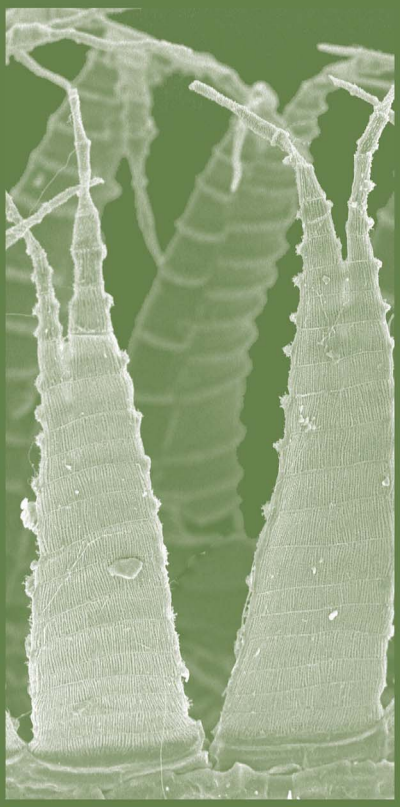
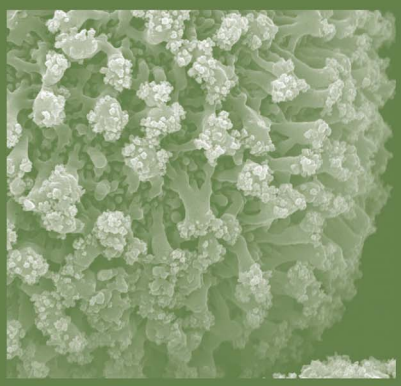
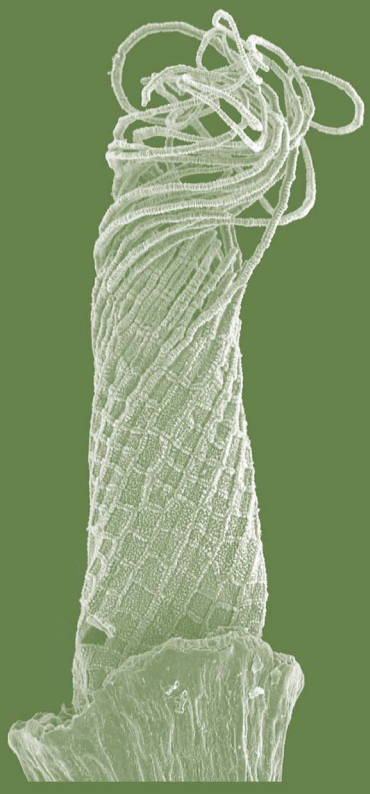




ФЛОРА МХОВ РОССИИ

Том 3. Dicranales



УДК [582.32:581.9](470+571)
ББК 28.592.1(2Рос)
Ф 73

Флора мхов России. Том 3. Dicranales. / М.С. Игнатов (отв. ред.). Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2025. 687 с. (Arctoa том 34, приложение 1). Авторы: М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова, В.Э. Федосов, Д.Я. Тубанова, И.В. Чернядьева, О.М. Афонина, О.А. Белкина, О.Ю. Писаренко.

Третий том “Флоры мхов России” включает 74 рода и 356 видов, относящихся к 17 семействам подкласса Dicranidae, порядка Dicranales: Rhizogemmaceae, Archidiaceae, Leucobryaceae, Ruficaulaceae, Dicranellopsidaceae, Amphidiaceae, Aongstroemiaceae, Dicranellaceae, Fissidentaceae, Dicranaceae, Schistostegaceae, Rhabdoweisiaceae, Bruchiaceae, Erpodiaceae, Ditrichaceae, Ceratodontaceae, Pottiaceae. “Флора” содержит ключи для определения, описания и иллюстрации всех видов, а также данные об особенностях их местообитаний и распространении. Объем видов, родов, семейств и порядков дан в соответствии с оригинальной системой, основанной на комплексном молекулярном и морфологическом изучении.

Книга адресована в первую очередь профессиональным бриологам, специалистам в области систематики мохообразных, а также всем, кому требуется определять видовую принадлежность мхов: экологам, геоботаникам, лесоведам, болотоведам, географам, краеведам, преподавателям вузов и школ, студентам биологических и географических факультетов, юным натуралистам и всем любителям природы.

Moss flora of Russia. Volume 3. Dicranales. / M.S. Ignatov (Editor-in-Chief). Moscow: KMK Scientific Press 2025. 687 pp. (Arctoa vol. 34, supplement 1) Authors: M.S. Ignatov, E.A. Ignatova, V.E. Fedosov, D.Ya. Tubanova, I.V. Czernyadjeva, O.M. Afonina, O.A. Belkina, O.Yu. Pisarenko.

The third volume of “Moss flora of Russia” includes 74 genera and 356 species from 17 families of the subclass Dicranidae, order Dicranales: Rhizogemmaceae, Archidiaceae, Leucobryaceae, Ruficaulaceae, Dicranellopsidaceae, Amphidiaceae, Aongstroemiaceae, Dicranellaceae, Fissidentaceae, Dicranaceae, Schistostegaceae, Rhabdoweisiaceae, Bruchiaceae, Erpodiaceae, Ditrichaceae, Ceratodontaceae, Pottiaceae. “Flora...” provides descriptions and illustrations, keys to identification and data on species distribution in Russia. It is based on integrative molecular and morphological studies.

Издание утверждено к печати Ученым Советом ГБС РАН
Отв. редактор М.С. Игнатов

© Коллектив авторов, текст, 2025
© Е.А. Игнатова, иллюстрации, 2025
© Д.Я. Тубанова, иллюстрации (*Dicranum)*, 2025
© Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, 2025
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2025

ISBN 978-5-9500829-9-3
ISBN 978-5-908015-05-9

Содержание 3 тома

Dicranales (В.Э. Федосов, М.С. Игнатов / V.E. Fedosov, M.S. Ignatov) 12
Rhizogemmaceae (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 22
Rhizogemma 22
Archidiaceae (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 25
Archidium 25
Leucobryaceae, общая характеристика семейства (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 27
Leucobryum (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 29
Campylopus (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 32
Dicranodontium (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 47
Brothera (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 50
Ruficaulaceae (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 52
Ruficaulis 53
Dicranellopsidaceae (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 56
Dicranellopsis 56
Amphidiaceae (О.М. Афонина / O.M. Afonina) 60
Amphidium 60
Aongstroemiaceae (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 65
Calcidicranella 67
Protoaongstroemia 71
Diobelonella 72
Dichodontium 74
Aongstroemia 75
Dicranellaceae (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 82
Dicranella 82
Fissidentaceae (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 90
Fissidens 94
Dicranaceae (Д.Я. Тубанова, Е.А. Игнатова / D.Ya. Tubanova, E.A. Ignatova) 146
Dicranoloma 148
Paraleucobryum 150
Dicranum 155
Schistostegaceae (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 234
Schistostega 236
Rhabdoweisiaceae, общая характеристика семейства (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 237
Glyphomitrium (В.Э. Федосов, Е.А. Игнатова / V.E. Fedosov, E.A. Ignatova) 242
Symblepharis (О.М.Афонина, В.Э. Федосов / O.M. Afonina, V.E. Fedosov) 247
Brideliella (О.М.Афонина, В.Э. Федосов / O.M. Afonina, V.E. Fedosov) 254
Oreas (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 257
Rhabdoweisia (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 258
Dicranoweisia (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 261
Ripariella (И.В. Чернядьева / I.V. Czernyadjeva) 262
Oncophorus (О.М.Афонина, В.Э. Федосов / O.M. Afonina, V.E. Fedosov) 265
Cnestrum (И.В. Чернядьева / I.V. Czernyadjeva) 270
Cynodontium (И.В. Чернядьева, В.Э. Федосов / I.V. Czernyadjeva, V.E. Fedosov) 273
Kiaeria (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 284
Arctoa (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 286
Bruchiaceae (О.А. Белкина / O.A. Belkina) 297
Trematodon 298
Erpodiaceae (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 306
Venturiella 306

Ditrichaceae, общая характеристика семейства (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 309
Ditrichum (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 311
Pleuridium (В.Э. Федосов, И.В. Чернядьева / V.E. Fedosov, I.V. Czernyadjeva) 324
Ceratodontaceae, общая характеристика семейства (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 338
Trichodon (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 339
Ceratodon (М.С. Игнатов / M.S. Ignatov) 343
Pseudaongstroemia (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 348
Pottiaceae, общая характеристика семейства (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 350
Scopelophila (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 362
Hyophila (О.Ю. Писаренко / O.Yu. Pisarenko) 363
Streblotrichum (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 367
Gyroweisia (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 373
Anoectangium (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 374
Hymenostylium (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 379
Gymnostomum (И.В. Чернядьева, М.С. Игнатов / I.V. Czernyadjeva, M.S. Ignatov) 382
Molendoa (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 386
Eucladium (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 391
Hydrogonium (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 392
Trichostomum (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 397
Weissia (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 400
Ephemerum (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 421
Chionoloma (В.Э. Федосов, Е.А. Игнатова / V.E. Fedosov, E.A. Ignatova) 426
Tortella (Е.А. Игнатова, И.В. Чернядьева / E.A. Ignatova, I.V. Czernyadjeva) 435
Aloina (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 469
Microbryum (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 475
Bellibarbula (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 480
Acaulon (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 481
Hilpertia (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 483
Stegonia (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 486
Tortula (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 489
Chenia (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 534
Pterygoneurum (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 526
Crossidium (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 535
Hennediella (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 537
Syntrichia (Е.А. Игнатова, О.М. Афонина / E.A. Ignatova, O.M. Afonina) 540
Leptodontium (О.Ю. Писаренко, Е.А. Игнатова / O.Yu. Pisarenko, E.A. Ignatova) 570
Pararhexophyllum (В.Э. Федосов / V.E. Fedosov) 572
Didymodon (Е.А. Игнатова / E.A. Ignatova) 576
Pseudocrossidium (В.Э. Федосов, М.С. Игнатов / V.E. Fedosov, M.S. Ignatov) 650
Barbula (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 653
Bryoerythrophyllum (В.Э. Федосов, Е.А. Игнатова / V.E. Fedosov, E.A. Ignatova) 654
Dialytrichia (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 668
Cinclidotus (М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova) 670
Литература 675
Указатель латинских названий 681
Указатель русских названий 684
Систематическое положение видов, ранее относимых к родам *Aongstroemia, Dicranella* и *Ditrichum* 686
Предложенные номенклатурные изменения 686
Условные обозначения 687

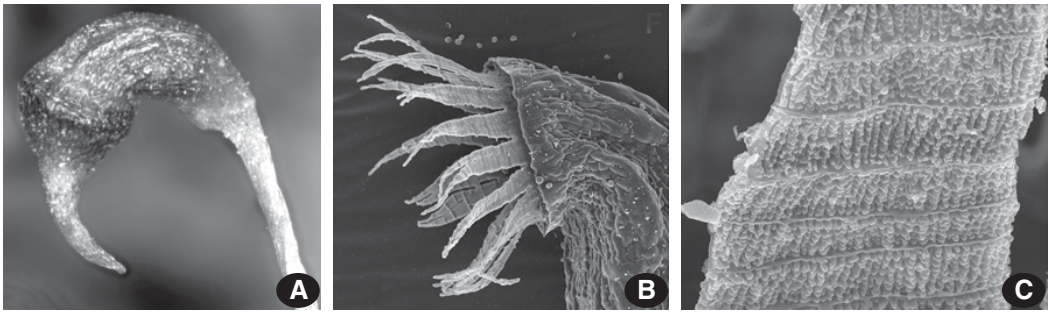


Рис. 3. *Rhizogemma staphylina.* A: коробочка (фото под стереомикроскопом); B–C: изображение под сканирующим электронным микроскопом: B – перистом; C – наружная поверхность зубца в средней части. A, B: ×50; C: ×820.

RHIZOGEMMACEAE Bonfim Santos, Siebel & Fedosov — РИЗОГЕММОВЫЕ

В.Э. Федосов

Растения от мелких до средних размеров, в рыхлых дерновинках, светло- или ярко-зеленые. *Стебель* простой, с центральным пучком. *Листья* сухие прямо отстоящие или отстоящие, прямые, влажные немного сильнее отогнутые; из яйцевидного основания постепенно или б. м. резко суженные в ланцетную острую верхушку; *край* плоский или отогнутый, цельный или в верхушке пильчатый; *жилка* сильная, оканчивается ниже верхушки листа или в ней, на поперечном срезе без срединного ряда указателей, со срединным стереидным пучком между дорсальным и вентральным эпидермисом; *пластинка* однослойная или по краю иногда двуслойная; *клетки* от коротко до удлиненно прямоугольных, гладкие или слабо выпуклые на дорсальной и вентральной сторонах. *Специализированные органы вегетативного размножения* представлены в большинстве коллекций в виде гроздевидных ризоидных клубеньков, б. м. округлых или из немногих вздуто выступающих клеток, расположенных короткими цепочками, красных, позже темно-коричневых. *Двудомные*. *Перихециальные листья* крупнее стеблевых, с широким влагалищным основанием, более резко суженным в верхушку. *Ножка* длинная, прямая, желтая. *Коробочка* наклоненная до поникающей, согнутая, продольно ребристая, со слабо развитым зобиком, желтая, позже вдоль ребер и вокруг устья пурпурная; клетки экзотеция прямоугольные, с равномерно утолщенными стенками. *Крышечка* с длинным косым клювиком. *Колечко* из одного ряда крупных гиалиновых клеток, отпадающее. *Перистом* из 16 зубцов, расщепленных до середины на неравные доли, на дорсальной стороне с продольными гребнями и папиллами поверх них, в верхней части папиллозные, ярко-красные. *Споры* мелкие. *Колпачок* клобуковидный.

Семейство включает один род с одним видом, распространенным в умеренном поясе Северного полушария. Изолированное положение вида, традиционно относимого к *Dicranella*, было выявлено в результате молекулярно-филогенетических исследований (Bonfim Santos *et al*., 2021; Fedosov *et al*., 2023). Оно потребовало выделения его в отдельные род и семейство. Согласно этим данным, *Rhizogemma* представляет древнюю группу, отделившуюся в эволюции гаплолепидных мхов еще до ее дивергенции на Grimmiales и Dicranales. Она заслуживает помещения в самостоятельный порядок (cf. Bechteler *et al*., 2023), и здесь приводится в составе Dicranales только потому, что ‘протогаплолепидные’ мхи уже были рассмотрены во 2 томе “Флоры мхов России” (2017).

Род 1. **Rhizogemma** Bonfim Santos, Siebel & Fedosov — **Ризогемма**

Тип рода – *Rhizogemma staphylina* (H. Whitehouse) Bonfim Santos, Siebel & Fedosov. Род включает один вид. Название от ῥίζίη – корень (греч.), и *gemma* – почка как *орган вегетативного размножения* (лат.), из-за часто присутствующих ризоидных клубеньков.

◆ The species was described rather recently by sterile plants from West Europe (Whitehouse, 1969) where it grows mostly on bare soil on edges of the arable fields and in open places in meadows. The collections from similar habitats in European Russia were done since 1980s. The further studies revelead this species with sporophytes in the Kuril Islands (Shikotan), the Putorana Plateau in the southern Taimyr, the Badzhal Range in the Khabarovsk Territory, and in St.-Petersburg region, mostly on soil banks along creeks. Plants with and without sporophytes look somewhat different (cf. Figs. 4 and 5), but they are subidentical by DNA markers and are considered here as one species. Furthermore, the molecular studies found the genus *Rhizogemma* in the ‘protohaplolepidous’ group, and it is treated here within Dicranales because the ‘protohaplolepidous’ groups were already published in the volume 2 (2017) and earlier the species was placed in *Dicranella*.

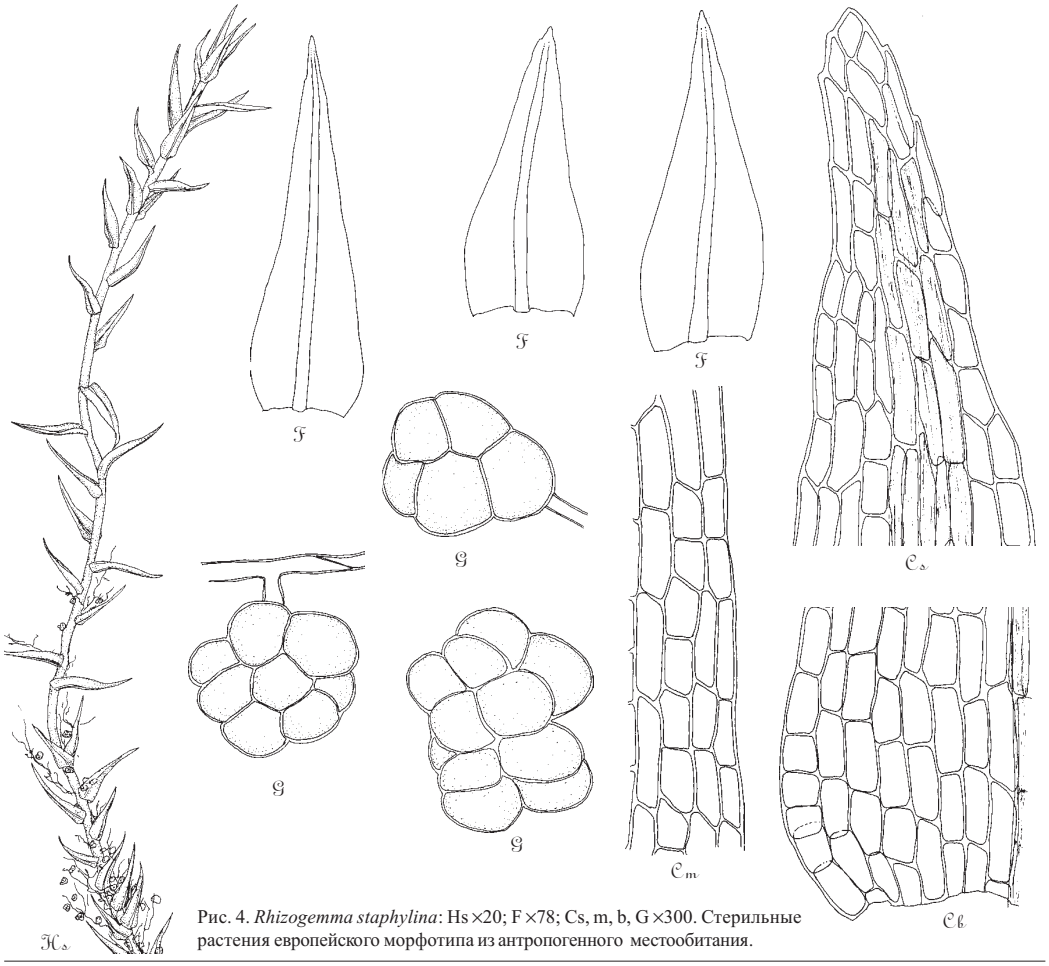


Рис. 4. *Rhizogemma staphylina*: Hs ×20; F ×78; Cs, m, b, G ×300. Стерильные растения европейского морфотипа из антропогенного местообитания.

1. **Rhizogemma staphylina** (H. Whitehouse) Bonfim Santos, Siebel & Fedosov, Plants 12(6, 1360): 14. 2023. — *Dicranella staphylina* H. Whitehouse, Trans. Brit. Bryol. Soc. 5: 757, f. 2–3a. 1969. — **Ризогемма гроздевидная**. Рис. 3, 4, 5.

Стебель 5–10 мм дл. *Листья* 0.6–1.5×0.2–0.4 (–0.6) мм; *клетки* 25–60×5–16 μm, у стерильных особей немного крупнее, чем у фертильных. *Вегетативное размножение* ризоидными клубеньками из 4–15 округлых вздуто выступающих клеток, формирующих короткие цепочки или округлые тела. *Спорофиты* встречаются изредка. *Перихециальные листья* умеренно крупнее стеблевых, до 1.7 мм дл., с плоским краем. *Ножка* 3–5 мм. *Коробочка* 0.8 мм дл. *Споры* 20 μm.

Описан по стерильным образцам из Великобритании (Whitehouse, 1969) и вскоре был найден в других странах Западной Европы, а по гербарным материалам выяснилось, что наиболее старый сбор был в Германии в 1870 г. (Düll & Meinunger, 1989). В России вид был найден в стерильном состоянии в ряде областей европейской части, самые старые сборы выявлены в коллекциях 1985 г. Впоследствии молекулярные данные показали, что к этому виду принадлежат и растения с юга Таймыра (плато Путорана), из Хабаровского края (хр. Баджал), с о. Шикотан и из Санкт-Петербурга, где он растет на супесчаном аллювии вдоль ручьев, причем встречается там с коробочками. Возможно, в Европе вид является инвазивным (Fedosov *et al*., 2023).

Mu Krl Ar Ne ZFl 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 Nl 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**

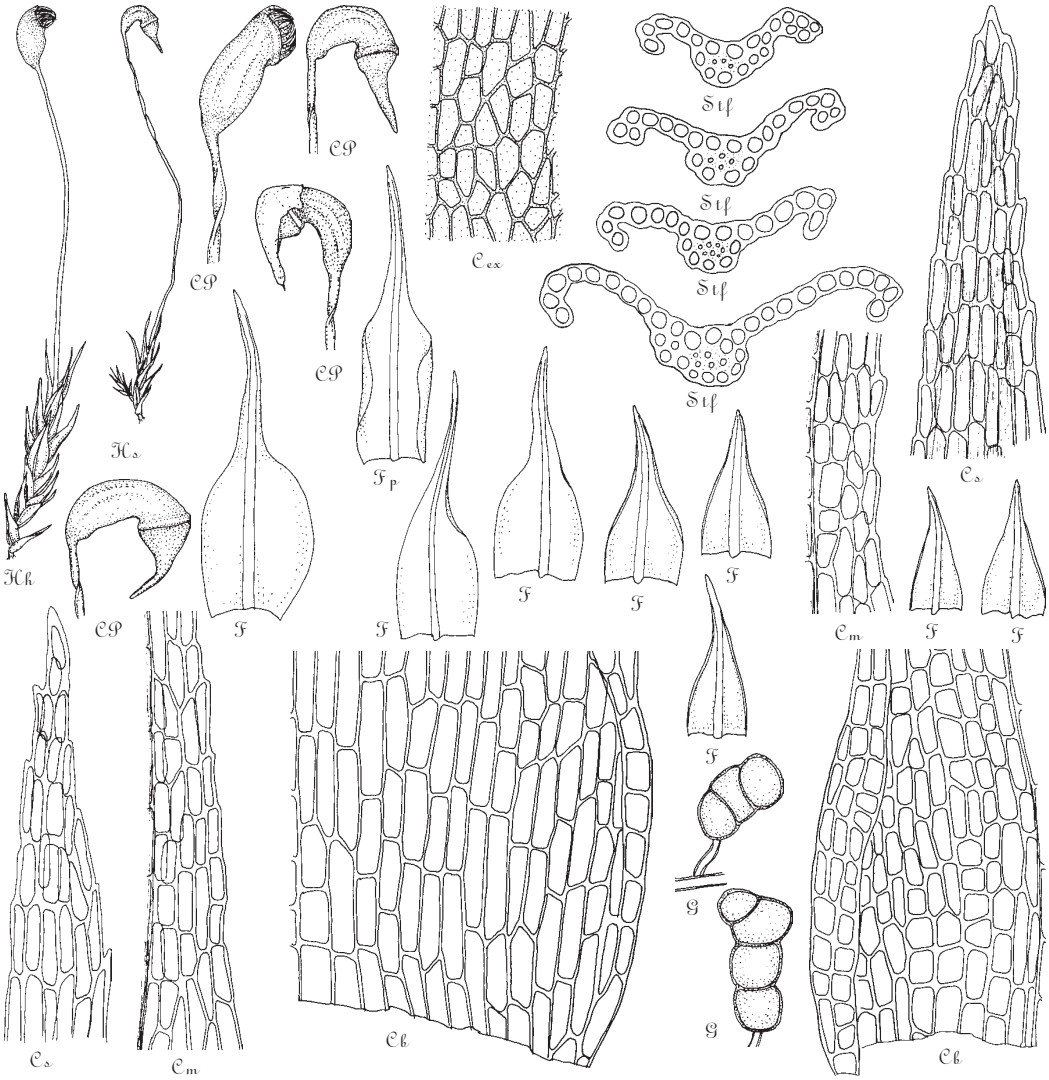


Рис. 5. *Rhizogemma staphylina*: Hs, h ×14; CP ×23.5; F ×30; Stf ×300; G ×300; C ex ×300; Cs, m, b ×300.
Растения с коробочками азиатского морфотипа из природного местообитания.

Rhizogemma staphylina вряд ли привлечет внимание коллектора, который не представляет себе ее во всех деталях. Стерильные ее растения выглядят скорее как не вполне развитая *Dicranella* s. l., а клубеньки не выделяются яркой окраской. Европейские растения без спорофитов, которые растут б. ч. по краям полей и т. п., отличаются от азиатских растений с коробочками более мелкими размерами листьев, более крупными клетками пластинки листа, а также более крупными клетками ризоидных клубеньков и самими клубеньками. Поэтому здесь растения из популяций, в которых вид встречается с коробочками, и из популяций, где есть только стерильные растения, представлены на двух таблицах иллюстраций (Рис. 4 и 5). При наличии коробочек вид легко отличается по их сильной согнутости и выдающимся ребрам (Рис. 3A).

CEM. ARCHIDIACEAE Schimp. — АРХИДИЕВЫЕ

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

Протонема слабо развита или отсутствует, и тогда гаметофоры вырастают непосредственно из споры. *Растения* мелкие, многолетние, в рыхлых дерновинках, зеленые или буровато-зеленые. *Стерильные побеги* преобладают, простертые, расставленно ветвящиеся, равномерно рыхло облиственные; *фертильные побеги* развиваются на старых простертых побегах, прямостоячие, хохолково облиственные, с подверхушечными побегами; *стебель* без центрального пучка. *Листья* прямо или далеко отстоящие, от узко линейных до яйцевидных, постепенно заостренные; *край* плоский, цельный или слабо пильчатый; *жилка* оканчивается в верхушке листа или коротко выступает, на поперечном срезе не дифференцирована; *пластинка* однослойная; *клетки* продолговато-ромбические, более короткие в верхушке листа, к центру основания продолговатые, в основании у края коротко прямоугольные. *Несмешанно обоеполый*, спорофиты во многих коллекциях отсутствуют. *Перихециальные листья* несколько длиннее и шире стеблевых. *Ножка* отсутствует. *Коробочка* погруженная в перихециальные листья, округлая, маленькая, клейстокарпная, с тонкой стенкой из одного слоя клеток. *Споры* немногочисленные, [4–32(–170)], очень крупные, [(53–)100–200(–310) µm]. *Колпачок* практически не увеличивающийся с момента оплодотворения.

Крайнее своеобразие спорофита служило основанием для выделения этого семейства иногда даже в особый подкласс (например, Crum & Anderson, 1981). Эти отличия спорофита подробно описаны Снайдером (Snider, 1975a) и заключаются в том, что вся последовательность клеточных делений (начиная со второго деления) при формировании спорофита резко отличается от таковой у всех остальных мхов. В результате спорофит *Archidium* не имеет настоящей ножки, колонка полностью отсутствует, а все клетки эндотеция представляют собой потенциальные материнские клетки спор; споры очень крупные, часто до 200 µm, максимально до 310 µm; два внутренних слоя изначально трехслойного амфитеция редуцируются по мере созревания коробочки, и ее стенка в зрелом состоянии оказывается однослойной, отделенной от споровой массы пространством. Анализ нуклеотидных последовательностей, однако, показал, что *Archidium* принадлежит к той же кладе, куда входят

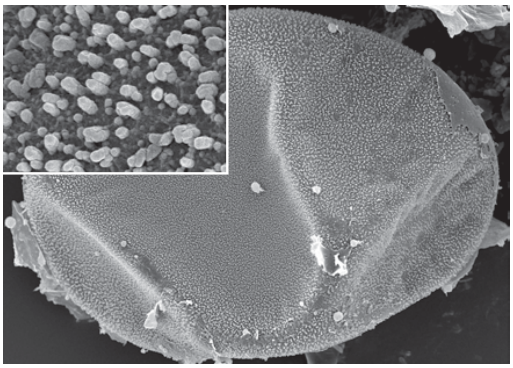


Рис. 6. *Archidium alternifolium,* спора, 360× и мелкие папиллы на ее поверхности, ×3360.

Leucobryaceae (Bechteler *et al*., 2023) из подкласса Dicranidae. Таким образом, строение его спорофита следует считать результатом модификации, а не свидетельством древнего происхождения данной группы, что позволило бы считать ее особым подклассом.

Семейство включает единственный род.

Род 1. **Archidium** Brid. — **Архидиум**

Тип рода – *Archidium phascoides* Brid. (= *A. alternifolium*). Ревизия рода в мировом масштабе была проведена Д. Снайдером (Snider, 1975b), который признал в нем 26 видов, большинство из которых имеют узкое распространение в тропиках и субтропиках, а два вида широко распространены в умеренной зоне Северного полушария, из них в России найден один; все виды рода растут на почве. Название рода от ἀρχή – начало (греч.), указывает на примитивные, архаичные признаки в его строении.

◆ *Archidium alternifolium* is rare in Russia, known from in NW European Russia only by old records, and on the opposite edge of the country, in the Primorsky Territory in the Russian Far East. In the former area the species was found on lawns, in the latter a recent record was in a ditch along the highway. When capsules are present, their round shape and a very large spores make identification easy. Sterile plants are similar to a poorly developed, creeping *Leptobryum*, which however has longer, thinner-walled laminal cells.

1. **Archidium alternifolium** (Dicks. ex Hedw.) Schimp., Syn. Musc. Eur. 28. 1860. — *Phascum alternifolium* Dicks. ex Hedw., Sp. Musc. Frond. 24. 1801. — **Архидиум очереднолистный**. Рис. 7, 6.

Стерильные побеги 3–20 мм дл., фертильные 3–5 мм дл. *Листья* 0.7–2.0×0.2–0.4 мм; *жилка* в основании около 30 µm шир.; *клетки* пластинки 45–75×9–11 µm. *Коробочка* 0.35–0.75 мм. *Споры* (120–)150–200(–260) µm, по 16 (8–32) в коробочке, гладкие или слабо папиллозные.

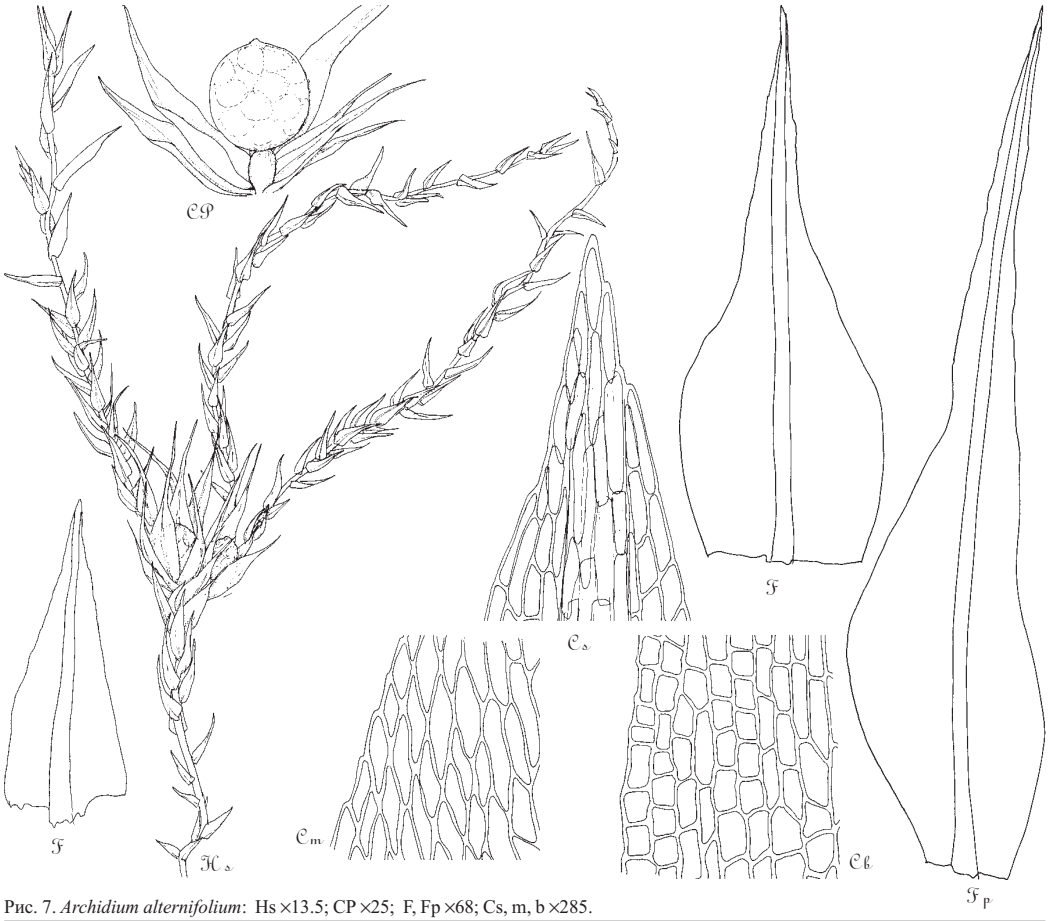


Рис. 7. *Archidium alternifolium*: Hs ×13.5; CP ×25; F, Fp ×68; Cs, m, b ×285.

Описан из Англии. Широко распространен в большинстве стран Европы, на Азорских и Канарских островах, в Северной Африке, в восточной части Северной Америки. В России известен из европейской части по единственному образцу, собранному близ Зеленогорска Ленинградской области, близ побережья Балтийского моря, где в настоящее время, по-видимому, исчез. Вид приводили также для Ленинградской области, окрестностей Павловска (Borszczow, 1857) и Калининградской области (Klinggraeff, 1893). Новые находки *Archidium* в этих областях вполне вероятны: он относительно нередок на юго-западе Финляндии, хотя становится редким уже на юго-востоке этой страны, близ границы с Россией. Кроме того, *A. alternifolium* был отмечен в Хорольском районе Приморского края, вероятно, как заносное растение. Растет на лужайках, берегах прудов, на нарушенных местах у дорог и т. п.

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

Вид легко определить по признакам спорофита: шаровидным коробочкам в пазухах листьев со спорами более 100 μm, просвечивающими через стенки коробочки. Вместе с тем, архидиум довольно часто встречается и в стерильном состоянии, и тогда его легко принять за недоразвитый *Leptobryum pyriforme*, который иногда развивает растения с расставленными, относительно короткими листьями. В таком случае *Archidium* можно отличить от *Leptobryum* по более коротким и относительно более толстостенным клеткам листовой пластинки, а также по целиком гиалиновым аксиллярным волоскам (у *Leptobryum* нижние и особенно средние клетки аксиллярных волосков малиново-красные). Прорастание спор и ранние стадии развития гаметофита *Archidium alternifolium* описаны Майлесом и Лонгтоном (Miles & Longton, 1992).

СЕМ. LEUCOBRYACEAE Schimp. — ЛЕВКОБРИЕВЫЕ

В.Э. Федосов (общая характеристика семейства)

Растения крупные или средних размеров, в густых или рыхлых дерновинках, в сухом состоянии беловатые или сизоватые (*Leucobryum*), светло-зеленые (*Brothera*), или от ярко зеленых до темно или буро-зеленых (*Dicranodontium*, *Campylopus*). *Стебель* простой или вильчато ветвящийся, густо, реже рыхло равномерно облиственный, центральный пучок развит, реже отсутствует, наружный слой стебля из более мелких клеток, иногда развит гиалодермис; ризоиды в основании стебля и, в роде *Leucobryum,* также на верхушках листьев. *Листья* сухие и влажные одинаковые, прямо отстоящие до слегка отогнутых, часто слегка односторонне согнутые, от узко линейно-ланцетных до яйцевидно-ланцетных, длинно и узко заостренные, сильно вогнутые; *край* плоский, загнутый или завороченный в верхушке и верхней части основания листа, цельный или пильчатый; *жилка* оканчивается в верхушке листа, иногда выбегает гиалиновым волоском, занимает почти всю ширину листа или, реже, до 1/6 ширины листа, разнообразного строения: она или образована 2–6 слоями крупных гиалиновых клеток, между которыми посередине расположен один ряд мелких хлорофиллоносных клеток, или дифференцирована и имеет 1 ряд указателей, дорсальный и иногда также вентральный стереидные пучки, дорсальный и вентральный эпидермис, на дорсальной стороне иногда с выступающими гребнями 1–2 клетки высотой; *пластинка* однослойная, клетки ее прямоугольные, гладкие, в основании листа обычно крупнее, в углах основания часто дифференцирована группа сильно вздутых ушковых клеток, прозрачная или бурая. *Специализированные органы вегетативного размножения* у *Brothera* в виде мелких листовидных структур, сидящих на разветвленных подставках и скученных в головчатые скопления на верхушках побегов; у *Dicranodontium* листья легко обламываются в основании и массово отпадают; у некоторых видов *Campylopus* ломкие стебли, веточки и листья. *Двудомные* или *ложнооднодомные*. *Перихециальные листья* дифференцированы слабо или сильно. *Ножка* длинная, прямая или согнутая. *Коробочка* прямостоячая, слабо согнутая, с зобиком или без него. *Крышечка* с длинным клювиком. *Колечко* не отпадающее. *Перистом* из 16 зубцов, разделенных на две доли, одна из которых вдвое шире другой, или доли б. м. равные, или зубцы цельные; зубцы на наружной поверхности продольно исчерченные. *Споры* мелкие. *Колпачок* клобуковидный или, редко, шапочковидный, иногда по краю бахромчатый.

Семейство включает 5–10 родов, из которых два крупных: *Leucobryum* и *Campylopus,* большинство видов которых растет в тропиках и субтропиках, но несколько видов заходит и в бореальную зону. Виды остальных родов имеют сходное распространение. Традиционно к семейству относили только *Leucobryum* и небольшие тропические роды сходного строения. Молекулярно-филогенетические исследования показали, что роды *Dicranodontium*, *Campylopus* и *Brothera*, раньше относившиеся к Dicranaceae, гораздо ближе к *Leucobryum*, чем к *Dicranum* (Cox *et al*., 2010; Bechteler *et al*., 2023).

1. Растения в сухом состоянии беловатые или бледно-зеленые 2
— Растения в сухом состоянии ярко- или темно-зеленые 3
2. Растения крупные, в сухом состоянии беловатые; листья с отношением длины к ширине 2.5–6:1, жилка на поперечном срезе с 2–6 слоями крупных гиалиновых клеток, между которыми мелкие хлорофиллоносные клетки расположены по одной; обычно на почве или на гнилой древесине ..... 1. *Leucobryum*
— Растения довольно мелкие, в сухом состоянии бледно-зеленые; листья с отношением длины к ширине 6–9:1, хлорофиллоносные клетки в жилке располагаются отчасти группами по 2–4 клетки; обычно на гнилой древесине, реже на стволах и камнях ..... 4. *Brothera*
3. Листья в основании ломкие, отпадающие целиком, так что стебель местами безлистный, с рубцами от отпавших листьев; на поперечном срезе жилки имеются дорсальный и вентральный эпидермис, а также дорсальный и вентральный стереидные пучки .... 3. *Dicranodontium*
— Листья в основании не ломкие, не отпадающие целиком, стебель без безлистных зон; на поперечном срезе жилки с вентральной стороны от ряда указателей имеются либо крупные клетки, либо стереиды, не прикрытые эпидермисом ..... 2. *Campylopus*

◆

1. Plants whitish to pale-green 2
— Plants intense green or dark- to brownish-green 3
2. Plants large, whitish when dry; leaves ovate or

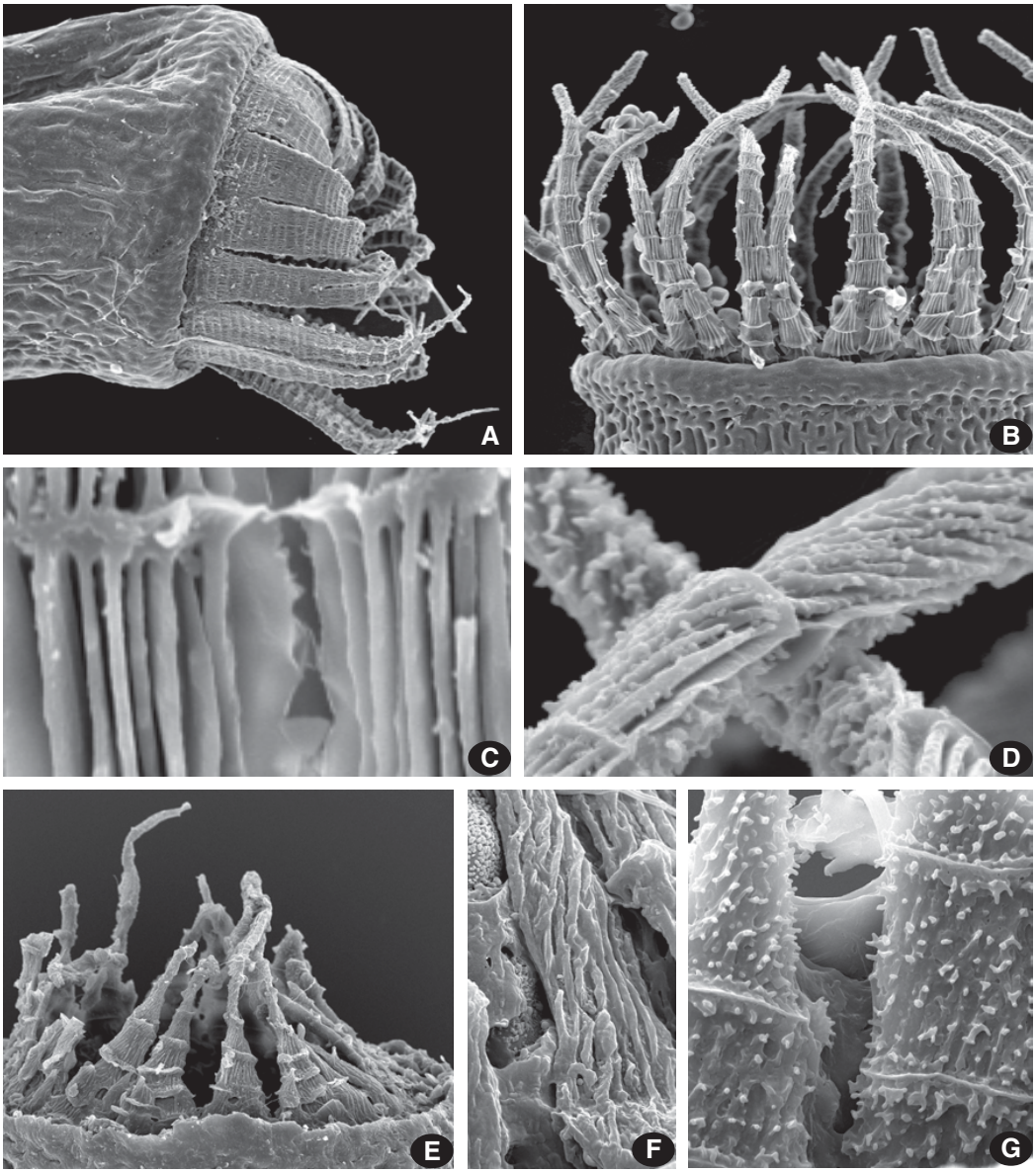


Рис. 8. Перистомы *Leucobryum glaucum* (A), *Dicranodontium denudatum* (B–D) и *Brothera leana* (E–G): A, B, E – перистом (A: зубцы расщеплены до середины на 2 доли в пропорции 1:2, 2:1, 1:2 и т. д., в соответствии с формулой перистома (0):2:3; B: зубцы расщеплены почти до основания на более или менее равные доли; E: зубцы цельные); C, D, F – зубцы перистома снаружи в нижней (C, F), верхней (D) и средней (F) части, видны продольные гребни, характерные для Dicranales s. l.; на ‘G’ также видна папиллозная внутренняя поверхность зубцов. A ×138, B ×247, C ×2945; D ×2335, E ×325; G ×1880, G ×1545.

lanceolate; costa in transverse section with 2–6 layers of large hyaline cells and small chlorophyllose cells in between arranged in ones; mostly epigeious ..... 1. *Leucobryum*

— Plants small, pale green when dry; leaves lanceolate or linear; costa in transverse section with 2–3(–4) layers of large hyaline cells and small chlorophyllose cells between them in groups by 2–4 cells; mostly epixylic, rarely on rocks and living tree trunks ..... 4. *Brothera*

3. Leaves partially deciduous, stems naked at places; costa in transverse section with a layer of

guide cells, differentiated dorsal and ventral epidermis, and dorsal and ventral stereid bands .... 3. *Dicranodontium*

— Leaves not deciduous; costa in transverse section with a layer of guide cells, and with either a layer of hyalocysts on ventral surface, or with ventral stereid band that is not covered by ventral epidermis ..... 2. *Campylopus*

Род 1. **Leucobryum** Hampe — **Левкобриум**

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

Растения крупные или средних размеров, в густых подушковидных дерновинках, беловатые или сизоватые в сухом состоянии, бледно-зеленые во влажном, ломкие. *Стебель* густо облиственный, многократно разветвленный, центральный пучок слабый или отсутствует. *Листья* сухие и влажные одинаковые, прямо отстоящие до слегка отогнутых, часто слегка односторонне согнутые, яйцевидно-ланцетные, заостренные, сильно вогнутые, *край* загнутый или завороченный в верхушке и верхней части основания листа, цельный или вверху с единичными зубцами; *жилка* занимает почти всю ширину листа, образована 2–6 слоями крупных гиалиновых клеток (двумя вверху, 4–6 внизу), между которыми посередине расположен один ряд мелких хлорофиллоносных клеток; однослойная *пластинка* очень узкая по краю листа в нижней его части; на верхушках листьев развиты ризоиды. *Двудомные* или *ложнооднодомные*. *Спорофиты* по одному из перихеция. *Ножка* длинная, прямая. *Зубцы перистома* разделены до середины на две доли, одна из которых вдвое шире другой, снаружи продольно исчерченные. *Споры* мелкие. *Колпачок* клобуковидный, по краю цельный.

Тип рода – *Leucobryum glaucum* (Hedw.) Ångstr. Род насчитывает от 30 до 80 видов, распространенных б. ч. в тропиках. Растут на почве, валежнике, в основании стволов и на ветвях деревьев. Название от λευκός – белый (греч.), βρύον – мох (греч.), по беловатой окраске растений.

1. Листья в нижней части на поперечном срезе без перетяжки, крупные гиалиновые клетки расположены в 4–5 слоев; верхняя треугольно-ланцетная часть листа обычно короче расширенного основания (при росте в сильно затененных уловиях верхняя часть может быть немного длиннее основания); однослойная пластинка в основании листа в 3–7 клеток шириной; клетки в средней части листа 30–50 μm шир. ..... 1. *L. glaucum*

— Листья в нижней части на поперечном срезе с перетяжкой посередине, в которой крупные гиалиновые клетки расположены в два слоя; верхняя ланцетная часть листа длиннее расширенного основания; однослойная пластинка в основании листа в 7–10(–14) клеток шириной; клетки в средней части листа 20–40 μm шир. ..... 2. *L. juniperoideum*

◆

1. Leaf transverse sections near leaf base with 4–5-stratose hyalocysts and lacking a constriction in the middle; unistratose laminae 3–7 cells wide in the proximal part of the leaf; distal part of leaf shorter than the broad basal part; median laminal cells 30–50 μm wide ... 1. *L. glaucum*

   Widespread in Kaliningrad Province, but rare in other western regions of European Russia, growing in more or less wet forests. Rare in the Caucasus and found once in a cold region in the northern Sakhalin.

— Leaf transverse sections near leaf base with 2-stratose hyalocysts within a constriction in its middle; unistratose laminae 7–10(–14) cells wide in the proximal part of the leaf; distal part of leaf longer than the broad basal part; median laminal cells 20–40 μm wide 2. *L. juniperoideum*

   Sporadic in the Russian Far East in mesic to moist forest, and occasionally growing in thermal areas surviving the tuft temperature up to 36°. Few records in the Caucasus are mostly from the coastal areas, while *L. glaucum* occurs in general at higher elevations.

1. **Leucobryum glaucum** (Hedw.) Ångstr., Summa Veg. Scand. 1: 94. 1846. — *Dicranum glaucum* Hedw., Sp. Musc. Frond. 135. 1801. — **Левкобриум сизый**. Рис. 9, 8А.

Стебель 3–5(–10) см дл. *Листья* 3–7×1.0–2.0 мм, верхняя треугольно-ланцетная часть листа обычно короче расширенного основания; *жилка* на поперечном срезе примерно равной толщины по всей ширине, при виде сверху в препарате одноцветная; *клетки* 30–50 μm шир.; однослойная пластинка в основании листа в 3–7 клеток шириной. *Ножка* 1–1.5 см. *Коробочка* 1.5–2 мм дл. *Споры* 13–18 μm.

Описан как широко распространенный вид по всей Европе, в умеренной зоне Северной Америки и с Ямайки. Встречается в большинстве стран Европы, в Макаронезии, Турции, на Кавказе, в Японии, Китае и Корее, в США и на юге Канады (указания из более южных районов могут относиться и к другим видам). В Беларуси, Польше и Литве это умеренно обычный вид, а в России он част только в Калининградской области, где

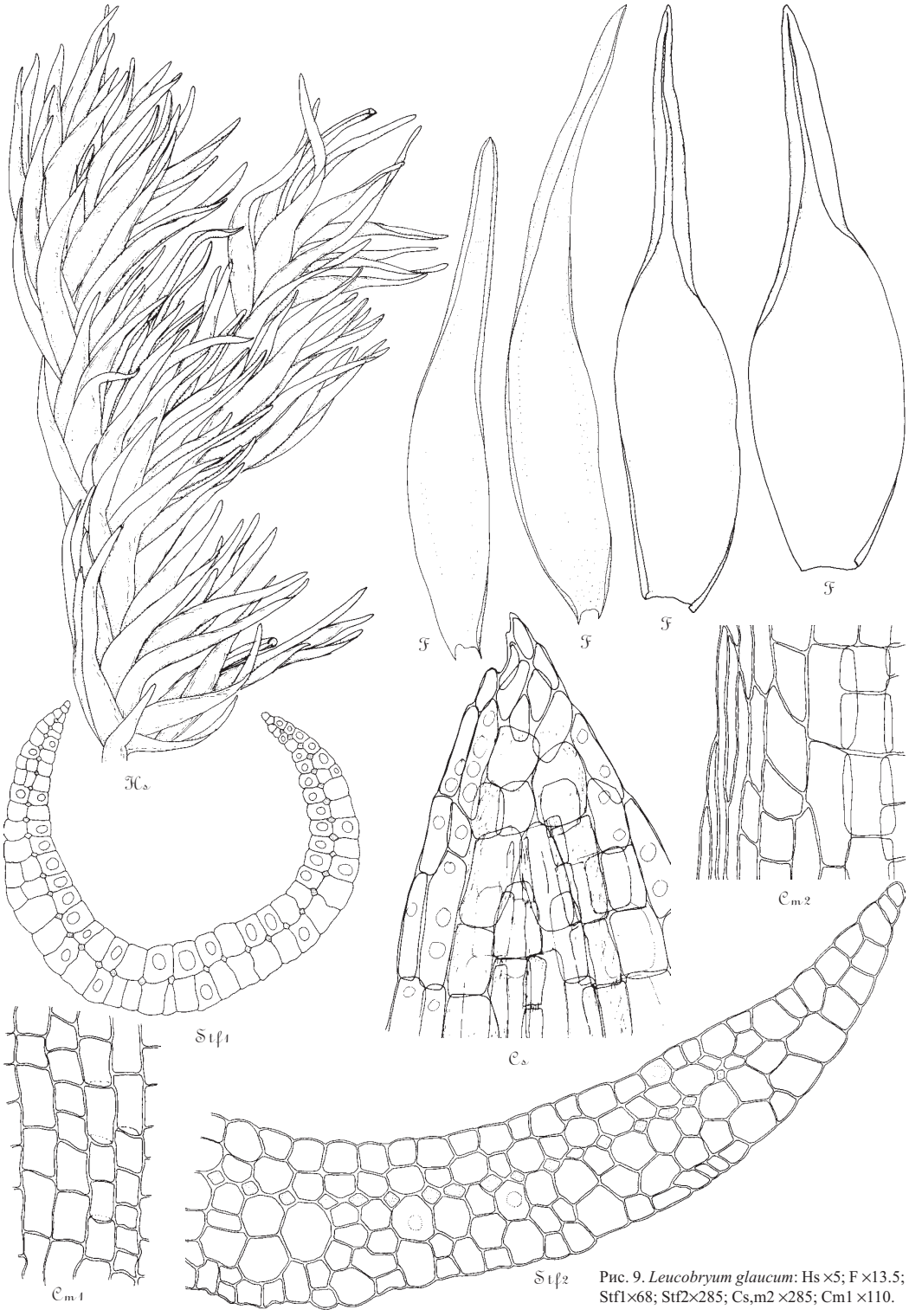


Рис. 9. *Leucobryum glaucum*: Hs ×5; F ×13.5; Stf1×68; Stf2×285; Cs,m2 ×285; Cm1 ×110.

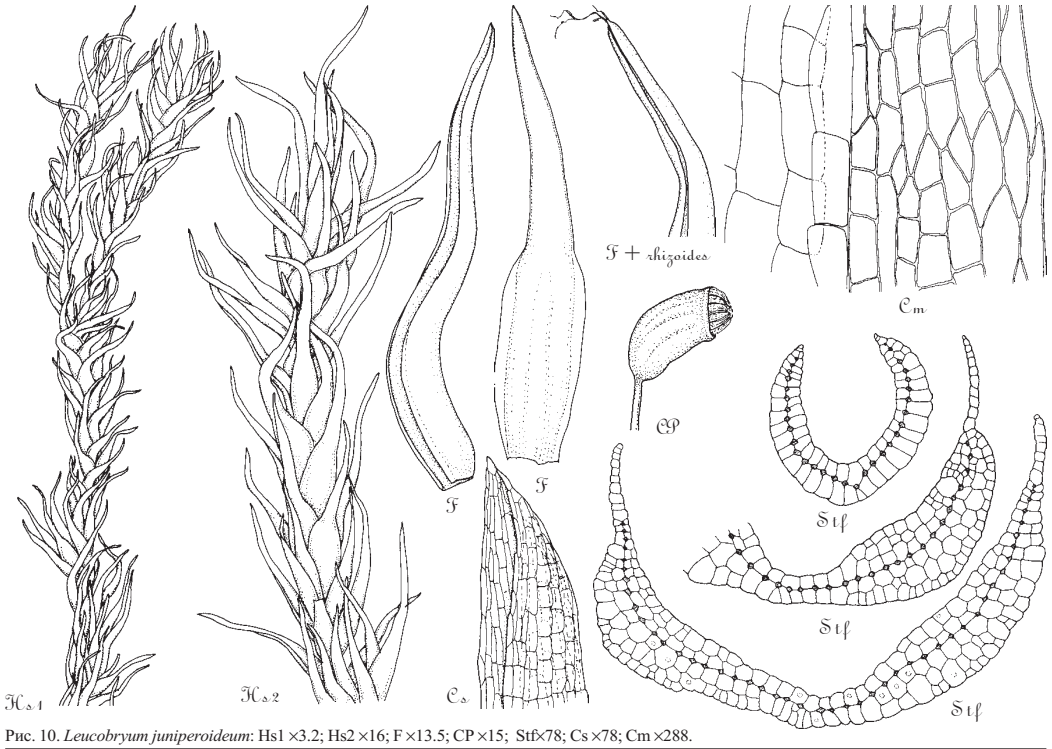


Рис. 10. *Leucobryum juniperoideum*: Hs1 ×3.2; Hs2 ×16; F ×13.5; CP ×15; Stf×78; Cs ×78; Cm ×288.

в сравнительно сырых и местами умеренно сухих сосняках у побережья растет в массе. В средней части европейской России это редкий вид, известный по единичным находкам из более западных областей. На Кавказе редок и известен из Крыма по единственному сбору первой половины XIX века в Бахчисарайском районе, и все последующие поиски его были безуспешными. На Дальнем Востоке встречается на севере Сахалина, и есть еще единичные находки в Приморье и на о. Итуруп. Растет на почве в сырых хвойных лесах.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura
Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv
Sm Br **Ka Tv Msk** Tu **Ya** Iv Ko **Vl** Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
Ku Be Orl Li **Vr** Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
Cr Krd Ady St **KCh** KB SO In Chn Da

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

Вид легко узнать в сухом состоянии по крупным, бело-зеленоватым, довольно ломким растениям. Во влажном состоянии его светло-зеленая окраска делает его похожим на крупные виды рода *Dicranum*. *Leucobryum glaucum* – наиболее северный вид рода, который в более южных районах замещается *L. juniperoideum*. На Кавказе последний вид широко распространен на Черноморском побережье, тогда как *L. glaucum* растет б. ч. в высокогорьях. На Дальнем Востоке, наоборот, *L. juniperoideum* более част, растет в Приморье, на юге Сахалина, на Южных Курилах, тогда как *L. glaucum* встречается в более холодных районах: на севере Сахалина и в единичных местах в Приморье и на Курилах (о. Итуруп).

2. **Leucobryum juniperoideum** (Brid.) Müll. Hal., Linnaea 18: 689. 1844 [1845]. — *Dicranum juniperoideum* Brid., Bryol. Univ. 1: 409. 1826. — **Левкобриум можжевельниковидный**. Рис. 10.

Стебель 2–10(–15) см дл. *Листья* 5–8×1.0–1.5 мм, верхняя ланцетная часть листа длиннее расширенного основания; *жилка* на поперечном срезе в основании листа посередине тоньше, в две гиалиновые клетки толщиной, тогда как ближе к краям листа она имеет толщину до 5–6 слоев гиалиновых клеток, и это утончение заметно при рассмотрении листа сверху в препарате в виде более светлой зоны вдоль средней линии; *клетки* 20–40 μm шир.; однослойная пластинка в основании листа 7–10(–14) клеток шириной. *Ножка* 1–1.5 см. *Коробочка* 1.5–2 мм дл. *Споры* 12–16 μm.

Описан с Канарских островов. В разное время различия двух видов *Leucobryum* трактовались по-разному, поэтому ряд литературных указаний требует подтверждения. В России вид растет на юге Дальнего Востока, б. ч. в нижнем горном поясе, в Приморье до 800 м над ур.м., и на Кавказе, в основном на Черноморском побе-

режье, и единичные находки есть в Адыгее и Карачаево-Черкесской Республике, в среднем горном поясе. Растет на почве, иногда на камнях, причем на Кунашире по берегам горячих ручьев (температура в дерновинках вида иногда до +36°C).

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura
Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv
Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko Vl Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
Cr **Krd Ady** St **KCh** KB SO In Chn Da

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

За основной диагностический признак видов мы принимаем строение листа (см. ключ). Ряд авторов в качестве отличия *L. juniperoideum* отмечает почти прямую, не зобатую коробочку, тогда как у *L. glaucum* коробочка согнутая и с небольшим, хорошо заметным зобиком. Кавказские растения *L. juniperoideum* имеют и согнутую коробочку, и выраженый зобик, при этом строение гаметофита у них типичное для этого вида. Другие авторы выделяют растения с коробочкой без зобика в особую разновидность *L. juniperoideum* var. *pulcherrimum* (L.I. Savicz) L.I. Savicz, Novosti Syst. Nizsh. Rast. 6: 247. 1969 [1970], считая, что у типичного *L. juniperoideum* коробочка с зобиком.

Род 2. **Campylopus** Brid. — **Кампилопус**

В.Э. Федосов

Растения средних размеров или крупные, в рыхлых или густых дерновинках, зеленые или темно-зеленые. *Стебель* простой или вильчато ветвящийся, иногда с густым бурым ризоидным войлоком, с центральным пучком. *Листья* яйцевидно-ланцетные, ланцетные, или, чаще, линейно-ланцетные до шиловидных, желобчатые; *край* плоский, цельный по всей длине или пильчатый в верхней части; *жилка* выступает в виде острия или желтоватого или гиалинового волоска, в основании листа 1/3–4/5 его ширины, на дорсальной стороне гладкая или шероховатая, на поперечном срезе с вентральной стороны от срединного ряда указателей либо с 1 слоем тонкостенных клеток с широким просветом, либо с пучком стереид; с дорсальной стороны от ряда указателей с пучком стереид или субстереид; на дорсальной поверхности жилка гладкая или с продольными ребрами, образованными выступающими удлиненными клетками; *пластинка* однослойная; *клетки* в верхней и средней частях пластинки коротко прямоугольные, ромбоидальные, округлые или удлиненные до червеобразных, б. м. толстостенные; клетки в основании листа удлиненно прямоугольные, тонкостенные, б. м. гиалиновые, или квадратные, прямоугольные или удлиненные, б. м. толстостенные, не гиалиновые, вдоль края обычно в несколько рядов более узкие, образующие б. м. дифференцированную кайму; клетки в углах основания крупные, вздутые, тонко- или толстостенные, гиалиновые или окрашенные, или слабо дифференцированные. *Вегетативное размножение* с помощью ломких листьев или верхушек побегов. *Двудомные*. Спорофиты 1–3 из перихеция. *Перихециальные листья* с влагалищным основанием. *Ножка* умеренно длинная, дуговидно согнутая. *Коробочка* прямая или слегка согнутая, в сухом состоянии продольно бороздчатая. *Крышечка* с длинным прямым клювиком. [*Колечко* дифференцировано, отпадающее или не отпадающее. *Перистом* с расщепленными зубцами, на дорсальной стороне продольно исчерченными. *Споры* мелкие.] *Колпачок* клобуковидный, по краю цельный [или бахромчатый].

Примечание: в России известен лишь 2 образец рода с коробочками, к тому же не зрелыми, так что описание спорофитов дано б. ч. по литературным данным.

Тип рода – *Campylopus flexuosus* (Hedw.) Brid. Число видов в роде оценивается по-разному: около 150 (Frey & Stech, 2008) или 221 (Brinda & Atwood, 2025). Виды рода встречаются преимущественно в тропических и субтропических регионах. Хотя они полностью отсутствуют только в Антарктиде и высокоширотной Арктике, на севере умеренной зоны они встречаются преимущественно на океанических окраинах, и в России в большинстве равнинных регионов отсутствуют, а в горах известны по единичным находкам. Лимприхт (Limpricht, 1890) относил виды рода, встречающиеся в Европе, к нескольким секциям, соответствующим кладам, выявившимся впоследствии при молекулярно-филогенетическом анализе (Fedosov *et al*., 2022b), так что не исключено их дальнейшее признание в качестве самостоятельных родов. В частности, некоторые виды, встречающиеся в России, близки к тропическим видам рода *Pilopogon* и могут быть перенесены в него.

1. Листья оканчиваются длинным гиалиновым волоском 2
— Листья без гиалинового волоска, реже немногие окрашенные волоски имеют короткое гиалиновое окончание 3
2. Гиалиновый волосок направлен вверх; верхушка листа часто колпачковидная; клетки пластинки в нижней части листа квадратные, в верхней удлиненные, клетки углов основания слабо дифференцированы .... 1. *C. atrovirens*

— Гиалиновый волосок отогнутый; верхушка листа не колпачковидная; клетки пластинки в нижней части листа удлиненные, в верхней округлые; клетки углов основания резко дифференцированы ..... 2. *C. introflexus*

3. Листья яйцевидно-ланцетные или ланцетные, верхние листья обычно оканчиваются желтоватыми волосковидными кончиками; клетки на вентральной поверхности жилки толстостенные, с узким просветом; в термальных местообитаниях ..... 3. *C. umbellatus*

— Листья ланцетные или линейно-ланцетные, редко яйцевидно-ланцетные, без волосковидного кончика; клетки на вентральной поверхности жилки тонкостенные, с широким просветом 4

4. Жилка со стереидами с сильно утолщенными стенками 5

— Жилки с субстереидами со слабо или умеренно утолщенными стенками 6

5. Дорсальная поверхность жилки ребристая, ребра образованы выступающими клетками с широким просветом, разделенными стереидами; вентральная сторона жилки образована крупными тонкостенными клетками, занимающими до 1/2 толщины жилки 4. *C. fragilis*

— Дорсальная поверхность жилки без регулярных ребер; клетки с расширенным просветом на дорсальной стороне жилки образуют сплошной эпидермис; вентральная сторона жилки образована умеренно крупными клетками с широким просветом и б. м. утолщенными стенками ..... 5. *C. flexuosus*

6. Растения в густых и плотных войлочных дерновинках; преимущественно в альпийском поясе гор ..... 6. *C. schimperi*

— Растения в рыхлых, слабо войлочных дерновинках; в нижних поясах гор или на равнинных территориях 7

7. Дорсальная поверхность жилки гладкая .... 7. *C. pyriformis*

— Дорсальная поверхность жилки с продольными ребрами, образованными выступающими клетками ..... 8.

8. Жилка очень широкая, занимающая около 3/4 ширины основания листа; клетки углов основания листа дифференцированы, образуют вздутую группу, «вдающуюся» в жилку с боков ..... 8. *C. gracilis*

— Жилка более узкая, редко достигает 3/4 ширины основания листа; клетки углов основания обычно слабо дифференцированы, не вздутые, а если ушковая группа дифференцирована, она не вдается в жилку .... 9. *C. subulatus*

◆

1. Leaves with long hyaline awn 2

— Leaves lacking long hyaline awn, with costa percurrent or excurrent into chlorophyllose awn, occasionally terminated with few hyaline cells3

2. Hyaline awns erect; leaf apices often cucullate; basal laminal cells subquadrate, distal laminal cells rhombic or elongate, alar regions weakly differentiated ..... 1. *C. atrovirens*

   In Russia, this species occurs on lava fields of the Elbrus Mt. in the Caucasus and on the thermal fields of Kamchatka. Typical variety of *C. atrovirens* is represented by large black plants growing near cold brooks and waterfalls. Russian specimens, both from the Caucasus and Kamchatka, represent var. *gracilis* Dixon; they are remarkably smaller, have a dirty olivaceous coloration, rather thin-walled basal leaf cells, and rhombic, not vermicular upper leaf cells. According to the molecular phylogenetic data presented by Fedosov *et al*. (2022b), this taxon might deserve a higher taxonomic level. At the same time, they are distinguished from all other Russian species of *Campylopus* due to the presence of straight, directed upward hyaline awns.

— Hyaline awns reflexed; leaf apices not cucullate; basal laminal cells elongate, distal laminal cells short ovate; alar regions strongly differentiated ..... 2. *C. introflexus*

   This invasive South Hemisphere species was discovered in Russia in the Kuronian Spit, Kaliningrad Province (Razgulyaeva *et al*., 2001). Two additional localities in the same area were revealed later. The species grows on sandy dunes. Reflexed hyaline awns distinguish it from all similar mosses in Russia.

3. Leaves ovate-lanceolate to lanceolate; ventral side of costa in transverse section is formed by stereids ..... 3. *C. umbellatus*

   This tropical species was revealed in Russia in three localities on thermal fields in the southern Kamchatka, near Pauzhetka (Ignatova & Samkova, 2006).

— Leaves lanceolate to linear-lanceolate, rarely ovate-lanceolate; ventral side of costa is formed by cells with large lumina (hyalocysts) 4

4. In leaf transverse section dorsal side of costae is formed by stereids and substereids 5

— In leaf transverse section dorsal side of costae is formed only by substereids with moderately incrassate cell walls 6

5. Costa ridged dorsally; ventral cells of costa larger than guide cells ..... 4. *C. fragilis*

In Russia, this species was found only once in the Caucasus, Kabardino-Balkarian Republic, near Bezengi settlement, at 1650 m elev. (Fedosov *et al*., 2022b). In addition to the charactrers in the key, a remarkably sharp transition from elongate-rectangular basal laminal cells to subquadrate median laminal cells helps to distinguish this species.

— Costa smooth dorsally; ventral cells of costa smaller than guide cells ..... 5. *C. flexuosus*

This species has been reported from the Kaliningrad Province, Kuronian Spit (Groß, 1914), in wetlands around a raised bog. It has not been found there since that time.

6. Plants in dense, tomentose tufts; occurring in alpine zone, rarer in lowlands 6. *C. schimperi*

Unlike all other *Campylopus* species known in Russia only from a few localities, *C. schimperi* was found in many regions, including xeric regions of Transbaikalia and Yakutia (Fedosov *et al*., 2022b). Although in most areas it is a rare species, in the Caucasus and Transbaikalia it is locally moderately frequent. It was previously reported as *C. subulatus* from the mountain regions of Asian Russia and the Caucasus, and we presume that the record of *C. subulatus* from Kola Peninsula (Brotherus, 1923) also belongs to this species. Most collections of *C. schimperi* are from the alpine zone, but it also grows in the forest zone in disturbed or non-durable ecotopes, and in the Russian Far East it occurs at the sea level as well. *Campylopus schimperi* differs from the other species of the genus in growing in dense, tomentose tufts, having leaves with a comparatively narrow costa (1/2 of the leaf base width or a little broader) with substereids forming its dorsal side, thin-walled rectangular basal laminal cells, not or weakly differentiated alar cells, and elongate-rectangular median and upper laminal cells. Differentiation of this species from the closely related *C. subulatus* is discussed in details by Frahm & Vitt (1978). They found and illustrated the most important distinctions being the nearly smooth abaxial costal surface in *Campylopus schimperi* vs. ribbed in *C. subulatus* and mid-leaf laminal cells long rectangular vs. short rectangular in *C. subulatus.*

— Plants in loose, not tomentose tufts; occurring in lowlands 7

7. Dorsal surface of costa smooth .. 7. *C. pyriformis*

This species occurs on thermal fields of southern Kamchatka, where it grows together with *C. atrovirens, C. subulatus,* and *C. umbellatus* (Ignatova & Samkova, 2006, Fedosov *et al*., 2022b). It was also mentioned as a common inhabitant of sandy dunes of the Kuronian Spit (Dolnik & Napreenko, 2007). *Campylopus pyriformis* is a polymorphic species, often considered as a group of closely related species, and the traits useful for its identification in particular areas do not work in other ones. For instance, both Europen and North American plants of *C. pyriformis* have leaves with very long, subulate acumina, which is not the case of plants from Kamchatka. Due to weakly incrassate walls of the dorsal cells of costa, this species might be confused with *C. schimperi, C. gracilis,* and *C. subulatus*. However, unlike *C. schimperi, C. pyriformis* forms loose tufts, while weakly differentiated alar cells and smooth dorsal surface of costa distinguish it from the other two species. The report of *C. pyriformis* from Iturup Island (Bakalin *et al*., 2019) is based on plants described later as *Dicranella dilatatinervis*, which differs in possessing two stereids bands (Fig. 46).

— Dorsal surface of costa ribbed due to round, projecting cells 8

8. Costa occupying 3/4–4/5 the leaf base width; alar cells well differentiated, forming inflated groups reaching the costa ..... 8. *C. gracilis*

The only collection from Russia was gathered in the Khabarovsk Territory, Badzhal Range, at the timber line, ca. 1500 m elev. (Fedosov *et al*., 2022b). DNA-barcoding supports this identification, although an Asian specimen has somewhat different sequences from the European ones. The combination of a broad costa with dorsal ribs makes *C. gracilis* similar to *C. subulatus*. In addition to the characters in the key, a rather well differentiated 3–4-seriate border of narrow cells in the basal leaf portion is present in *C. gracilis* but absent in *C. subulatus*.

— Costa occupying 1/2–2/3 the leaf base width; alar cells weakly differentiated, usually not inflated, if inflated, then not reaching the costa .... 9. *C. subulatus*

Most reports of this species from Russia actually belong to *C. schimperi*, while *C. subulatus* is known only from four localities in the Russian Far East: two in Primorsky Territory and two in the Kamchatka Peninsula. The alar groups in *C. subulatus* are usually better differentiated than in *C. schimperi,* and alar cells may be inflated (moreover, they are usually inflated according to Frahm & Vitt, 1978); how-

ever, compared with *C. gracilis*, they are more weakly delimited and never extend to the costa. Unlike hyaline in *C. schimperi*, alar cells are often red-brownish in *C. subulatus*.

1. **Campylopus atrovirens** De Not., Syllab. Musc. 221. 1838. — **Кампилопус черно-зеленый**. Рис. 11.

Растения среднего размера, в рыхлых или б. м. густых, не войлочных или слабо войлочных дерновинках, оливково-зеленые до черноватых в нижней части дерновинок. *Стебель* 1.5–3 см дл. *Листья* прямые или слегка извилистые, 3–5(–6)×0.45–0.6 мм, узко ланцетные, вверху колпачковидные; *жилка* выбегает пильчатым гиалиновым волосковидным кончиком до 0.5 мм дл.; в основании листа занимает 1/3–2/3 его ширины, на поперечном срезе на вентральной стороне с крупными гиалиновыми клетками, сходными по размеру с примыкающими к ним указателями, с дорсальным стереидным пучком, на дорсальной поверхности ребристая; *клетки* в верхней и средней частях пластинки 25–33×5–8 μm, удлиненно ромбические или удлиненные, толстостенные; клетки в основании листа 20–45 ×12–20 μm, коротко прямоугольные и квадратные, умеренно толстостенные, вдоль края в 3–4 рядах более узкие, не образующие выраженной каймы; клетки в углах основания листа слабо или умеренно дифференцированные, слегка вздутые, гиалиновые или коричневатые. *Вегетативное размножение* ломкими верхушками побегов. *Спорофиты* в России неизвестны.

Описан из Италии. Встречается преимущественно в районах с океаническим климатом: в Великобритании, на юго-западе Скандинавии, в горах Центральной Европы, с изолированными местонахождениями в Японии, на Лабрадоре, Ньюфаундленде, в Аппалачах в Северной Каролине, вдоль западного побережья Северной Америки от штата Вашингтон до Аляски и на Алеутских островах. Российские местонахождения вида значительно удалены от ближайших районов, где он нередок, и связаны с местами, где распространены вулканогенные горные породы. На Кавказе вид встречается на лавовых полях Эльбруса в Кабардино-Балкарии, на Камчатке – на термальных полях у с. Паужетка (юг полуострова).

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura
Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv
Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko Vl Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
Cr Krd Ady St KCh **KB** SO In Chn Da

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

Типовая разновидность *C. atrovirens* представлена крупными черными растениями, растущими вблизи холодных ручьев и водопадов. Российские образцы, как с Кавказа, так и с Камчатки, могут быть отнесены к var. *gracilis* Dixon; они заметно мельче, имеют грязно-оливковую окраску, довольно тонкостенные клетки в основании листа и не червеобразные клетки в верхней части пластинки листа. Согласно молекулярно-филогенетическим данным (Fedosov *et al*., 2022b), этот таксон может заслуживать более высокого таксономического статуса. Растения, относимые нами к *C. atrovirens,* отличаются от всех других российских видов *Campylopus* наличием прямых, вверх направленных гиалиновых волосков на верхушках листьев. Согласно Фраму (Frahm, 2007), гиалиновые волоски у *C. atrovirens* иногда могут отсутствовать; в таких случаях этот вид можно узнать по колпачковидным верхушкам листьев.

2. **Campylopus introflexus** (Hedw.) Brid., Muscol. Recent. Suppl. 4: 72. 1819[1818]. — *Dicranum introflexum* Hedw., Sp. Musc. Frond. 147, pl. 29 f. 1–7. 1801. — **Кампилопус внутрь согнутый**. Рис. 12.

Растения среднего размера, в б. м. густых, умеренно войлочных дерновинках, желтоватые или оливково-зеленые. *Стебель* 2–4 см дл. *Листья* прямые, 4–5.5×0.55–1 мм, ланцетные, слегка суживающиеся к основанию и постепенно суживающиеся к верхушке; *край* цельный или в верхней части листа пильчатый; *жилка* выбегает пильчатым гиалиновым волосковидным кончиком до 2 мм дл., отогнутым в сухом состоянии; в основании листа занимает 1/2–2/3 его ширины, на поперечном срезе на вентральной стороне с крупными гиалиновыми клетками, сходными по размеру с примыкающими к ним указателями, с дорсальным стереидным пучком, на дорсальной поверхности ребристая; *клетки* в верхней и средней частях пластинки 10–20×5–10 μm, ромбические или косо эллиптические, иногда образующие косые ряды, восходящие к краю, умеренно толстостенные, резко отграниченные от клеток основания листа, граница между ними имеет V-образную форму; клетки в основании листа 50–80×10–12 μm, удлиненно прямоугольные, умеренно толстостенные, гиалиновые, вдоль края в 3–4 рядах несколько более узкие, с более тонкими стенками, не образующие выраженной каймы; клетки в углах основания листа умеренно или резко дифференцированные, вздутые, тонкостенные или толстостенные, гиалиновые, красноватые или буроватые. *Вегетативное размножение* и *спорофиты* в России неизвестны.

Описан “с южных островов”, возможно, из Новой Зеландии (Ochyra *et al*., 2008). Широко распространен в Южном полушарии, где встречается почти повсеместно, в то время как в Северном полушарии распространение вида ограничивается районами с мягким океаническим климатом (Европа, атлантическое и



Рис. 11. *Campylopus atrovirens*: Hs1 ×9; Hs2,3 ×12; F ×15; Stf ×300; Cs, m, b ×300.

тихоокеанское побережья Северной Америки), определяется историей расселения вида. *Campylopus introflexus* считается одним из наиболее агрессивных инвазивных видов мхов. Впервые он был обнаружен в Европе в 1941 г. и, расселяясь в основном по приморским песчаным дюнам, достиг Калининградской области к 2000 году, где был обнаружен в трех местах на сравнительно небольшом участке южной части Куршской косы (Razgulyaeva *et al*., 2001). С 2000 по 2007 годы, однако, дальнейшего распространения вида на Куршской косе не наблюдалось (Dolnik & Napreenko, 2007). В настоящее время вид также найден во всех прибалтийских государствах и Украине (Hodgetts & Lochart, 2020), но пока не отмечался в других регионах на западе и северо-западе европейской России.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura
Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv
Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko Vl Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

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



Рис. 12. *Campylopus introflexus*: Hs ×15; F ×15; Cs ×86; Cb ×150; Cm, Stf ×300.

Вид отличается от других российских представителей рода листьями с длинными отогнутыми гиалиновыми волосками. Он близок к западноевропейскому *C. pilifer* Brid, нахождение которого в России маловероятно. Кроме того, есть данные, свидетельствующие в пользу наличия скрытых видов в *C. introflexus* (Gama *et al*., 2017).

3. **Campylopus umbellatus** (Arn.) Paris, Actes Soc. Linn. Bordeaux 46(3): 274. 1893[1894]. — *Thysanomitrion umbellatum* Arn., Disp. Méth. Mousses 34. 1825. — **Кампилопус зонтиковидный**. Рис. 13.

Растения среднего размера, в рыхлых, сильно войлочных дерновинках, желто- или оливково-зеленые, в нижней части буроватые. *Стебель* 1.5–4 см дл. *Листья* прямые или слегка изогнутые, 2.2–3.0×0.6–0.8 мм, узко ланцетные; *жилка* выбегает пильчатым, желтоватым, вверху иногда гиалиновым волосковидным кончиком до 0.5 мм дл.; в основании листа занимает 1/5–1/3 его ширины, на поперечном срезе с указателями, вентральным и дорсальным стереидными пучками, с не дифференцированным вентральным эпидермисом, на дорсальной поверхности ребристая; *клетки* в верхней и средней частях пластинки 14–34×7–9 μm, ромбические или косо овальные, тол-