, которое может быть настоящим только в аридных областях, где нет древесной растительности. Растет обычно на стволах и выступающих корнях деревьев, валежной древесине, пнях, замшелых камнях и скалах, иногда на почве в лесах и на болотах, в тундрах. В горах встречается на высотах до 3300 м над ур. м. на Кавказе и 3150 м над ур. м. на Алтае.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ra

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 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

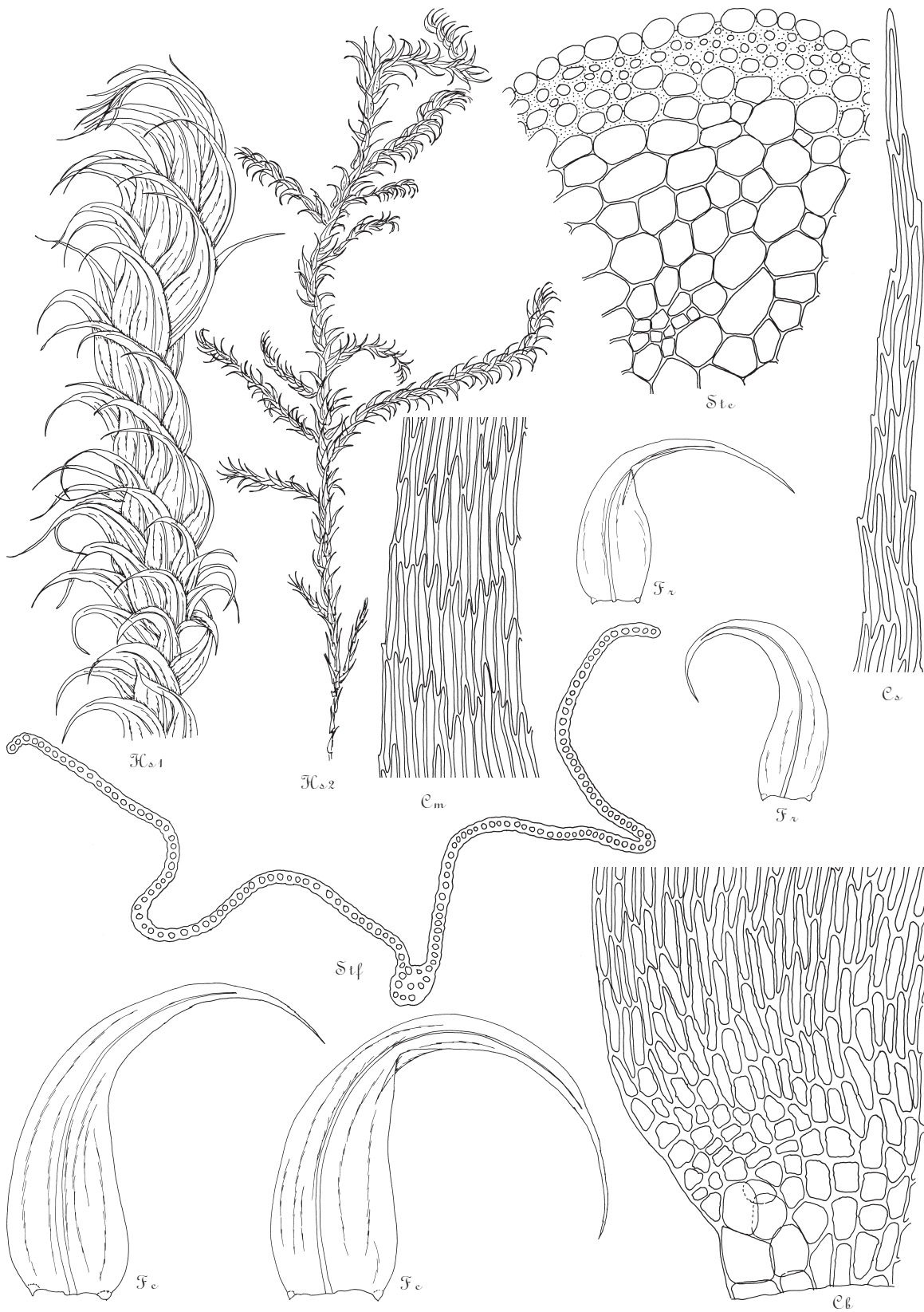


Рис. 30. *Sanionia orthothecioides*: Hs2 $\times 3.2$; Hs1 $\times 14$; F $\times 25$; Stf $\times 279$; Stc $\times 310$; Cs, m, b $\times 310$.

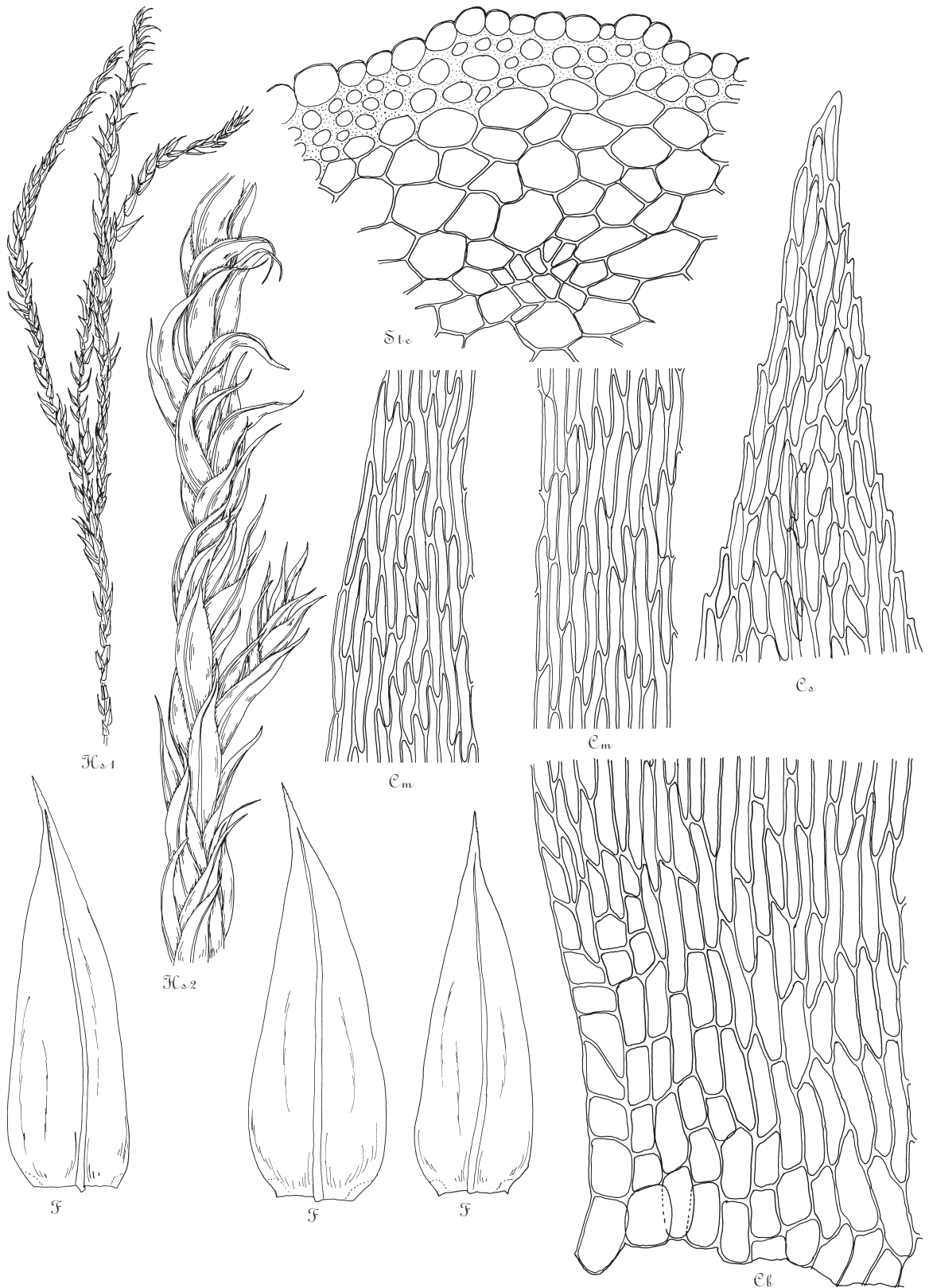


Рис.31. *Sanionia nivalis*: Hs1 $\times 3.2$; Hs2 $\times 14$; F $\times 25$; Stc $\times 310$; Cs, m, b $\times 310$.

Sanionia uncinata можно узнать по среднего размера или довольно крупным растениям с сильно согнутыми листьями, причем листья в верхней их части несколько спирально закрученные, из-за чего верхушки верхних листьев характерно “вздернутые”, что легко видеть, рассмотрев побег на просвет. Кроме того, золотистая окраска растений и сильно продольно складчатые листья делают *Sanionia uncinata* не похожим ни на один другой мох лесной зоны, где на стволах и валежнике широко распространен еще только один бокоплодный мох с серповидно согнутыми листьями, *Jochenia pallescens*, который отличается от *S. uncinata* более коротко заостренными, не складчатыми листьями с короткой двойной жилкой. В тундре, где *S. uncinata* также обычна, для ее определения требуется изучение среза стебля, показывающее наличие гиалодермиса, и клеток углов основания листа.

2. ***Sanionia orthothecioides* (Lindb.) Loeske, Hedwigia 46(5): 309. 1907. — *Hypnum uncinatum* subsp. *orthothecioides* Lindb., Öfvers. Förh. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. 23(10): 540. 1866[1867] — *Drepanocladus orthothecioides* (Lindb.) G. Roth, Eur. Laubm. 2: 551. 1904. — Саниония ортотециевидная. Рис. 30.**

Растения в крупных, б. м. плотных дерновинках, желто- или буровато-зеленые, блестящие. Стебель восходящий или прямостоячий, 5–8 см дл., слабо неправильно перисто ветвящийся. Стеблевые листья односторонне слабо или умеренно сильно согнутые, 2.5–4.5×0.7–1.3 мм, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно длиннее и узко заостренные, к основанию слегка закругленные, глубоко продольно складчатые; край слабо пильчатый; жилка исчезает в узкой верхушке листа, на поперечном срезе располагается на дне резкой складки; клетки 30–90×5–8 μm; клетки углов основания более крупные, квадратные и прямоугольные, тонкостенные, бесцветные, образующие небольшую, ясно ограниченную группу, над которой находится ряд более толстостенных надушковых клеток; переход от ушковых к надушковым клеткам резкий или не резкий. Спорофиты редко. Ножка 1.5–3 см. Коробочка горизонтальная или поникающая, слабо согнутая, 1.5–2.5 мм дл. Перистом полно развитый; эндостом с высокой, не перфорированной базальной мембраной, сегменты ланцетные, оканчивающиеся немного выше уровня зубцов экзостомы, по килю не перфорированные, реснички отсутствуют или очень короткие. Споры 11–18 μm.

Описан из Норвегии, со Шпицбергена. Относится к небольшой группе видов, таких, как *Schistidium maritimum* и *Ulota phyllantha*, которые приурочены в своем

распространении к морским побережьям и никогда (или почти никогда) не встречаются вдали от моря. Большая часть находок относится к бассейну Северного Ледовитого океана; в Европе вид встречается по берегам Великобритании, Исландии, Норвегии на Атлантическом побережье и по берегам Ботнического залива в Швеции и Финляндии. В России вид распространен от Кольского полуострова до Чукотки, а также известен по единичным находкам на Камчатке и Курильских островах. Учитывая, что вид был описан сравнительно недавно и не упоминался в определителях, следует ожидать дальнейшего уточнения его распространения в России. Растет на почве на приморских лугах и камнях близ моря.

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**

Отличить *S. orthothecioides* от *S. uncinata* можно по более крупным размерам растений, слабо согнутым листьям, расположенной на дне резкой складки жилке, сильно утолщенным стенкам надушковых клеток, а также низкой базальной мембране эндостомы, окраска которого более ярко-желтая, и отсутствию ресничек (см. подробнее Hedenäs, 1989c).

3. ***Sanionia nivalis* Hedenäs, Ann. Bot. Fenn. 26(4): 411–415, f. 5B [map], 10–12, 13 [map]. 1989. — Саниония снежная. Рис. 31.**

Растения от умеренно мелких до крупных, в рыхлых или, чаще, плотных дерновинках, светло- или буровато-зеленые. Стебель восходящий или прямостоячий, 3–6 см дл., слабо ветвящийся. Стеблевые листья односторонне слабо или умеренно сильно согнутые, иногда почти прямые, 2.5–4.5×0.7–1.5 мм, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно и довольно коротко заостренные, к основанию слабо суженные, продольно складчатые; край пильчатый по всей длине, и в верхней части пильчатость кажется сильной из-за того, что клетки там значительно короче; жилка исчезает в узкой верхушке листа, на поперечном срезе не располагается на дне резкой складки; клетки 30–100×5–9 μm; клетки углов основания более крупные, квадратные или прямоугольные, тонкостенные, бесцветные, не отличаются контрастно от надушковых клеток и вместе с ними образуют прозрачную группу, вытянутую вдоль края листа. Спорофиты редко. Ножка 1.5–2 см. Коробочка прямостоячая, прямая и относительно короткая. Перистом

стом отчасти редуцированный: эндостом с низкой базальной мембраной, на которой, так же как и на основаниях сегментов, часто имеются перфорации; сегменты линейные, короче зубцов экзостомы, по килу с округлыми перфорациями, реснички отсутствуют. *Споры* 14–21 μm .

Описан из Швеции. Высказывавшееся предположение о его биполярном распространении и, таким образом, идентичности с описанным из Южного полушария видом, *S. georgicouninata* (Müll. Hal.) Ochyra & Hedenäs, не было подтверждено впоследствии данными молекулярного анализа, показавшими видовую самостоятельность *S. nivalis*. В России *S. nivalis* – редкий арктический вид, встречающийся на Кольском полуострове, островах Северного Ледовитого океана, а также в горах Якутии. Поскольку вид был описан недавно, распространение его нуждается в дальнейшем уточнении.

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

Sanionia nivalis иногда имеет слабо согнутые листья, и тогда ее можно определить по сочетанию развитого гиалодермиса и желто-зеленой или насыщенно желтой окраски довольно крупных растений. Растения с сильнее согнутыми листьями более похожи на два других вида рода, и тогда для определения важны признаки верхушки листа: короткие клетки делают пильчатость особо заметной. Вытянутая вдоль края группа клеток углов основания листа отличает этот вид от *S. uncinata*, у которой обычно хорошо заметна перетяжка на стыке ушковых и надушковых клеток.

Род 4. *Hygrohypnella* Ignatov & Ignatova — Гигрогипнелла

И.В. Чернядьева

Растения от средних размеров до крупных, б. ч. в рыхлых дерновинках или растущие отдельными плетями в текущей воде, зеленые, оливковые или буроватые. *Стебель* простертый или плавающий, слабо неправильно ветвящийся, всесторонне густо облиственный; гиалодермис развит или отсутствует; центральный пучок развит, редко отсутствует. *Стеблевые листья* черепитчато прилегающие, прямо отстоящие или далеко отстоящие, иногда односторонне согнутые, от округло-яйцевидных до яйцевидно-ланцетных, б. м. коротко заостренные, на верхушке тупые, к основанию закругленные, не низбегающие, сильно или слабо

вогнутые, не складчатые; край плоский, реже загнутый (*H. polaris*), цельный или очень слабо тупо пильчатый в самой верхушке; *жилка* на уровне 0.1–0.4 длины листа вильчато разветвленная, ветви ее достигают 0.3–0.6 длины листа, иногда жилка двойная от основания, или простая, оканчивающаяся в верхушке листа; *клетки* узкие, извилистые, в верхушке короткие, ромбические, в углах основания б. м. крупные, толстостенные или тонкостенные, бесцветные или окрашенные, образующие небольшую, резко или нерезко отграниченную группу. *Двудомные*. *Внутренние перихециальные листья* складчатые, с сильной или слабой жилкой. *Коробочка* горизонтальная, полого согнутая. *Крышечка* коническая. *Перистом* полно развитый; *зубцы экзостомы* внизу поперечно исчерченные; *эндостом* с высокой базальной мембраной, реснички по 1–3. *Споры* 12–25 μm .

Тип рода – *Hygrohypnella ochracea* (Turn. ex Wils.) Ignatov & Ignatova. Название – уменьшительное от *Hygrohypnum*, рода мхов, к которому ранее относили представителей *Hygrohypnella*. В роде 3 вида, все они известны в России. Обособленность двух видов с хорошо развитым гиалодермисом (*H. ochracea*, *H. polaris*), ранее относимых к *Hygrohypnum*, довольно очевидна; в то же время молекулярно-генетический анализ показал принадлежность к роду еще одного вида, *H. bestii*, несмотря на то, что у него гиалодермис не развит.

1. Жилка простая, оканчивается в верхушке листа 3. *H. polaris*
— Жилка двойная или вильчатая, до 1/3–1/2 длины листа 2
2. Стебель с гиалодермисом; в разных районах России 1. *H. ochracea*
— Стебель без гиалодермиса; Дальний Восток 2. *H. bestii*

♦

1. Costae single, extending to leaf apices 3. *H. polaris*

Hygrohypnella polaris is a circum-polar species confined to the Arctic/Subarctic and high montane areas. It is common almost throughout the Arctic/Subarctic regions of Asiatic Russia, including Arctic ocean islands, extending to the mountains of southern Siberia and Mongolia. In European Russia it is known from a few localities in the Kola Peninsula and the Polar Urals. However, in the Franz Josef Land and Novaya Zemlya archipelagos the species is more common. *Hygrohypnella polaris* is



Рис. 32. *Hygrohypnella ochracea*: Hs2 $\times 6$; Hs1 $\times 15$; F $\times 25$; Stc $\times 317$; Cs, m, b $\times 317$.

characterized by the presence of a stem hyalodermis and percurrent to subpercurrent costae. Its leaves vary from straight (and then plants have remarkable turgid appearance; such plants typically occur along snowfields) to strongly falcate, which usually occur in plants growing along creeks.

- Costae double or forked, to 1/3–1/2 the leaf length 2

- 2. Stem hyalodermis present; widespread 1. *H. ochracea*

Hygrohypnella ochracea is a widespread species known in Eurasia from the Arctic to Italy, the Caucasus, the Himalayas, central China and Tibet. In North America it is known from the Arctic to Mexico. In European Russia it is found in northern and montane regions with only a few localities in the adjacent European plains. In Siberia and the Russian Far East it is common in the north as well as montane regions and less often found in flat areas. This species also is rare in Arctic and does not penetrate into high Arctic. *Hygrohypnella ochracea* is a very polymorphic species. It is characterized by a combination of the following character states: stems with hyalodermis; leaves usually ovate-lanceolate or ovate, straight or falcate, apices usually obtuse or blunt; leaf margins usually entire; costae double or forked; alar cells numerous, clearly differentiated. Specimens with falcate leaves are superficially similar to *Hygrohypnum luridum*, but that species has a stem sclerodermis rather than a stem hyalodermis. Some specimens with large stems and falcate leaves are similar in appearance to *Calliergonella lindbergii*. But *C. lindbergii* differs from *Hygrohypnella ochracea* in having very short, double costae; larger, more convex groups of alar cells that consist of large, strongly inflated, hyaline cells; and complanate-foliate stems.

- Stem sclerodermis present; northern Russian Far East 2. *H. bestii*

Hygrohypnella bestii differs from all other species of the genus in having stems with a sclerodermis rather than a hyalodermis. Although this adds inconsistency to the generic and family descriptions in which it is placed, molecular phylogenetic evidence for its placement in *Hygrohypnella* is very strong. *Hygrohypnella bestii* occurs mostly along the Pacific coast of North America. It has only recently been found in the Russian Far East (Magadan Province, Kamchatka, and the Kuril Islands). It grows along stream banks in similar habitats as *H. ochracea*. A unique feature of *H. bestii* is the presence of very long (usually > 200 µm) cells along the leaf margins.

1. **Hygrohypnella ochracea** (Turner ex Wilson) Ignatov & Ignatova, Arctoa 11(Supplement 2): 841. 2004. — *Hypnum ochraceum* Turner ex Wilson, Bryol. Brit. 400, pl. 58 [lower right]. 1855. — *Hygrohypnum ochraceum* (Turner ex Wilson) Loeske, Moosfl. Harz. 321. 1903. — **Гигрогипнелла охряная**. Рис. 32.

Растения от средних размеров до крупных, в рыхлых дерновинках, мягкие, зеленые, желто-зеленые, отдельные части побегов и листьев могут иметь рыжевато-ржавую окраску. Стебель на верхушке от согнутого до прямого, 2–10 (–15) см дл., густо или рыхло облиственный, с гиалодермисом и центральным пучком. Листья прямые или одно-сторонне обращенные и серповидно согнутые, (0.8–)1.0–2.0(–2.4)×(0.4–)0.6–0.8(–1.6) мм, широко или узко яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, на верхушке туповатые, закругленные, реже вытянутые в туповатый узкий кончик, б. м. низбегающие, вогнутые или почти плоские; край цельный или в верхушке слабо пильчатый, плоский; жилка переменная: двойная или вильчатая, с боковыми ответвлениями, редко простая, оканчивающаяся в середине листа или ниже, редко до 2/3 длины листа; клетки сильно варьируют в размерах, в средней части листа (35–)60–90(–130)×5–8 µm, червеобразные или линейные, тонкостенные, не пористые, к краю листа часто более узкие и длинные, 120–160 µm дл., в основании короткие и широкие, со слабо утолщенными стенками, в углах основания немногочисленные, крупные, вздутые, тонкостенные, образующие резко, реже нерезко ограниченную группу, иногда у старых побегов клетки ушковых групп интенсивно окрашены в желтый цвет. Ножка 1.5–2.0 см, красновато-коричневая. Коробочка узко продолговатая, 1.0–1.5 мм дл., согнутая. Споры 12–18 µm.

Описан из Великобритании. В Европе распространен от Шпицбергена до Португалии и Италии; известен в Закавказье в Грузии. В Азии южная граница распространения вида проходит по горам Средней Азии (Казахстан, Таджикистан), Гималаям, Тибету, центральным районам Китая; в Северной Америке он распространен от арктических районов до Мексики. В европейской России *Hygrohypnella ochracea* встречается в северных и горных районах, в сопредельных с ними равнинных районах имеются лишь единичные находки. В азиатской части России вид распространен от арктических районов до гор юга Сибири и Дальнего Востока; обычен на севере и в горах, реже встречается на равнинных территориях. Растет на камнях по берегам и в руслах ручьев и рек.



Рис. 33. *Hygrohypnella bestii*: Hh2 $\times 3.2$; Hh1 $\times 6.5$; Hs $\times 14$; F $\times 25$; Stc $\times 288$, Cs, m, b $\times 288$.

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

Hygrohypnella ochracea – очень полиморфный вид: облик растений, форма листьев, клеточная сеть сильно варьируют. Он характеризуется хорошо развитым гиалодермисом в сочетании с вильчатой жилкой. Образцы с серповидно согнутыми листьями часто внешне сходны с *Hygrohypnum luridum*, но отличаются от последнего вида наличием гиалодермиса. Образцы с крупными побегами и серповидными листьями иногда внешне похожи на *Calliergonella lindbergii*, которая отличается очень короткой двойной жилкой, более крупной и выпуклой группой клеток углов основания листа, состоящей из крупных, сильно вздутых, гиалиновых клеток, а также уплощенной облиственностью побегов. Некоторые образцы *Hygrohypnella ochracea* имеют прямые, тупые на концах побеги и внешне сходны с видами рода *Calliergon* и *Sarmentypnum sarmentosum*, от которых отличаются наличием гиалодермиса стебля, характером группы ушковых клеток листа и вильчатой жилкой.

2. *Hygrohypnella bestii* (Renauld & Bryhn) Ignatov & Ignatova, Arctoa 15: 45. 2006. — *Hypnum molle* subsp. *bestii* Renauld & Bryhn, Bull. Acad. Int. Géogr. Bot. 10(134): 7. 1901. — *Hygrohypnum bestii* (Renauld & Bryhn) Holz., Bryologist 4(1): 12. 1901. — **Гигрогиппнелла Беста**. Рис. 33.

Растения крупные, в рыхлых дерновинках, жесткие, оливковые, буровато-зеленые или коричневатые, сухие не блестящие. *Стебель* (3–)5–7 (–10) см дл., рыхло или густо всесторонне облиственный, без гиалодермиса, центральный пучок слабо развит или отсутствует. *Листья* отстоящие, жестковатые, (1.5–)1.7–2.5(–3.1)×(1.0–)1.3–1.6 (–1.9) мм, овальные, широко овальные или яйцевидные, верхушка постепенно оттянута в туповатый кончик, в основании низбегающие, плоские или слабо вогнутые; край плоский, цельный или в верхушке слабо пильчатый; *жилка* вильчатая или двойная, оканчивается ниже или около середины листа; *клетки* в средней части листа (55–)80–110 (–135)×6–8 μm, прямые или слабо червеобразные, тонкостенные, не пористые, к краю листа более узкие и длинные, 150–300 μm дл., образуют слабо отграниченную кайму, в основании прямоугольные, с утолщенными и пористыми стенками, желто-оранжевые или коричневатые, часто непрозрачные, в углах основания не отличающиеся от

клеток пластинки или коротко прямоугольные и квадратные, немногочисленные. *Спорофиты* в России неизвестны. [*Ножка* 1.5–2.0 см, красновато-коричневая. *Коробочка* узко продолговатая, 1.0–1.5 мм дл., согнутая. *Споры* 13–20 μm.]

Описан из Соединенных Штатов Америки, штат Монтана. Распространен главным образом на западе Северной Америки, реже встречается в центральных и восточных ее районах. В России известен только на Дальнем Востоке: на Камчатке, Командорских и Курильских островах; самое западное местонахождение в Магаданской области. Растет на камнях по берегам и в руслах ручьев, преимущественно в горах. Название в честь Георга Ньютона Беста (George Newton Best, 1846–1926), американского бриолога, изучавшего бриофлору тихоокеанского региона Северной Америки.

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

Hygrohypnella bestii характеризуется крупными, жесткими побегами, широко овальными листьями с длинными клетками в средней части листа, по краю со слабо выраженной каймой из очень узких и длинных клеток. Листья часто с трудом отделяются от стебля. От других видов рода отличается слабо развитым или отсутствующим центральным пучком в стебле и отсутствием гиалодермиса. Внешне *H. bestii* очень похожа на *Platyhypnum molle*, от которого отличается длинными клетками в средней части листа, двудомностью и более крупными размерами растений. Иногда возникают проблемы с разграничением мелких образцов *H. bestii* и крупных растений *Platyhypnum duriusculum*. Последний вид отличается от *H. bestii* хорошо выраженной группой ушковых клеток листа, короткими клетками пластинки листа и однодомностью.

3. *Hygrohypnella polaris* (Lindb.) Ignatov & Ignatova, Arctoa 11(Supplement 2): 942. 2004. — *Hypnum polare* Lindb., Oefvers. Förh. Kongl. Vetensk.-Akad. 23(10): 540–541. 1866[1867]. — *Hygrohypnum polare* (Lindb.) Loeske, Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg 46: 198. 1905. — *Hygrohypnum polare* var. *falcatum* Broth., Laubm. Fennosk. 499. 1923. — *Hypnum polare* var. *falcatum* Bryhn, Nyt Mag. Naturvidensk. 40: 24. 1902. — *Hygrohypnum ehlei* (Arnell) Broth., Trudy Bot. Muz. Imp. Akad. Nauk 16: 42. 1916. — *Amblystegium ehlei* Arnell, 13(2): 74. 1913. — **Гигрогиппнелла полярная**. Рис. 34.

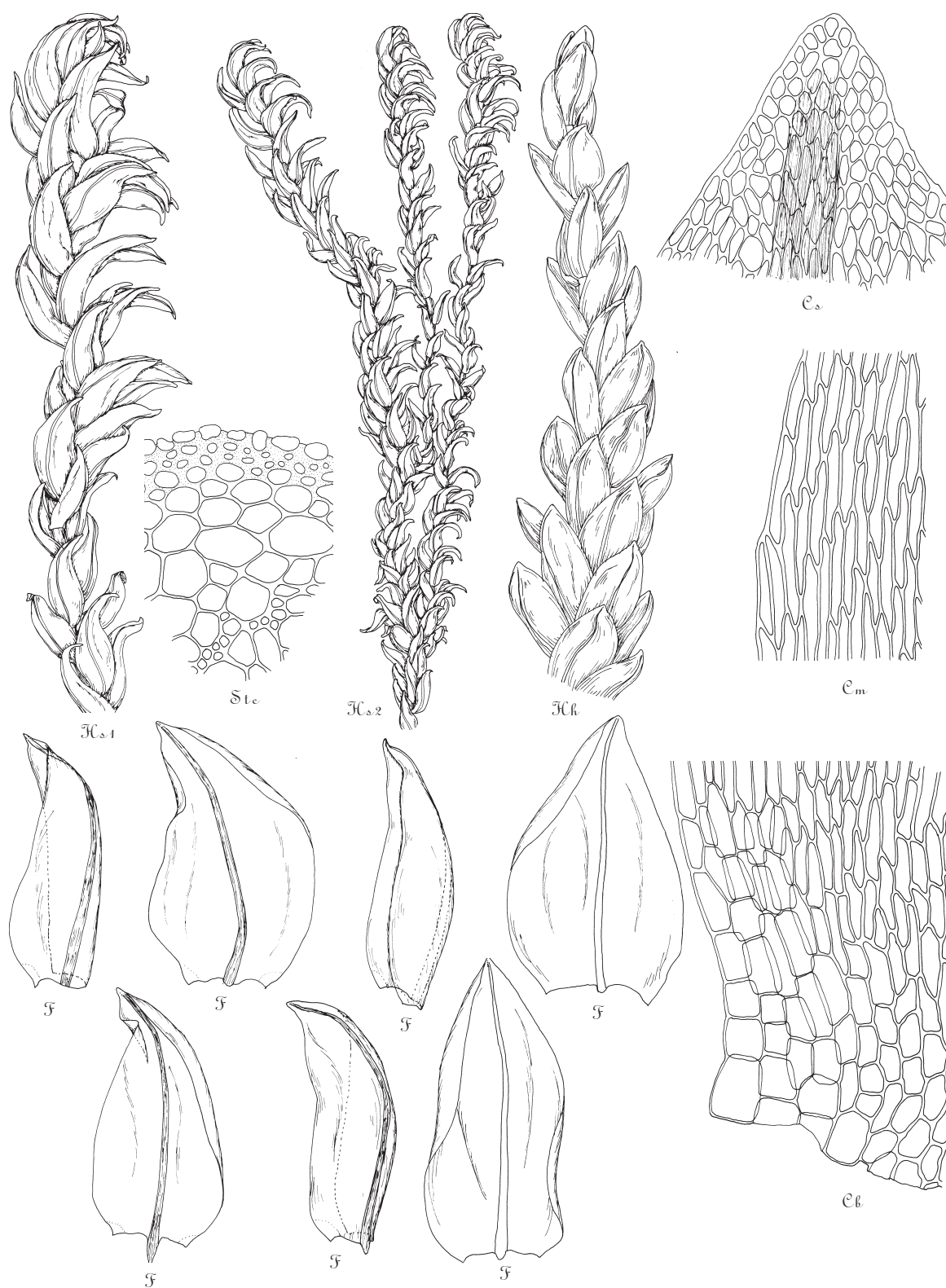


Рис. 34. *Hygrohypnella polaris*: Hs2 $\times 6.5$; Hs1 $\times 14$; Hh $\times 14$; F $\times 32$; Stc $\times 320$; Cs, m, b $\times 320$.

Растения от средних размеров до крупных, в рыхлых или густых дерновинках, мягкие, зеленые, желто-зеленые, золотистые или коричневатые. *Стебель* на верхушке прямой или согнутый, 3–9(–14) см дл., густо и обычно вздуто облиственный; гиалодермис и центральный пучок дифференцированы. *Листья* прямые или односторонне обращенные и сильно серповидно согнутые, (0.9–) 1.2–1.9(–2.2)×(0.4–)0.6–0.9(–1.2) мм, от ланцетных до широко эллиптических, на верхушке листа часто вытянутые в маленький туповатый кончик, образованный выступающей жилкой, или же закругленные, редко заостренные, в основании б. м. низбегающие; край плоский или слабо загнутый в верхней части, цельный или в верхушке слабо пильчатый; *жилка* сильная, простая, оканчивается в верхушке листа; *клетки* в средней части листа (20–)40–70(–95)×5–7(–10) μm, сравнительно тонкостенные, б. м. пористые, удлинненно ромбоидальные или линейные, в основании короткие, с утолщенными, слабо пористыми стенками, в углах основания листа квадратные и коротко прямоугольные, образующие слабо отграниченную ушковую группу. *Спорофиты* редко. *Ножка* 1.2–1.8 см, красновато-коричневая. *Коробочка* узко продолговатая, 1.0–1.5 мм дл., согнутая, слабо перетянутая под устьем. *Споры* 11–14 μm.

Описан со Шпицбергена. Встречается на севере Северной Америки (Аляска, Британская Колумбия, Ньюфаундленд, Канадский Арктический архипелаг, Гренландия), в Исландии, на Шпицбергене, на севере Европы, в Британии и в Альпах. В России распространен в арктических и горных районах азиатской части, где это обычное, а в высокоширотной Арктике массовое растение; в европейской части известны единичные находки на Кольском полуострове, в Ненецком автономном округе, Полярном и Северном Урале; исключение составляют архипелаг Земля Франца-Иосифа и Новая Земля, где этот вид встречается б. м. часто. Растет на камнях по берегам и в руслах ручьев и рек, преимущественно в горах, также обычен по краям тающих снежников.

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 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

Отличается от других видов рода *Hygrohypnella*, а также *Platyhypnum* и *Hygrohypnum* сильной, одиночной, доходящей до кончика листа жилкой в сочетании с развитым гиалодермисом стебля. Однако габитус вида очень изменчив. В высокоширотной Арктике и по краям тающих снежников в горах южнее встречаются образцы с короткими, черепитчато облиственными побегами, с почти округлыми, колпачковидными, сильно вздутыми листьями и короткими клетками (20–30×9–11 μm). Образцы *Hygrohypnella polaris* с вздуто облиственными побегами внешне особенно сходны с *Platyhypnum alpestre*, но хорошо отличаются от последнего двумя указанными выше признаками. Одиночная жилка характерна для *Hygrohypnum luridum*, от которого *Hygrohypnella polaris* отличается развитым гиалодермисом стебля. Форма *H. polaris* с серповидно согнутыми листьями была описана как особый вид *Hygrohypnum ehlei* (Arnell) Broth., по сборам из низовий р. Лены. Такие образцы часто встречаются на сырых камнях по берегам ручьев и рек. Ряд авторов рассматривают этот таксон как разновидность или как форму, *Hygrohypnum palustre* var. *ehlei* (Arnell) Grout, *H. polare* var. *falcatum*, *H. polare* fo. *falcatum*. В “Определителе листостебельных мхов Арктики СССР” (Абрамова и др., 1961) он приводится как самостоятельный вид. Однако монограф рода Д. Джемисон (Jamieson, 1976, 2014) не считает целесообразным выделять *H. ehlei* как самостоятельный таксон какого-либо ранга и сводит его в синонимы к *Hygrohypnum polare*. Смит (Smith, 1978) отмечает, что шотландские образцы *H. polare* имеют сильно согнутые листья, но не выделяет их в отдельный таксон. Наши данные согласуются с точкой зрения Джемисона и Смита. Следует отметить, что в дерновинках с серповидно согнутыми листьями часто присутствуют побеги с прямыми или почти прямыми листьями, а иногда подобное варьирование наблюдается даже в пределах одного побега. Корреляция между серповидной согнутостью листьев и удлинненными клетками листа, на что указывают Абрамова и др. (1961), прослеживается далеко не всегда. Согнутость листьев у гигрофильных представителей Amblystegiaceae и Scorpidiaceae варьирует очень сильно, так что, учитывая все выше сказанное, мы рассматриваем *Hygrohypnum ehlei* как синоним *Hygrohypnella polaris*.