

СЕМ. NECKERACEAE Schimp. —
НЕКЕРОВЫЕ

М.С. Игнатов (общая
характеристика семейства)

Растения крупные, реже средних размеров, в густых или рыхлых, часто обширных дерновниках, блестящие, реже матовые. Выражена дифференциация на столоновидный первичный стебель с неограниченным ростом и мелкими, расставленно расположенными листьями и вторичный стебель с ограниченным ростом и крупными листьями. *Вторичный стебель* простертый, восходящий, прямостоячий или свисающий, б. м. расставленно перисто ветвящийся; веточки первого порядка иногда ветвящиеся (*Thamnobryum*); иногда вторичный стебель древовидный (*Thamnobryum*); густо, уплощенно или, реже, округло облиственный; веточки иногда флагеллоидные: в дистальной части оттянутые и с мелкими листьями (иногда мелко облиственная часть составляет большую часть длины веточки); стебель с центральным пучком (*Thamnobryum*) или без него; гиалодермис отсутствует; парафиллии отсутствуют, реже многочисленные; проксимальные веточные листья яйцевидно-треугольные, или надрезанные, или же составные с отдельными долями, отстоящими от компактной части зачатка веточки на некоторое расстояние; доли составных листьев линейно-шиловидные (*Neckera*) или треугольные (*Thamnobryum*); ризоиды на стебле ниже места прикрепления листа. *Листья* от яйцевидных до языковидных, на верхушке закругленные или острые, вогнутые, плоские или поперечно волнистые; край местами отогнутый, крупно или мелко пильчатый; *жилка* короткая двойная или простая, оканчивающаяся выше середины листа; *клетки* вверху короткие, округло-прямоугольные или ромбические; в средней части листа обычно более длинные, прямоугольные, удлинено ромбические или линейные, прямые или извилистые, гладкие, с умеренно утолщенными стенками или толстостенные, редко изодиаметрические, мультипапиллозные или мамиллозные; клетки в основании листа у жилки прямоугольные, гладкие, в углах основания более мелкие, изодиаметрические, обычно нерезко отграниченные от соседних клеток. *Однородные* и *двухродные*. *Перихециальные листья* после оплодотворения сильно удлинняющиеся, прямые, не складчатые, без жилки или с двойной или простой жилкой. *Ножка* короткая или длинная. *Коробочка* погруженная в перихециальные листья, выступаю-

щая из перихеция или высоко поднятая над ним, прямостоячая или наклоненная, овальная, продолговато-овальная или цилиндрическая, прямая или согнутая (*Thamnobryum*). *Крышечка* с длинным или коротким и широким клювиком. *Колечко* отпадающее или не отпадающее. *Перистом* двойной или простой, во влажном состоянии закрывает устье коробочки или прямостоячий, от б. м. полно развитого до сильно модифицированного (рис. 136, 164). *Зубцы экзостомы* на наружной поверхности внизу поперечно исчерченные или гладкие. *Эндостом* с высокой базальной мембраной, широкими сегментами и длинными ресничками или представленный низкой базальной мембраной с короткими узкими сегментами, иногда почти полностью редуцированный. *Споры* крупные или мелкие. *Колпачок* клубковидный, голый или с немногими волосками.

Семейство включает 25–30 родов, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках. Большинство видов растет на стволах деревьев или на камнях. В России семейство представлено 9 родами.

1. Клетки пластинки листа с несколькими папиллами 8. *Pseudanomodon*
— Клетки пластинки листа гладкие или, реже, мамиллозные 2
2. Вторичные стебли б. м. древовидные, внизу прямостоячие, не ветвящиеся, выше многократно ветвящиеся и дуговидно согнутые до параллельных субстрату; вторичные стебли округло, реже слегка уплощенно облиственные 6. *Thamnobryum*
— Вторичные стебли не древовидные, простертые, восходящие или свисающие, уплощенно или округло облиственные 3
3. Вторичные стебли с многочисленными парафиллиями 4
— Вторичные стебли без парафиллиев 5
4. Побеги в сухом состоянии б. м. прямые; листья > 2 мм дл., поперечно волнистые; коробочка погруженная в перихециальные листья 1. *Neckera menziesii*
— Побеги в сухом состоянии улиткообразно закрученные; листья 0.6–1.0 мм дл., не волнистые; коробочка невысоко поднятая над перихецием 3. *Leptodon*
5. Стебель округло облиственный 5. *Forsstroemia*
— Стебель уплощенно облиственный 6

6. Побеги в сухом состоянии с листьями одно-
сторонне обращенными вниз к субстрату;
жилка простая; листья не поперечно волни-
стые; коробочка на длинной ножке, б. м. наклон-
енная; зубцы экзостомы в основании попереч-
но исчерченные, эндостом с высокой базаль-
ной мембраной, длинными широкими сегмен-
тами 7. *Homalia*
- Побеги в сухом состоянии с не обращенными
вниз к субстрату листьями, реже с односто-
ронне вниз обращенными, но тогда листья с
двойной жилкой и стебель правильно перисто
ветвящийся; листья поперечно волнистые или,
редко, не волнистые; ножка короткая или длин-
ная; коробочка погруженная в перихециальные
листья или поднятая над перихецием, прямая;
зубцы экзостомы в основании папиллозные или
гладкие; базальная мембрана эндостомы отсут-
ствует или низкая; сегменты отсутствуют или
короткие и узкие 7
7. Листья вогнутые, побеги вздуто или неясно
уплощенно облиственные; жилка короткая или
длинная, двойная, простая или вильчатая,
варьирует от 0.15 до 0.6 длины листа на одном
растении 5. *Forsstroemia yezoana*
- Листья не вогнутые, побеги явственно упло-
щенно облиственные; жилка короткая, двой-
ная или б. м. длинная, простая 8
8. Жилка короткая двойная или, редко, простая
или вильчатая, до 0.05–0.3 длины листа ... 9
- Жилка простая или вильчатая, до 0.4–0.8 дли-
ны листа 13
9. Однодомные; коробочка погруженная или
невысоко выступающая из перихеция
..... 1. *Neckera*
- Двудомные; коробочка поднятая над перихе-
цием 10
10. Листья сильно поперечно волнистые
..... 2. *Exsertotheca*
- Листья не волнистые или слабо поперечно
волнистые 11
11. Листья на верхушке закругленные, редко с
коротким оттянутым кончиком; клетки в сред-
ней части пластинки листа ромбические, с
отношением длины к ширине 2–3(–4):1
..... 4. *Alleniella besseri*
- Листья на верхушке постепенно или слегка
оттянуто заостренные, иногда с коротким о-
строконечием; клетки в средней части пластин-
ки листа продолговатые, с отношением длины
к ширине 3–6(–8):1 12
12. Стеблевые листья не волнистые, продолго-
ватые, к верхушке закругленные и с коротким
остроконечием или, иногда, широко заост-
ренные; растения желтовато-зеленые; стебель
расставленно перисто ветвящийся; часто рас-
тет свисая со стволов и ветвей деревьев
..... 4. *Alleniella complanata*
- Стеблевые листья слабо поперечно волнистые,
эллиптические, к верхушке постепенно или
б. м. внезапно заостренные; растения густо
зеленые; стебель густо перисто ветвящийся,
стелющийся по поверхности стволов деревьев
..... 1. *Neckera pumila*
- 13(8). Листья на верхушке закругленные или ту-
пые, часто с небольшой верхушечкой; флагел-
ловидные побеги иногда имеются 9. *Enrothia*
- Листья на верхушке постепенно заостренные;
флагелловидные побеги отсутствуют
..... 5. *Forsstroemia*
- ♦
1. Leaf cells pluripapillose
..... 8. *Pseudanomodon*
- Leaf cells smooth, rarely mammillose 2
2. Secondary stems dendroid with erect, unbranched
stipes below and repeated branching above;
branches arcuate, occasionally parallel to sub-
strate; stems terete-foliate 6. *Thamnobryum*
- Secondary stems prostrate or ascending; branches
straight, rarely arcuate; stems complanate- or
terete-foliate 3
3. Stem paraphyllia numerous 4
- Stem paraphyllia absent or sparse 5
4. Stems more or less straight when dry; leaves > 2
mm long, undulate; capsules immersed
..... 1. *Neckera menziesii*
- Stems strongly inrolled when dry; leaves 0.6–
1.0 mm long, plane; capsules emergent
..... 3. *Leptodon*
5. Stems terete-foliate 5. *Forsstroemia*
- Stems complanate-foliate 6
6. Stem leaves turned downwards when dry, costae
single; secondary stems irregularly branched;
leaves plane; setae long; capsules exserted, in-
clined; exostome teeth striolate on lower, dorsal
(outer) surface; endostome basal membrane high,
endostome segments long and wide .. 7. *Homalia*
- Stem leaves not turned downwards when dry or
if so costae double; secondary stems regularly
pinnately branched; leaves undulate, rarely plane;
setae short or long; capsules immersed or exsert-

- ed, straight; exostome teeth papillose or smooth on lower dorsal (outer) surface; endostome absent or endostome basal membrane low, endostome segments short and narrow 7
7. Stems indistinctly complanate-foliate; leaves strongly turgid; costae double, single or forked, 0.15–0.6 leaf length on single plants 5. *Forsstroemia yezoana*
- Stems distinctly complanate-foliate; leaves weakly turgid; costae double and short or single and long, 0.05–0.8 leaf length 8
8. Costae double and short, rarely single or forked, 0.05–0.3 leaf length 9
- Costae single or forked, 0.4–0.8 leaf length 13
9. Plants autoicous; capsules immersed or emergent 1. *Neckera*
- Plants dioicous; capsules exerted 10
10. Leaves strongly undulate 2. *Exsertotheca*
- Leaves plane to slightly undulate 11
11. Leaf apices rounded, rarely with small blunt apiculi; median leaf cells rhombic, length to width ratio 2–3(–4):1 4. *Alleniella besseri*
- Leaf apices apiculate, acute or acuminate; median leaf cells elongate-rhomboidal, length to width ratio 3–6 (–8):1 12
12. Stem leaves plane, oblong, rounded towards apices with acute apiculi or occasionally broadly acute; plants with remote, regularly pinnate branches, yellowish-green; often pendent on trunks and twigs 4. *Alleniella complanata*
- Stem leaves slightly undulate, ovate, gradually acute or occasionally attenuate; plants densely branched, dark-green; usually procumbent on trunks 1. *Neckera pumila*
- 13(8). Leaves rounded or obtuse; flagelliform shoots occasionally present 9. *Enrothia polyclada*
- Leaves acute; flagelliform shoots absent 5. *Forsstroemia*

Род 1. *Neckera* Hedw. — Неке́ра

В.Э. Федосов

Вторичный стебель простертый, свисающий вдоль вертикальной поверхности или отстоящий под прямым углом от вертикальной поверхности, по которой стелется первичный стебель, иногда на верхушке вверх загибающийся, перисто ветвящийся, густо уплощенно облиственный, иногда с флагелловидными веточками (мелко облиственными в дистальной части или на всем их протяжении) в пазухах верхних листьев; центральный пучок отсутствует; парафиллии отсутствуют или, реже,

многочисленные. *Листья* на вторичном стебле б. м. двусторонне отстоящие, асимметричные, с более выпуклым передним (смотрящим в сторону верхушки побега) краем (из-за того, что у сильно асимметричных листьев линия прикрепления листа изогнута, «задний», т. е. смотрящий в сторону основания побега край листа широко подогнут под пластинку листа, формируя карман), реже симметричные, продолговато-яйцевидные или от языковидных до длинно языковидных, заостренные или тупые, часто поперечно волнистые; край в основании или иногда до середины листа узко отогнутый, в верхней части или иногда до основания пильчатый; *жилка* короткая, двойная, реже простая или вильчатая, до 0.8 длины листа; *клетки* в верхней части листа от ромбических до удлиненно ромбических, ниже от удлиненно ромбических до линейных, в нижней части листа продолговатые до линейных, в углах основания мелкие, округло-квадратные или прямоугольные, часто образующие б. м. отграниченную ушковую группу. *Однодомные* и *двудомные*. *Перихециальные листья* ланцетные, прямые, в нижней части трубчато свернутые, б. ч. длинно заостренные. *Коробочка* погруженная в перихециальные листья, выступающая, реже поднятая над перихецием, прямостоячая, продолговато-овальная, прямая. *Крышечка* низко коническая, с коротким широким клювиком. *Колечко* не опадающее. *Зубцы экзостомы* во влажном состоянии прямостоячие, узкие, на дорсальной поверхности гладкие, в сухом состоянии внутрь согнутые; *эндостом* б. ч. рудиментарный, пленчатый, образован низкой базальной мембраной и узкими короткими сегментами, реснички отсутствуют. *Споры* среднего размера или крупные. *Колпачок* голый.

Тип рода – *Neckera pennata* Hedw. Ранее к роду относили 40–70 видов, но Olsson *et al.* (2011) показали его полифилию, в результате чего виды российской флоры с плоскими закругленными листьями (*N. complanata*, *N. besseri*) были выделены в род *Alleniella*, *N. crispa* и близкородственный средиземноморский вид *N. intermedia* – в род *Exsertotheca*, а виды с б. м. длинной простой жилкой (*N. goughiana*, *N. konoii* и *N. yezoana*) были перенесены в род *Forsstroemia*. Позже на основании молекулярно-филогенетических данных *N. polyclada* была помещена в монотипный род *Enrothia* (Fedosov & Ignatov, 2019). Таким образом, в современном понимании род *Neckera* включает около 10 видов, распространенных преимущественно в умеренной зоне Голарктики, причем три из них –

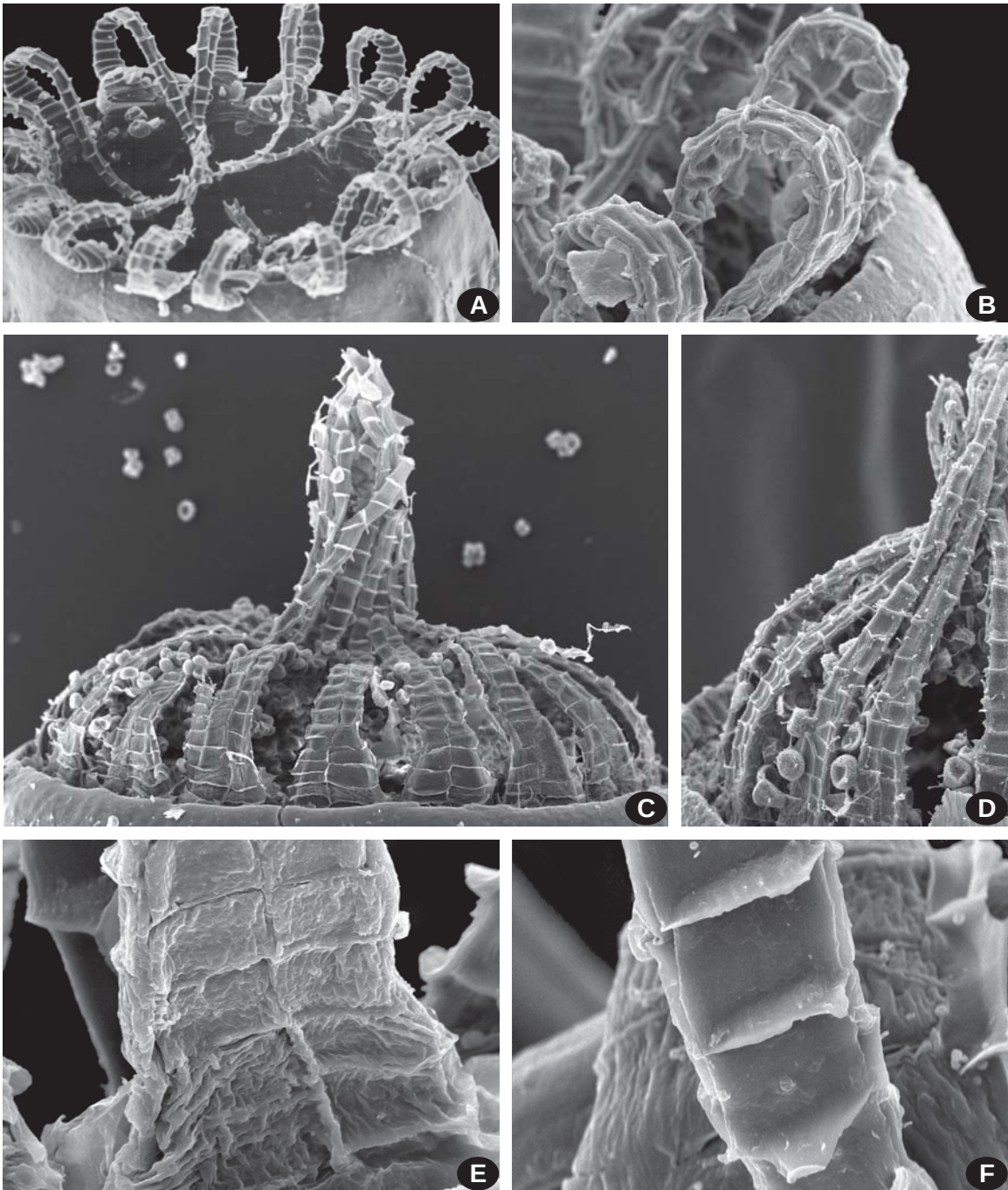


Рис. 136. *Neckera pennata*: общий вид перистома у коробочки после рассеивания спор (А, В), $\times 140$, $\times 295$ и у коробочки со спорами (С, D), $\times 200$, $\times 260$; Е – дорсальная поверхность зубца экзостома в нижней части, $\times 740$; F – дорсальная поверхность зубца экзостома вверху (! срединная линия здесь отсутствует, ср. с рис. Е; выступают дорсальные трабекулы), $\times 1430$.

это криптические и семи-криптические виды родства *N. pennata*. Название в честь Ноэля Джозефа де Некера (N. J. de Necker, 1730–1793), одного из главных оппонентов Гедвига по вопросам пола у мхов (выяснение того факта, что архегонии у мхов – это женские половые органы, а

антеридии – мужские, принадлежит Гедвигу, который первым начал различать у мхов двудомные и однодомные виды).

1. Стебли с парафиллиями 1. *N. menziesii*
- Стебли без парафиллиев 2

2. Двудомные; коробочки высоко подняты над перихецием 2. *Neckera pumila*
- Однодомные; коробочки погруженные или невысоко выступающие из перихеция 3
3. Эпилит; ножка 0.75–1.5 мм; коробочка б. ч. выступающая из перихеция 3. *N. oligocarpa*
- Эпифиты; ножка 0.2–0.7 мм; коробочка погруженная в перихециальные листья 4
4. Листья не волнистые или слабо поперечно волнистые, их края сходятся к верхушке под углом около 90° или большим; Южные Курильские острова 4. *N. borealis*
- Листья поперечно волнистые, реже слабо волнистые, их края сходятся к верхушке под углом заметно меньшим, редко равным или чуть большим 90°; широко распространенный вид 5. *N. pennata*
- ♦
1. Stem paraphyllia dense 1. *N. menziesii*
Neckera menziesii has a disjunct distribution: western areas of the Palearctic and western North America. At the eastern edge of its European distribution *N. menziesii* occurs in Crimea and the Caucasus (Georgia). It differs from all other species of the genus *Neckera* s.l. in consistently having numerous, dense stem paraphyllia. It can be recognized in the field by its robust plant size; pinnately branched stems with slender branches arranged at right angles to the stem; and typically obtuse to strongly rounded, undulate leaves.
- Stem paraphyllia absent or sparse 2
2. Plants dioicous; capsules exserted
..... 2. *Neckera pumila*
Neckera pumila is a European species with outlying localities in Macaronesia, North Africa, Turkey and Transcaucasia. In Russia it occurs in the western part of the Caucasus: Black Sea coastal areas to Karachayevo-Circassian Republic. It grows on tree trunks in *Buxus*, broad-leaved and *Abies* forests, and occasionally on rocks from sea level to the upper forest belt. The presence of flagelliform branches (usually present in Russian collections) and exserted capsules distinguish *N. pumila* from most other *Neckera* species. Species of *Alleniella* often occur in the same areas and habitats but those species have rounded or obtuse, smooth rather than acute, slightly undulate leaves.
- Plants autoicous; capsules immersed or emergent 3
3. Plants saxicolous; capsules emergent; setae 0.75–1.5 mm 3. *N. oligocarpa*

Neckera oligocarpa is a holarctic species that typically occurs on shaded, somewhat dry rock outcrops/boulders in the arctic and boreal zones. It extends southward in the mountains to Mongolia and northern China. In European Russia it occurs on the Kola Peninsula, Karelia, and the Urals. It is widespread in the Siberian Arctic with northern localities in Taimyr (Byrranga Mountains) but absent from the Arctic Ocean islands. *Neckera oligocarpa* occurs in montane areas of Siberia south to the Baikal area and Transbaikalia. In the Russian Far East it is present in Amur Province, Khabarovsk, and the Primorsky Territories, but not common in Kamchatka. *Neckera oligocarpa* has often been considered a synonym of *Neckera pennata*, but it forms a sister clade to *N. pennata* plus the *N. borealis* clade, and has several – somewhat overlapping – morphological distinctions from the *N. pennata* complex: emergent vs. immersed capsules; straight vs. often drooping, curved setae; and usually broader acute vs. acute or attenuate leaves. *Neckera oligocarpa* and epiphytic lineages of the *N. pennata* complex overlap in montane areas, and occasionally saxicolous plants of putatively hybrid origin with narrower, acute leaves and shorter setae are found there.

- Plants corticolous; capsules immersed; setae 0.2–0.7 mm 4
- 4. Leaves smooth or slightly undulate; leaf apical angle 90° or more; southern Kuril Islands
..... 4. *N. borealis*
Neckera borealis is a hyperoceanic species known from Japan, the southern Kuril Islands and British Columbia (Canada). Our unpublished results indicate all inland Asian localities previously reported as *N. borealis* (southern/eastern Siberia and Primorsky Territory, Ignatov *et al.*, 2006; Ivanov *et al.*, 2017) as well as those from Sakhalin Island (Bakalin *et al.*, 2012) belong to a cryptic species of the *N. pennata* complex with intermediate molecular markers between *N. borealis* and *N. pennata*. *Neckera borealis* s.str. is somewhat distinct in having smooth or slightly undulate leaves that are broadly acute (apical angle >90°). The inland, cryptic species of the *N. pennata* complex sometimes has nearly smooth leaves, but can be distinguished from *N. borealis* s.str. by their narrower leaf apices. Noguchi (1989) considered a light-green color and more glossy appearance to be diagnostic for *N. borealis* s.str., but in this study these features were not found to be helpful in distinguishing the species.
- Leaves slightly to strongly undulate; leaf apical angle less than 90°; widespread species
..... 5. *N. pennata*

Neckera pennata s.l. (as considered here) is widespread in the Holarctic southward to the northern taiga zone, common in hemiboreal/northern broad-leaved forests and less common in southern broad-leaved forests. In Central Europe and the Caucasus *N. pennata* is a rare species mostly associated with old-growth forests and thus included in many national red lists. In European Russia it was frequent in hemiboreal forests until the 1920's, but abruptly decreased in distribution because of deforestation. It has partially recovered there in recent decades. In Siberia and the Russia Far East *N. pennata* is widespread and often common in the southern taiga zone. Records of *N. pennata* from the Sino-Himalayan region represent other *Neckera* species, while collections previously named *N. pennata* from the Southern Hemisphere are misidentifications for other genera. *Neckera pennata* is similar to *Exsertotheca crispa* in having large-sized plants and strongly undulate leaves with short, double costae. Plants of these species that lack sporophytes differ in their leaf apices: *N. pennata* has acute or attenuate leaves; *E. crispa* has more shortly acute to obtuse leaves. For the differences between *N. pennata* and *N. oligocarpa* see comments under the latter species. Appelgren & Cronberg (1999) and Fedosov *et al.* (2018) considered *N. pennata* a non-homogeneous species consisting of a cryptic species complex. Collections they assigned to Amphi-Atlantic *N. pennata* s.str. are known from two localities in the Caucasus and northwestern European Russia (Karelia). The most common form of the species in Russia is a putative cryptic, circumboreal species, while in the Russian Far East the taxon is apparently represented by the Amphi-Pacific *N. abbreviata* Card. These cryptic species have overlapping morphological traits and are presently treated here as *N. pennata* s.l.

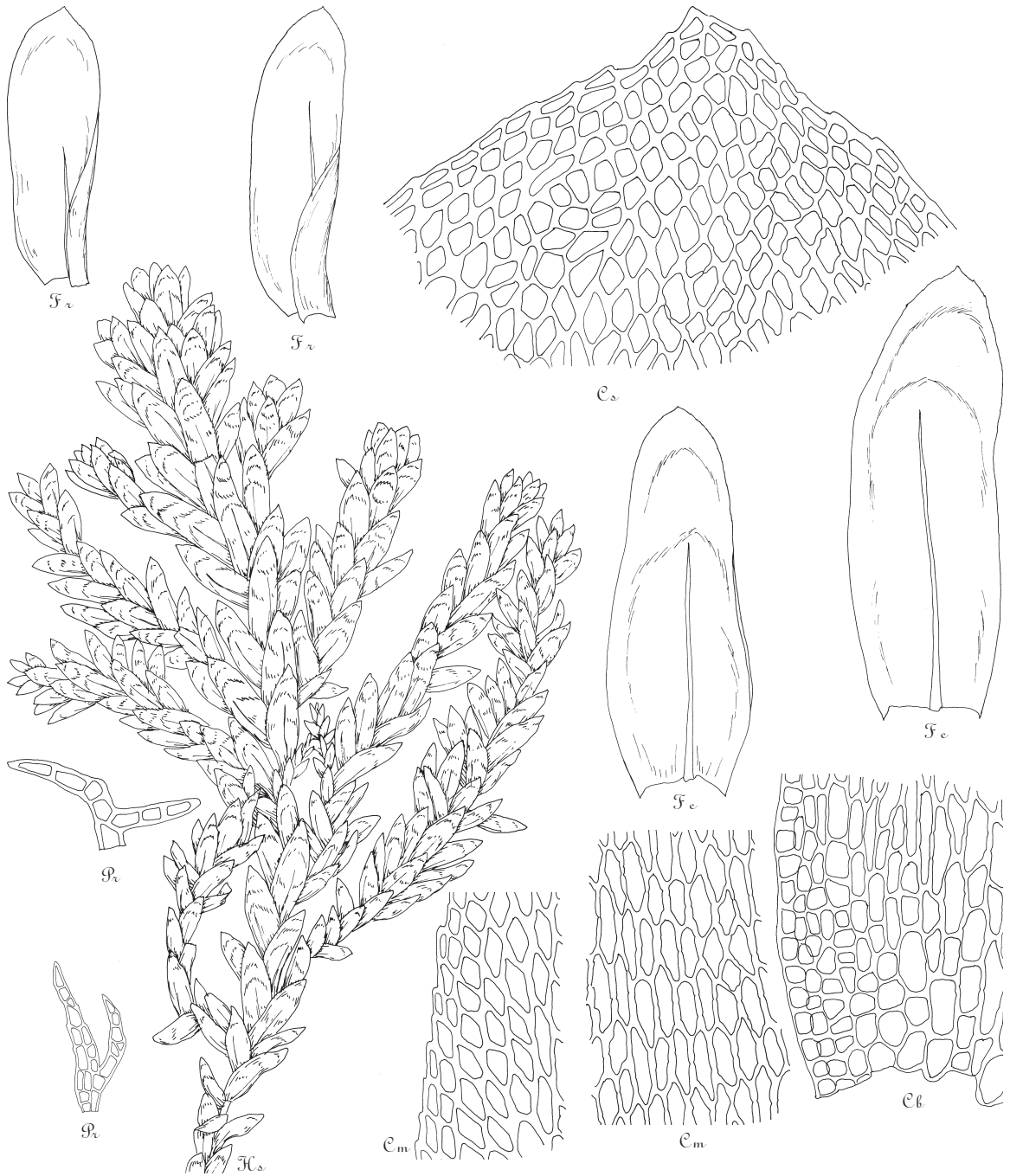
1. ***Neckera menziesii* Drum., Musci Amer., Brit. N. Amer. 162. 1828. — *Metaneckera menziesii* (Drumm.) Steere, Bryologist 70: 344. 1967. — *Neckera turgida* Jur., Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 11: 414. 1862. — **Некера Мензиса**. Рис. 137.**

Растения крупные, светло-желто- или беловато-зеленые, умеренно блестящие. *Вторичный стебель* до 15 см дл. и 3–4 мм шир., растущий вниз и слегка отстоящий от субстрата, б. ч. прямой, б. м. правильно перисто ветвящийся в одной плоскости, в верхней части иногда с тонкими флагелловидными веточками, округло облиственный, с многочисленными ланцетными или линейными ветвящимися парафиллиями 1–3 клетки шириной; веточки до 15 мм, всесторонне обли-

ственные, иногда на верхушке оттянутые. *Листья* 2.4–3.8×0.6–1.1 мм, языковидные или удлинненно языковидные, симметричные или слегка асимметричные, закругленные, тупые или резко и коротко заостренные, коротко низбегающие, в верхней части сильно поперечно волнистые; край с одной или двух сторон от основания до середины отогнутый,верху крупно пильчатый или городчатый, реже почти цельный, ниже мелко пильчатый; *жилка* простая, 0.5–0.8 длины листа, в верхней части часто ветвящаяся, в основании иногда с короткой добавочной жилкой; *клетки* в верхней части листа удлинненно ромбические, (20–)24–40(–54)×8–13 μm, умеренно толстостенные, сильно пористые, ниже линейные, в средней части основания 40–60(–70)×8–10 μm, толстостенные, в углах основания коротко прямоугольные до квадратных, образующие небольшую, нерезко отграниченную группу, в некоторых популяциях не выраженную. *Двудомный*. *Спорофиты* редко, с территории России неизвестны. [*Ножка* 0.2–0.3 мм. *Коробочка* погруженная, цилиндрическая. Споры 14–28 μm.]

Описан с западного побережья Северной Америки. Вид имеет дизъюнктивное распространение в умеренном поясе Голарктики. В частности, *N. menziesii* встречается в Южной и Юго-Восточной Европе, но редко в Центральной Европе и не встречается в Северной; также приводится для Макаронезии, Туниса, Марокко, Турции, Крыма; в Восточной Азии произрастание вида отмечалось в Японии и Китае; в Северной Америке вид встречается вдоль Скалистых гор от южной части Аляски до Калифорнии, с единичными местонахождениями восточнее; часто рассматривается как один из элементов реликтовой аркто-третичной флоры. Растет обычно на стволах деревьев, наиболее распространен в гемибореальных горных лесах, встречается как на хвойных, так и на лиственных породах, а также на валежинах и затененных скалах. Согласно данным Л.Я. Партыка (2005), в Крыму встречается на камнях в горной части (Крымский природный заповедник; Караби-яйла, пещера Ледяная) и в южной части, в окрестностях Алушты на г. Аюдаг. Название вида в честь Арчибальда Мензиса (Archibald Menzies, 1754–1842), британского ботаника, врача и морского офицера, в области ботаники специализировавшегося на папоротниках и мохообразных.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura
Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv
Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko V1 Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da
YG Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI Chw Chc Chs Chb
Uhm YN HM 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. 137. *Neckera menziesii* : Hs $\times 6.5$; F $\times 32$; Pr $\times 320$ Cs, m, b $\times 320$.

Neckera menziesii отличается от других видов рода *Neckera* российской флоры многочисленными парафиллиями, отсутствующими или единичными у других видов, и закругленными на верхушке листьями с простой жилкой. На основании этих признаков Стер (Steere, 1967) выделял этот вид в отдельный род, *Metaneckera*. Однако молекулярно-филогенетические исследования выявили, что *N. menziesii* близка к *N. pennata*, а жилка и парафиллии есть и у других видов этой клады (Olsson *et al.*, 2011).

2. *Neckera pumila* Hedw., Sp. Musc. Frond. 205. 1801. — **Некера карликовая**. Рис. 138.

Растения светло-, беловато- или ярко-зеленые, блестящие. Вторичный стебель до 4 см дл., 2–3 мм шир. с листьями, отстоящий от субстрата и слегка дуговидно изогнутый, б. м. правильно перисто ветвящийся в одной плоскости; веточки около 10 мм, уплощенно облиственные, иногда на верхушке от-

тянутые (и тогда длиннее), оттянутая часть с мелкими листьями, или оканчивающийся флагелловидно, плоско облиственный, на верхушках побегов иногда с односторонне вниз согнутыми листьями. *Листья* 1.2–2.0×0.45–0.9 мм, яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, сильно, реже слабо асимметричные, постепенно б. м. длинно заостренные или б. м. резко суженные к оттянутому, извилистому или крючковидно изогнутому волосковидному кончику, не избегающие, в верхней части поперечно волнистые или почти гладкие; край с обеих сторон узко отвороченный (передний край до 2/3 длины листа, задний до 1/2), в верхней части листа крупно пильчатый, ниже мелко пильчатый; *жилка* слабая, двойная, до 0.2–0.3 длины листа; *клетки* в середине листа удлинено ромбические, 20–35(–45)×8–10 µm, не пористые; в средней части основания немного более длинные, слегка пористые; в углах основания более короткие и широкие, от коротко прямоугольных до квадратных, с утолщенными, часто пористыми, окрашенными стенками, образующие маленькую, нерезко отграниченную желтоватую группу. *Вегетативное размножение* флагелловидными веточками с мелкими прилегающими листочками, формирующимися по одной или целыми пучками в пазухах верхних стеблевых и веточных листьев, присутствуют у всех изученных российских образцов. *Двудомный*. *Спорофиты* редко, в России неизвестны. [*Ножка* 2–4 мм. *Коробочка* поднятая над перихецием, цилиндрическая. *Споры* 15–20 µm.]

Описан из Англии. Вид широко распространен в Европе от Великобритании и Южной Скандинавии до островов Средиземного моря, на восток до Черноморского побережья Кавказа и Армении, также известен из Макаронезии (Канарские острова), Туниса и Турции. В России встречается в Краснодарском крае в окрестностях г. Сочи, известен также по единичным находкам из республик Адыгея и Карачаево-Черкесия. Растет как эпифит на стволах граба, бука, вишни и других лиственных пород.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv

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

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

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

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

Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

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

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

От других видов рода *Neckera pumila* отличается наличием флагелловидных выводковых веточек, а если их нет – сочетанием коробочки на длинной ножке и заостренных верхушек листьев. В частности, этот при-

знак позволяет отличить *N. pumila* от *Exserthotheca crispata*, у которой листья тупые. Поперечно волнистые листья отличают *N. pumila* от видов рода *Alleniella*, которые обычны в тех же районах и биотопах, где встречается *N. pumila*.

3. *Neckera oligocarpa* Bruch in Ångström, Disp. Musc. Scand. 1. 1842. — *N. pennata* var. *tenera* Müll. Hal., Syn. Musc. Frond. 2: 50. 1850. — **Некера редкоплодная**. Рис. 139.

Растения светло-, желто- или беловато-зеленые, сильно блестящие. *Вторичный стебель* до 8.5 см дл., 2–3 мм шир. с листьями, отстоящий от вертикального субстрата, иногда на верхушке вверх загнутый, слабо и неправильно, реже б. м. правильно перисто ветвящийся, плоско облиственный, с двусторонне отстоящими листьями; веточки около 10 мм дл., уплощенно облиственные, на верхушках оттянутые, с мелкими, вперед и вбок направленными листьями. *Листья* (1–)1.4–2.0(–2.4)×0.5–0.9 мм, асимметричные, удлинено яйцевидные, тупые или внезапно коротко заостренные с углом схождения краев листа к верхушке близким к 90°, обычно без оттянутого кончика, от сильно поперечно волнистых до совершенно плоских; край листа плоский, сверху пильчатый, ниже полого городчатый или почти цельный; *жилка* короткая, двойная, до 0.2–0.3 длины листа; *клетки* в середине листа длинно ромбические или удлинено шестиугольные, 20–35(–45)×8–12 µm, умеренно толстостенные, с умеренно пористыми стенками; в средней части основания листа линейные, 35–65×7–8 µm, толстостенные, сильно пористые, в углах основания квадратные, коротко прямоугольные и поперечно прямоугольные, образующие небольшую, б. м. четко отграниченную группу. *Однородный*. *Спорофиты* часто. *Ножка* 0.75–1.5 мм, прямая, позже обычно дуговидно согнутая. *Коробочка* в зрелом состоянии обычно выступающая из перихеция, овальная, около 1.5×0.75–1 мм. *Зубцы экзостомы* линейные, в основании на дорсальной стороне гладкие, косо исчерченные или игловато папиллозные. *Споры* 12–25 µm.

Описан из Швеции. Вид широко распространен на севере Голарктики в районах, где имеются выходы горных пород, но до конца его распространение не ясно, поскольку долгое время его не отличали от *N. pennata*. Обычен в Скандинавии, Карелии, на Кольском полуострове, по всему Уралу, в большинстве горных районов Сибири от гор Бырранга и горных районов Чукотки до китайской части Алтая и гор Монголии; по нескольким местонахождениям известен с Камчатки, где, очевидно, редок, хотя в большинстве районов Сибири это достаточно обычный вид; при этом он не приводился ни для

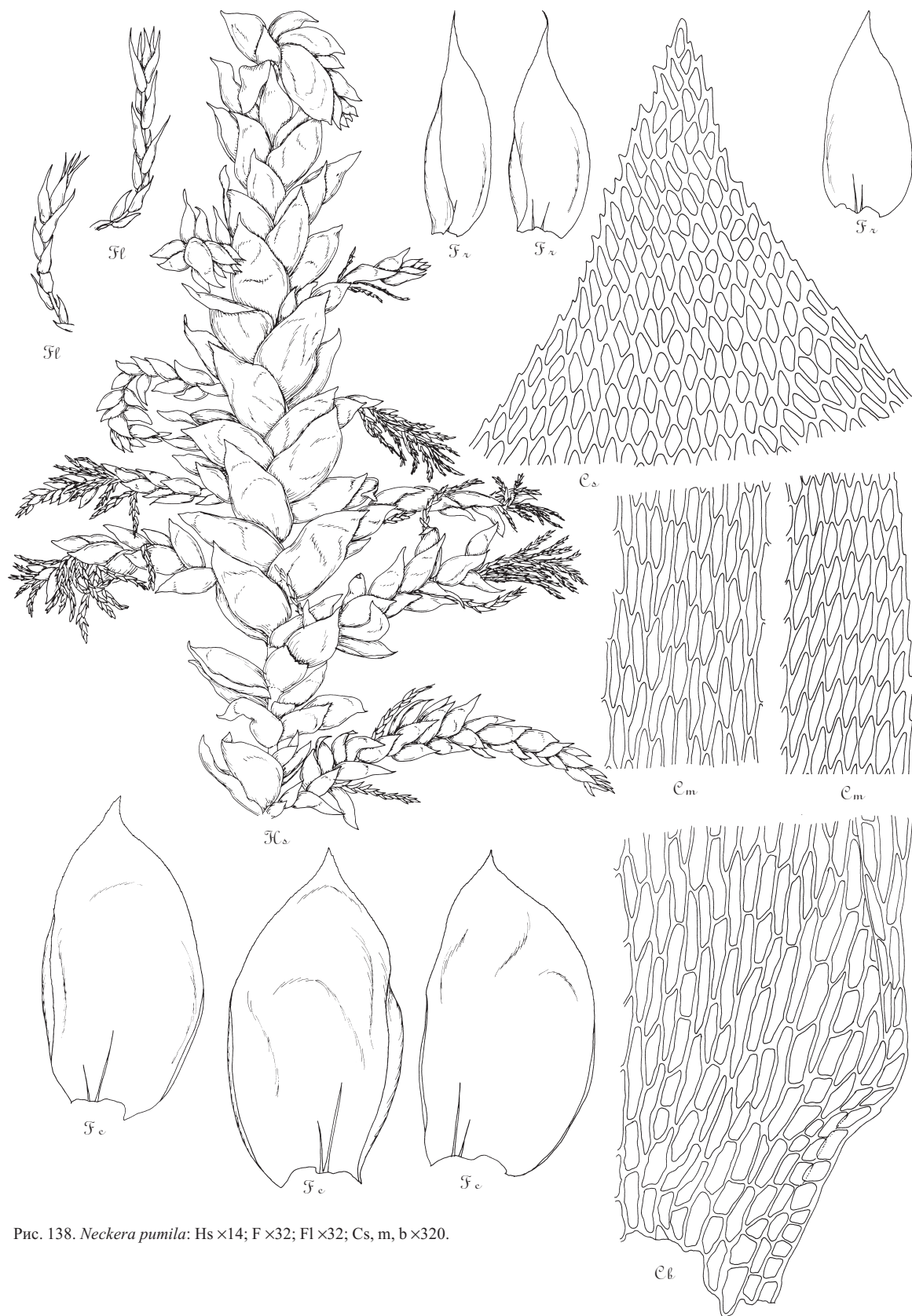


Рис. 138. *Neckera pumila*: Hs $\times 14$; F $\times 32$; Fl $\times 32$; C_s, m, b $\times 320$.

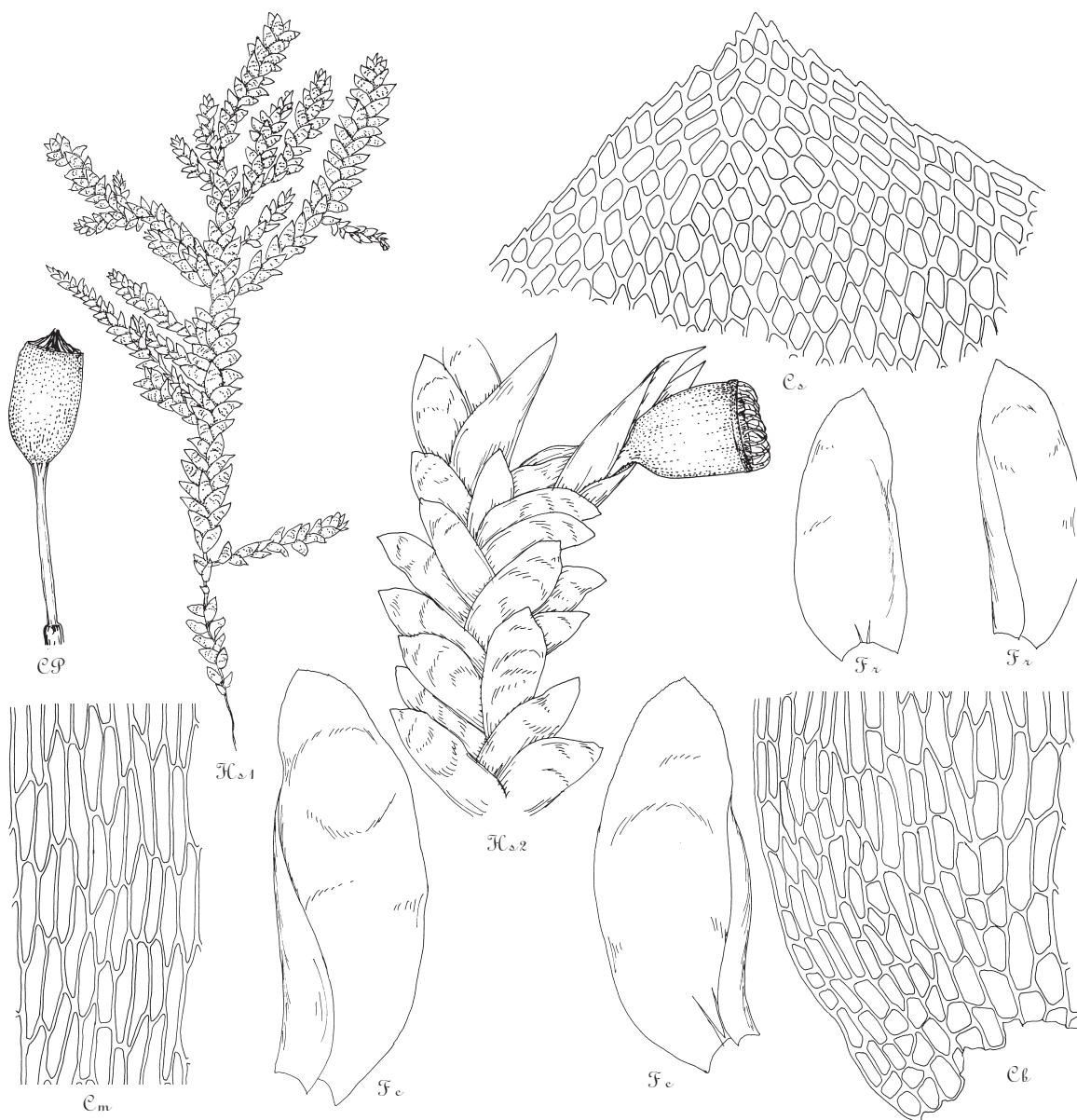


Рис. 139. *Neckera oligocarpa*: Hs1 $\times 3.2$; Hs2 $\times 14$; CP $\times 14$; F $\times 32$; Cs, m, b $\times 320$.

одного из арктических островов и архипелагов. Судя по всему, нередок на Аляске, по рассеянному местонахождению известен в западной части Северной Америки, на юг почти до Калифорнии, в основном в Скалистых горах, а также в Гренландии. Поселяется чаще всего в достаточно сухих тенистых нишах и расщелинах скал, сформированных магматическими породами от основного до кислого состава, реже встречается на известняковых скалах.

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

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

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

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

Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

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

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

Sve Krg Tyu Om **Nvs** To Krm 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

Neckera oligocarpa отличается от *N. pennata* коробочками на более длинных, до 1.5 мм, ножках, выступающими из перихециальных листьев, в зрелом состоянии часто поникающих из-за того, что ножки изгибаются, и произрастанием на камнях, а также обычно более коротко заостренными или тупыми листьями. В числе других признаков *N. oligocarpa* часто рассматриваются более мелкие листья, более короткие коробочки с более широким устьем и более широкие зубцы экзо-

стома, часто с шипиками в основании (Jensen, 1939), но, согласно Г. Краму и Л. Андерсону (Crum & Anderson, 1981), на американском материале эти признаки не коррелируют между собой, и то же можно сказать про большинство российских популяций; в частности, у растений, выросших на камнях, листья иногда несколько мельче, но иногда таких же размеров, как и в эпифитных популяциях. В большинстве случаев листья *N. oligocarpa* более коротко заострены, но отдельные листья, по форме характерные для *N. oligocarpa*, встречаются и у эпифитных растений комплекса *N. pennata*, а для *N. borealis* типичны даже более широко заостренные листья. Поскольку эпифитные растения, рассматриваемые нами как *N. pennata* s. l., очень вариабельны морфологически, на более широкой географической выборке большинство признаков (кроме длины ножки и позиции коробочки) широко перекрываются, что не позволяет уверенно отличить *N. oligocarpa* от других видов рода *N. pennata*, хотя форма верхушки листа и является полезным дополнительным признаком. Для эпилитных растений, относимых к *N. oligocarpa*, характерны особые гаплотипы ядерной ДНК (ITS1), устойчиво отличающие их от эпифитных популяций. В то же время, реконструкция, основанная на слитных последовательностях ядерных и хлоропластных маркеров, разрешает *N. oligocarpa* как один из видов комплекса *N. pennata*, большинство из которых трудно отличимы морфологически. *Neckera oligocarpa* отличается от этих видов не только произрастанием на камнях, но и заметно более северным распространением. Тем не менее, в районах ее совместного произрастания с эпифитными видами рода *N. pennata* изредка встречаются эпилитные растения с более узко заостренными листьями с оттянутыми верхушками, вероятно, имеющие гибридное происхождение. Также стерильные растения *N. oligocarpa* могут быть перепутаны с *Exsertotheca crispa* и *Neckera borealis*, но в России ареалы этих видов не перекрываются.

4. *Neckera borealis* Nog., J. Hattori Bot. Lab. 16: 124. 1956. — **Некера северная**. Рис. 140.

Растения светло- или беловато-зеленые, сильно блестящие. *Вторичный стебель* растущий вниз или горизонтально отстоящий от вертикального субстрата, в верхней части в сухом состоянии часто вверх загнутый, до 2–5 см дл., б. м. правильно перисто ветвящийся, уплощенно облиственный; веточки около 10 мм дл., уплощенно облиственные, к верхушке часто сужающиеся из-за того, что в сухом состоянии верхушки листьев загнуты кверху; стебли и веточки могут иметь желобчатый облик. *Листья* 1.6–2.2×0.6–0.8 мм, слабо асимметричные, продолговато-яйцевидные, коротко заостренные или тупые, угол схождения сторон к верхушке листа близок к 90° или существенно более (до 120°), часто с коротко оттянутым тупо-

ватым кончиком, не волнистые или слабо поперечно волнистые, узко низбегающие; край плоский, сверху пильчатый, ниже мелко пильчатый; *клетки* в середине листа от продолговато-ромбических до линейных, 25–40(–45)×6–9.5 μm, тонко- или умеренно толстостенные; в верхней части листа более короткие, ромбические; в средней части основания листа более широкие и короткие, умеренно толстостенные, с не пористыми стенками, в углах основания коротко прямоугольные и поперечно прямоугольные, образующие компактную, нерезко ограниченную группу или слабо дифференцированные. *Однодомный*. *Спорофиты* часто. *Ножка* около 0.5 мм. *Коробочка* погруженная в перихециальные листья, коротко цилиндрическая, около 1.8×1 мм. *Зубцы экзостомы* линейные, в основании и вверх до середины поперечно или косо исчерченные. *Споры* 15–21 μm.

Описан из Японии. Название *N. borealis* предложено А. Ногути взамен нелегитимного *N. laeviuscula* Cardot. Гиперокеанический вид с амфипацифическим распространением; в Азии помимо Японии произрастание вида подтверждено только на о-ве Кунашир; также к этому виду относятся все исследованные образцы рода *N. pennata* из Британской Колумбии. Большинство указаний *N. borealis* для континентальной части Азии: в Западном Саяне, Бурятии, Забайкалье, Приморье (Ignatov *et al.*, 2006, Ivanov *et al.*, 2017), а также для острова Сахалин (Бакалин и др., 2012), относятся к одному из скрытых видов комплекса *N. pennata*, который характеризуется последовательностью ITS, идентичной с *N. borealis*, но отличается последовательностями пластидных маркеров *atpB*, *trnL–F* и *rpl16*, свидетельствующими о более тесном родстве с *N. pennata*.

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

Neckera borealis s. str. (как мы рассматриваем ее здесь) отличается от всех остальных видов, относимых к роду *Neckera* s.l. российской флоры, сочетанием эпифитного роста, плоских или слабо поперечно волнистых листьев со слабой короткой двойной жилкой, широко (с углом около 90° или более) заостренных или тупых, а также погруженных в перихециальные листья коробочек. Образцы из материковой Азии и Европы могут представлять морфотипы с очень слабо поперечно волнистыми листьями, но они заострены более узко, чем у *N. borealis*. При этом ни светлая окраска, ни блеск

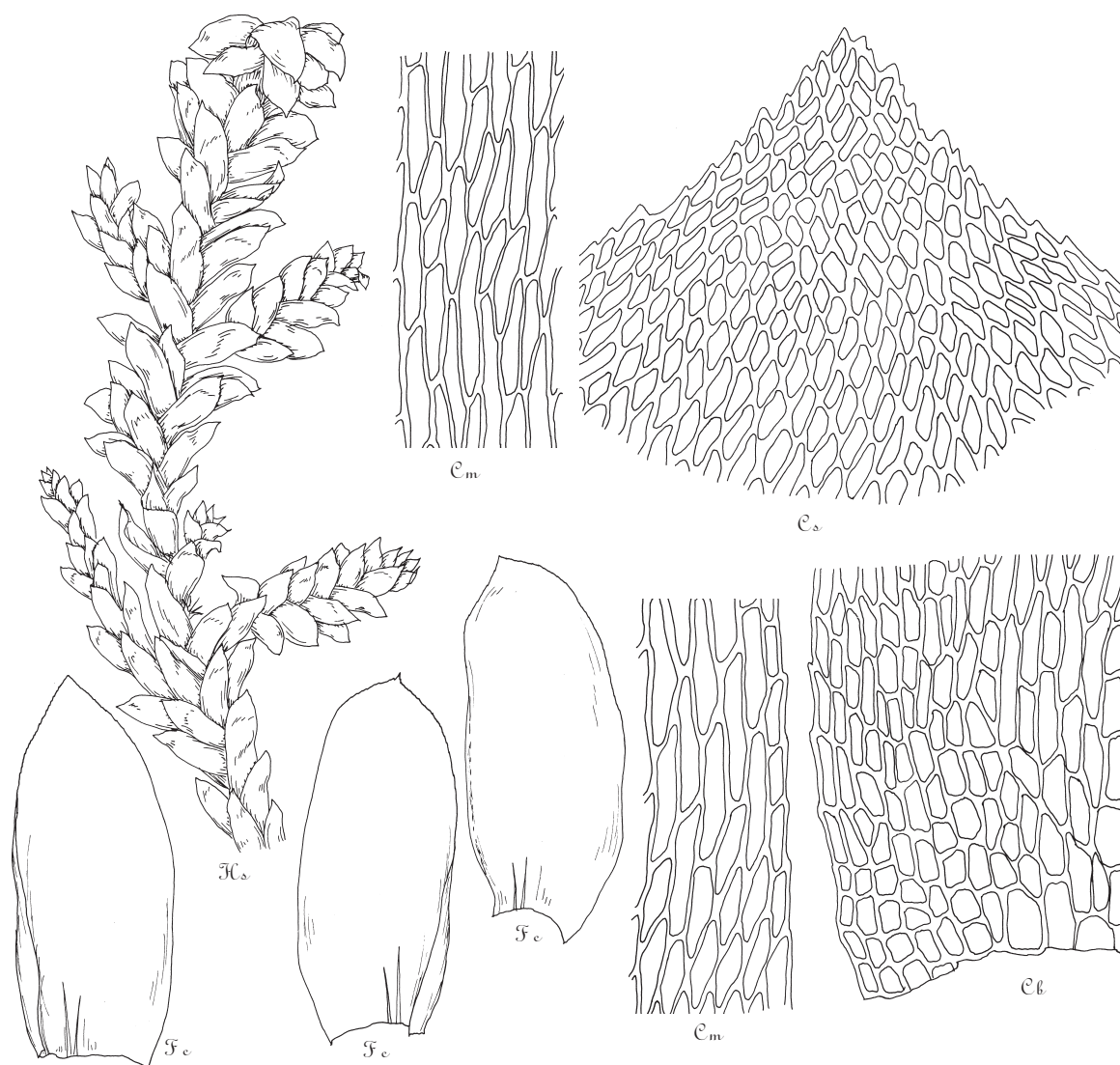


Рис. 140. *Neckera borealis*: Hs $\times 6.5$; F $\times 22$; Cs, m, b $\times 370$.

не позволяют идентифицировать этот вид, как пишут, например, Ногуты и Иватзуки (1989); эти признаки обусловлены меньшей поперечной волнистостью листа и, вероятно, послужили источником ошибочных указаний вида в Сибири и в материковой части Дальнего Востока. *Neckera oligocarpa* похожа на *N. borealis* широко заостренными листьями, которые также могут быть слабо поперечно волнистыми или плоскими, но отличается произрастанием на камнях, коробочками, выступающими из перихетиев из-за более длинной ножки, и более северным распространением.

5. *Neckera pennata* Hedw., Sp. Musc. Frond. 200–201. 1801. — *N. abbreviata* Cardot, Bull. Soc. Bot. Genève, Ser. 2 3: 277. 1911. — **Некера перистая.** Рис. 141, 136.

Растения светло- или беловато-зеленые, сильно блестящие. *Вторичный стебель* растущий вниз

или горизонтально отстоящий от вертикального субстрата, в верхней части в сухом состоянии часто вверх загнутый, до 3–5(–10) см, б. м. правильно перисто ветвящийся в одной плоскости, уплощенно облиственный; веточки около 10 мм дл., уплощенно облиственные, отстоящие от вторичного стебля под острым углом, иногда на верхушке оттянутые (и тогда длиннее), оттянутая часть с мелкими листьями. *Листья* (1.3–)2.0–3.0(–3.4) $\times$ 0.7–1.1 мм, асимметричные, продолговато-яйцевидные, постепенно или б. м. резко и коротко заостренные, иногда тупые, у разных образцов угол верхушки листа варьирует от 40° до 100°; более коротко заостренные листья часто с оттянутым кончиком; сильно поперечно волнистые, редко почти плоские, в основании переднего края узко низбегающие; край

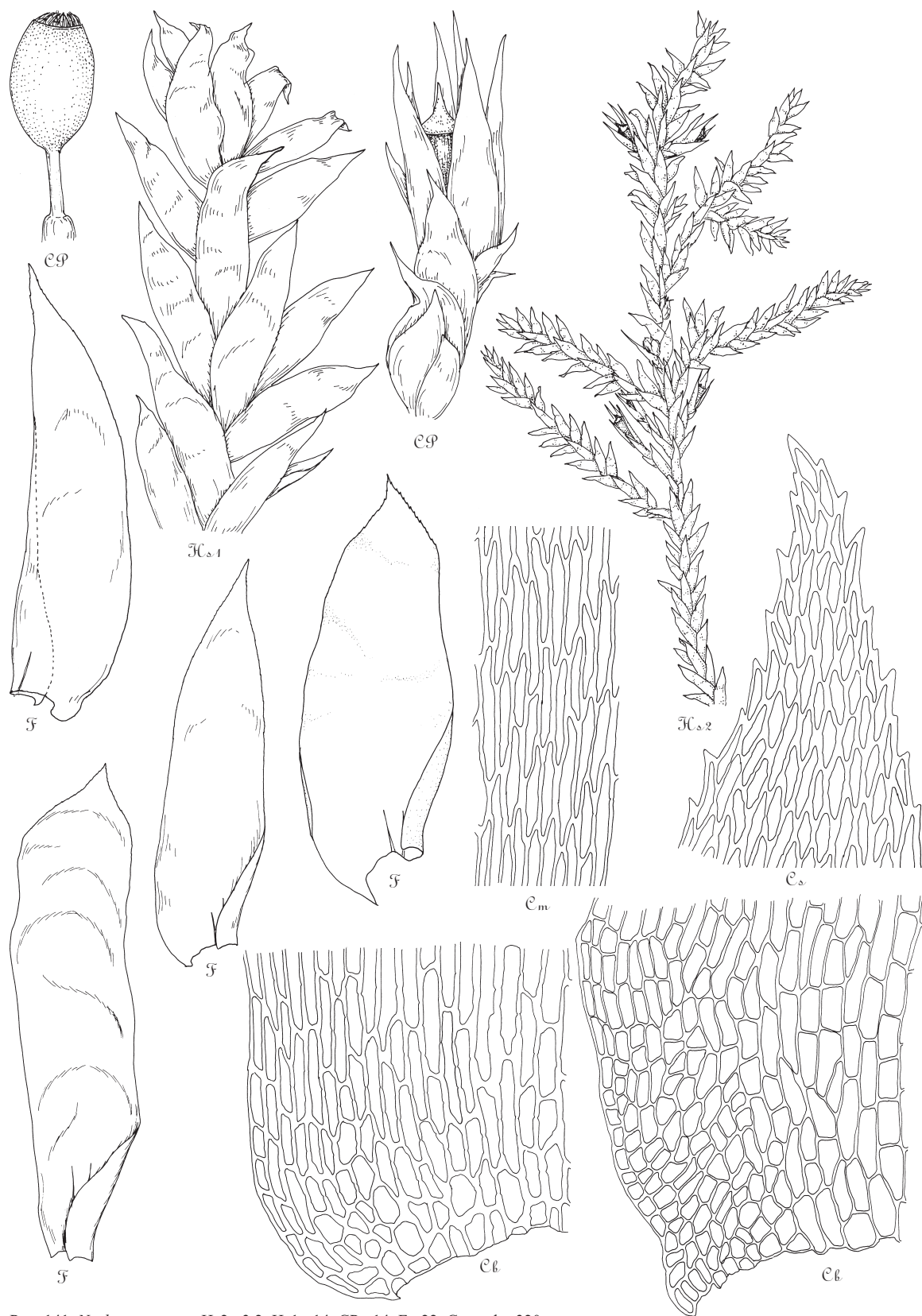


Рис. 141. *Neckera pennata*: Hs2 $\times 3.2$; Hs1 $\times 14$; CP $\times 14$; F $\times 22$; Cs, m, b $\times 320$.

плоский или в основании узко отогнутый, сверху крупно пильчатый или городчатый, иногда почти цельный, ниже мелко пильчатый или цельный; *клетки* в середине листа от продолговато-ромбических до линейных, 24–36(–45)×7–10 µm, тонкостенные или умеренно толстостенные; в верхней части листа более короткие, ромбические; в средней части основания листа более широкие, часто толстостенные, с умеренно или сильно пористыми стенками, в углах основания коротко прямоугольные и поперечно прямоугольные, образующие компактную, нерезко или резко отграниченную группу или слабо дифференцированные. *Однодомный*. *Спорофиты* часто. *Ножка* 0.2–0.6(–0.7) мм. *Коробочка* погруженная в перихециальные листья, обычно коротко цилиндрическая, около 1.2–2.2×1 мм. *Зубцы экзостомы* линейные, на дорсальной стороне в основании гладкие или вверх до середины косо исчерченные. *Споры* 15–25 µm.

Описан из Центральной Европы. *Neckera pennata* s.l. широко распространена в лесной зоне Голарктики, в основном к югу от подзоны северной тайги, заметно реже встречаясь в широколиственных лесах Центральной Европы и Кавказа, где вид приурочен к старовозрастным малонарушенным лесам и поэтому во многих европейских странах рассматривается как уязвимый. В зоне широколиственных и хвойно-широколиственных лесов европейской России раньше отмечался как нередкий вид на стволах широколиственных пород, но во второй половине XX века численность его здесь резко сократилась из-за сокращения площадей, занятых старовозрастными лесами. Широко распространен и местами обычен по всей южной части таежной зоны Сибири и Дальнего Востока, а также в Северной Америке, в то время как более южные местонахождения, относимые к *N. pennata*, требуют подтверждения. В частности, к *N. pennata* s.l. относятся популяции, выявленные в Юннине, во вьетнамские образцы, а также все образцы из Австралии и с Тасмании, ранее относимые к *N. pennata*, относятся не только к другим видам, но и к другим родам; видовая принадлежность новозеландских образцов также требует исследования.

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

Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv

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

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

Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

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

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

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

Al Alt Ke Kha Ty **Krs Irs Irb Bus Bue** Zbk

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Из-за крупных размеров и сильно поперечно волнистых листьев с короткой двойной жилкой стерильные растения *N. pennata* могут быть спутаны с *Exsertotheca crispa*; если спорофиты отсутствуют, эти виды

можно отличить по форме верхушки листа: у *N. pennata* листья заостренные или с оттянутым остроконечием, в то время как у *E. crispa* – тупые. Отличия *N. pennata* от *N. oligocarpa* обсуждаются в комментарии к этому виду. Как показали молекулярно-филогенетические исследования Appelgren & Cronberg (1999) и Федосова с соавторами (Fedosov *et al.*, 2018), морфологическая варибельность *N. pennata* s.l. не случайна, и растения, относимые к этому виду, на самом деле представляют комплекс скрытых видов. В России растения этого комплекса представлены тремя скрытыми видами, из которых сравнительно теплолюбивый амфиатлантический (*N. pennata* s. str.) встречается в Карелии и на Кавказе, вся таежная зона занята стабильно отличающимся от него по молекулярным признакам видом, имеющим циркумбореальное распространение (именно такое растение изображено на рис. 141), а в гемибореальных лесах Дальнего Востока встречается амфиоцифический вид, которому, вероятно, соответствует название *N. abbreviata* Cardot. Поскольку диагностических признаков, позволяющих с разумной степенью уверенности отнести образцы к тому или иному виду, не выявлено, незначительные отличия варибельных признаков (угол верхушки и степень поперечной волнистости листа) маскируются их сильным перекрыванием, определение этих видов на основании морфологии затруднительно, и здесь они рассматриваются в качестве одного широко распространенного полиморфного вида.

Род 2. *Exsertotheca* S. Olsson, Enroth & D. Quandt — Экзертотека

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

Растения от среднего размера до крупных, в обширных рыхлых или б. м. густых дерновинках, светло- или беловато-зеленые, сильно блестящие. Растения, растущие на вертикальных поверхностях, имеют вторичные стебли б. м. перпендикулярно и несколько вниз отстоящие; при росте на горизонтальной поверхности побеги восходящие, на верхушках согнутые; *вторичный стебель* б. м. правильно перисто ветвящийся в одной плоскости, уплощенно облиственный, без центрального пучка; парафиллии отсутствуют; веточки 10–20 мм дл., уплощенно облиственные. *Листья* двусторонне отстоящие, асимметричные, небольшая часть листьев на дорсальной и вентральной сторонах прижатые и симметричные, продолговато-яйцевидные, на верхушке коротко заостренные или туповатые, часто с короткой оттянутой верхушечкой, сильно поперечно волнистые; край плоский или с одной стороны широко завороченный, сверху б. м. мелко пильчатый, внизу цельный; *жилка* короткая, двойная; *клетки* продолговато-ромбические, с умеренно или сильно утолщенными, пористыми стенками, в средней части основания листа более широкие, в углах

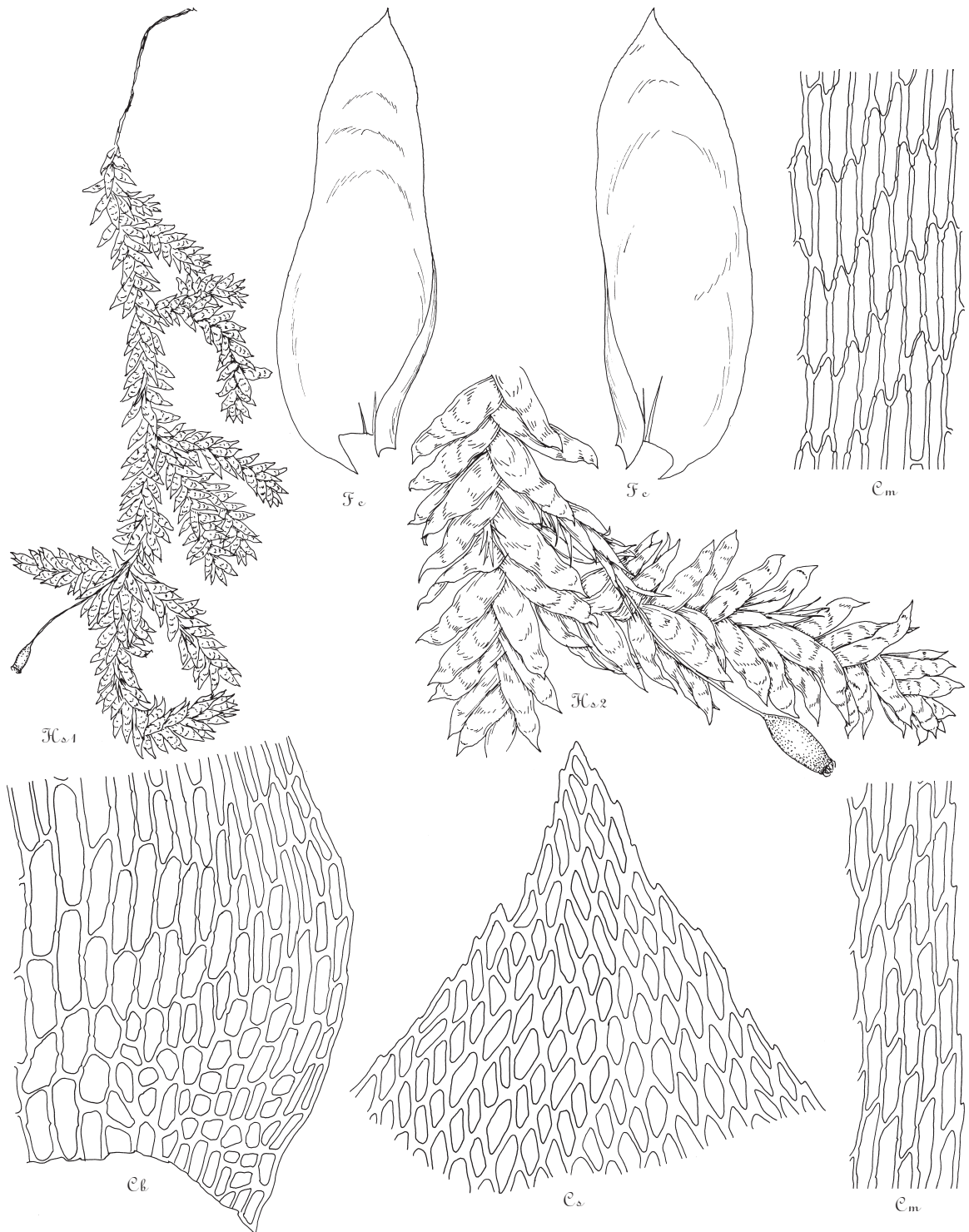


Рис. 142. *Exsertotheca crista*: Hs1 $\times 2.3$; Hs2 $\times 6.5$; F $\times 22$; Cs, m, b $\times 370$.

основания от коротко прямоугольных до поперечно-прямоугольных, образующие сравнительно небольшую, нерезко ограниченную группу. Двудомные. Спорофиты часто. Перихециальные листья

длинно и узко заостренные. Ножка длинная. Коробочка высоко поднятая над перихецием, прямостоячая, овальная, прямая. Крышечка с длинным косым клювиком. Колечко отпадающее. Перистом

слегка редуцированный: зубцы экзостомы на дорсальной стороне внизу штриховатые,верху папиллозные, эндостом с б. м. высокой базальной мембраной и сильно редуцированными сегментами. *Крышечка* с длинным косым клювиком. *Споры* среднего размера, грубо папиллозные. *Колпачок* с немногими волосками в нижней части.

Тип рода – *Exsertotheca crispa* (Hedw.) S. Olsson, Enroth & D. Quandt. Род включает 3 вида, распространенные в Европе, Макаронезии и Передней Азии. В России 1 вид. Название от *exsertus* – выдающийся, выступающий (лат.), и $\theta\eta\kappa\eta$ – коробочка, урночка (греч.), относится к коробочке, поднятой над перихецием на длинной ножке.

♦ *Exsertotheca crispa* is abundant in Russia only in the Black Sea coastal area of the Caucasus where sometimes it is the most common epiphytic moss. In other parts of the Caucasus it is less common at low or occasionally middle elevations up to 1700 m. There are a few records of the species from Kaliningrad and northwestern European Russia (Karelia, Leningrad Province, Tver Province). *Exsertotheca crispa* is a west Palearctic species common throughout central/southern Europe and extending into Iran, North Africa and Macaronesia. It is an epiphytic species that occasionally occurs on rock (especially limestone) outcrops. It differs from *Neckera pennata* in having exserted vs. emergent capsules and longer secondary stems, 4–10(–25) vs. 3–5(–10) cm long. Collections that lack sporophytes are difficult to identify with confidence; however, the presence in *E. crispa* of large-sized, dioicous plants and more broadly acute leaf apices help to separating it from the smaller-sized, autoicous *N. pennata*. *Neckera pumila* is similar to *E. crispa* in having exserted capsules, but it has considerably smaller plants and slightly undulate leaves.

1. ***Exsertotheca crispa*** (Hedw.) S. Olsson, Enroth & D. Quandt, Taxon 60(1): 45. 2011. — *Neckera crispa* Hedw., Sp. Musc. Frond. 206. 1801. — **Эксертотека курчавая**. Рис. 142, 143А,С,Е.

Вторичный стебель 5–10(–25) см; веточки 10–20 мм дл. *Листья* 2.5–3.0(–4.0)×0.9–1.2(–1.5) мм; *клетки* 25–50×8–11 μm. *Перихециальные листья* 5 мм дл. *Ножка* 8–12(–18) мм. *Коробочка* 8–12 мм дл. *Споры* 14–22 μm.

Описан из Европы (без указания конкретного региона). *Exsertotheca crispa* широко распространена в Европе, на Украине, в Беларуси, Латвии и Эстонии. В России это массовый вид на Кавказе, особенно на Черноморском побережье, где местами является одним из наиболее массовых эпифитов. В других районах Кавказа он более редок, встречаясь преимущественно в нижнем горном поясе, с единичными находками до 1700 м. *Exsertotheca crispa* приводилась для Калининградской области, а также известна с северо-запада европейской части: из Карелии (где редка) и Ленинград-

ской области (где встречается на островах Финского залива). Старые указания для Брянской, Смоленской и Московской областей весьма сомнительны. Вид также был найден на севере Тверской области, на известняковых скалах, в стерильном состоянии.

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

Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv

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

Ku Be Or1 Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or

Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

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

Uhm YN HM Krm Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

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

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Этот вид отличается от *Neckera pennata* коробочкой, выступающей из перихеция (длина ножки 8–18 мм), и более длинными (4–10(–25), а не 3–5(–10) см) вторичными стеблями. Определение *E. crispa* в стерильном состоянии не всегда возможно, однако наличие на растениях только перихециев, несколько более крупные размеры растений и рост на горизонтальной поверхности с загибающимися вверх концами побегов позволяют отнести такие растения к данному виду. *Neckera pennata* – однодомный вид, почти всегда встречающийся со спорофитами, имеет более мелкие размеры растений и почти всегда поселяется на вертикальных или нависающих поверхностях, и стебель растет вниз по субстрату (см. также комментарии к *N. pennata*).

Род 3. **Leptodon** D. Mohr — **Лептодон**

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

Растения от средних размеров до крупных, ярко- или буровато-зеленые, не блестящие. Первичный стебель ползучий по субстрату, с мелкими, далеко друг от друга отстоящими листьями и пучками ризоидов. *Вторичные стебли* более толстые, отстояще-свисающие, в сухом состоянии сильно, почти улитковидно согнутые, равно как и веточки, так что общее их расположение как бы перпендикулярно субстрату; дважды перисто, иногда несколько неправильно ветвящиеся, густо уплощенно облиственные, без центрального пучка, с линейными парафиллиями, явно более многочисленными возле оснований зачатков веточек. *Листья* на вторичном стебле далеко отстоящие, асимметрично яйцевидные или языковидные, широко закругленные на верхушке, цельнокрайные; *жилка* простая, до 1/2–3/4 длины листа; *клетки* пластинки листа коротко ромбические или почти квадратные, в основании продолговатые, в углах основания слабо дифференцированные. Листья веточек отличаются только меньшими размерами. *Двудомный*. *Перихециальные листья* после начала развития спорофита сильно удлинняющиеся, ланцетные.

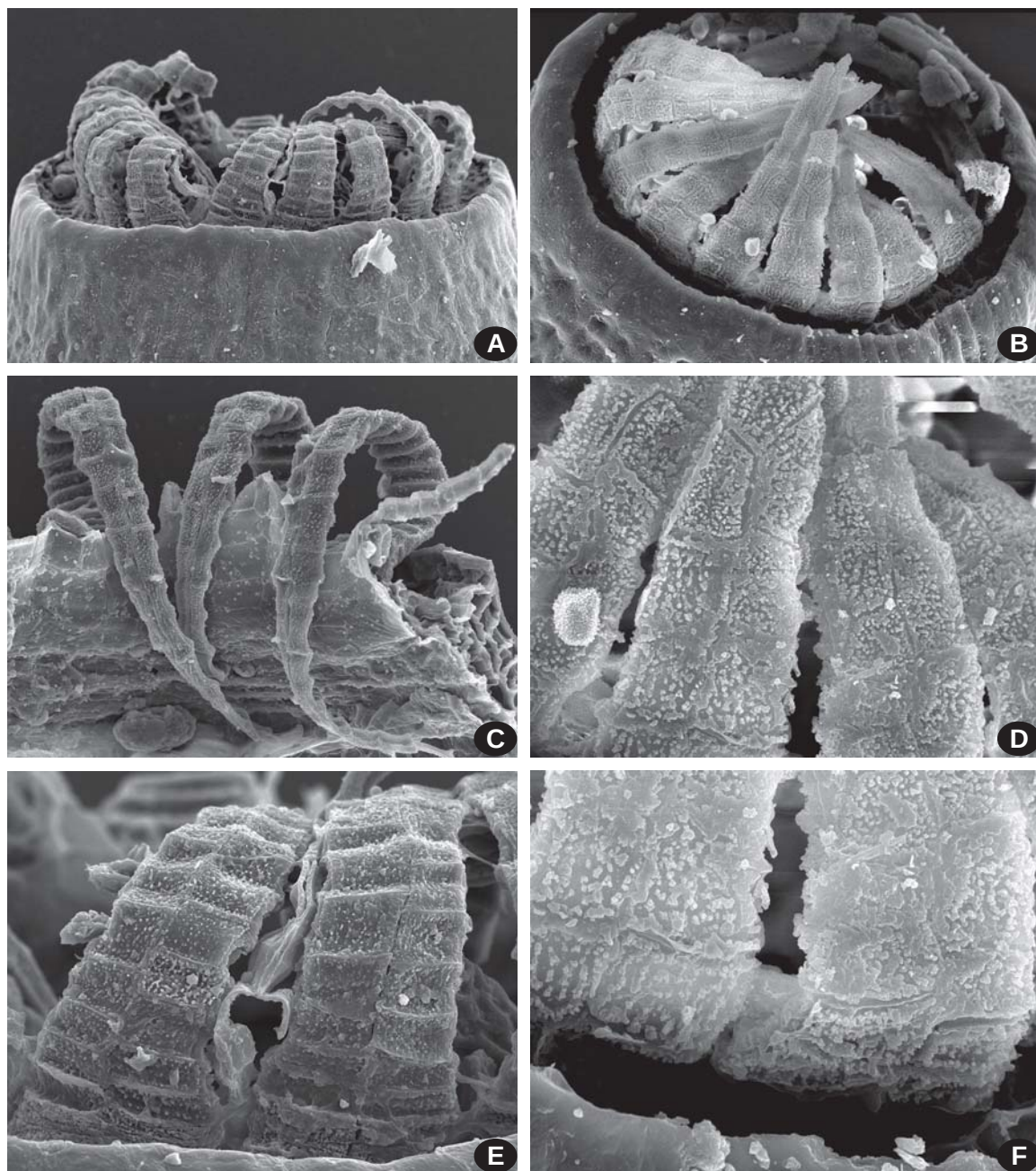


Рис. 143. Перистомы и детали их строения *Exsertotheca crispa* (A,C,E) и *Leptodon smithii* (B,D,F). A, B – общий вид перистома, $\times 160$, $\times 200$; C – верхушки зубов экзостомы и базальная мембрана с вентральной стороны, $\times 260$; D – зубы в средней части с дорсальной стороны, $\times 260$; E–F – зубы в основании с дорсальной стороны, $\times 480$, $\times 820$.

Коробочка невысоко выдается из перихециальных листьев, цилиндрическая, прямая. *Крышечка* с коротким клювиком. *Колечко* не отпадающее. *Перистом* двойной, сильно редуцированный: зубцы экзостомы узкие, ланцетные, на дорсальной стороне папиллозные, во влажном состоянии вверх направленные и несколько отогнутые; эндостом образован низкой базальной мембраной, сегменты

и реснички редуцированы. *Споры* мелкие. *Колпачок* волосистый.

Тип рода – *Leptodon smithii* (Dicks. ex Hedw.) F. Weber & D. Mohr. Род включает 4 вида, распространенных на всех континентах (широко распространен один). Название от *λεπτός* – тонкий (греч.), *ὀδούς*, *ὀδόντος* – зуб, зубец (греч.), по узким зубцам перистома.



Рис. 144. *Leptodon smithii*: Hs1 $\times 6.5$; Hs2+CP $\times 14$; Hh2 $\times 14$; Hh1 $\times 22.5$; F $\times 32$; Pr $\times 320$; Cs, m, b $\times 320$.

♦ In Russia *Leptodon smithii* is known only from the Caucasus and Crimea where it is found mainly below 150 m with a few records up to 400 m. In the Caucasus it is common and abundant in natural forests as well as secondary habitats such as tree trunks along roads and in parks. It grows primarily on tree (oak, beech, ash, hornbeam, magnolia, cypress) trunks, and occasionally on rocks. *Leptodon smithii* is widespread in the Mediterranean regions of Europe, Macaronesia, Africa, western Asia, North/South America,

Australia, and New Zealand. It can be recognized when dry by its strongly inrolled stems. Wet plants of *L. smithii* have a very different aspect: plants flat; secondary stems repeatedly pinnately and subcomplanately branched; and densely foliate branches with small, obtuse leaves.

1. ***Leptodon smithii*** (Dicks. ex Hedw.) F. Weber & D. Mohr, Index Mus. Pl. Crypt. [3]. 1803. — *Hypnum smithii* Dicks. ex Hedw., Sp. Musc. Frond.

264–265, pl. 68, f. 5–7. 1801. — **Лептодон Смит**. Рис. 144, 143B,D,F.

Вторичный стебель до 3 см дл. *Листья* на вторичном стебле 0.6–1.2×0.4–0.7 мм; *клетки* в верхней части листа 5–12×7–10 μm. *Перихециальные листья* до 2.5 мм. *Ножка* 2 мм. *Коробочка* до 1.4 мм дл. *Споры* около 16 μm.

Описан из Англии. *Leptodon smithii* распространен во всех странах Южной Европы, заходит в Центральную Европу и Великобританию, на Канарские острова и Мадейру, встречается в Северной Африке и странах Ближнего Востока, на восток до Турции, Грузии и Азербайджана. Всего одна находка была сделана в Северной Америке, в Колорадо. За пределами Голарктики вид известен из Восточной Африки от Эфиопии до Танзании, Южной Африки, с юга Австралии, из Новой Зеландии, из Южной Америки и островов Хуан-Фернандес. В России растет только на Черноморском побережье Кавказа и в Крыму, практически всегда в очень небольшом интервале высот до 150 м над ур. м., с отдельными находками до 400 м над ур. м. Вместе с тем, на Кавказе он является массовым видом, осваивающим в том числе и вторичные местообитания: он весьма част на стволах деревьев на улицах поселков, вдоль шоссе, в парках. Растет как на широколиственных породах (дубе, ясене, грабе, магнолии), так и на кипарисах, и иногда также на камнях. Название в честь Джеймса Эдварда Смита (James Edward Smith, 1759–1828), английского ботаника.

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

Вид легко узнать по улиткообразно закрученным в сухом состоянии побегам. Во важном состоянии растения выглядят совершенно иначе: они становятся ярко-зелеными, стебли б. ч. направлены вниз от первичных стелющихся побегов, хорошо видны многочисленные мелкие тупые листья на дважды перистых побегах — все это делает растения ни на что более не похожими.

Род 4. **Allesiella** S. Olsson, Enroth & D. Quandt
— Аллениелла

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова

Растения от мелких до б. м. крупных, в плоских дерновинках, светло- или беловато-зеленые, сильно блестящие. *Вторичный стебель* б. м. правильно перисто ветвящийся в одной плоскости, уплощенно облиственный, без центрального пучка; парafilлии у видов, встречающихся в России, отсутствуют; веточки уплощенно облиственные. *Листья* на

вторичном стебле двусторонне отстоящие, асимметричные, продолговато-яйцевидные, на верхушке б. м. коротко заостренные или туповатые, часто с короткой оттянутой верхушечкой, или закругленные, не волнистые или умеренно поперечно волнистые; край сверху б. м. мелко пильчатый, внизу цельный, плоский или с одной стороны завороченный; *жилка* короткая, двойная; *клетки* продолговатые или коротко ромбические, с умеренно утолщенными, не пористыми стенками, в средней части основания листа более широкие, в углах основания коротко прямоугольные и поперечно прямоугольные, образующие сравнительно небольшую, нерезко отграниченную группу. *Вегетативное размножение* флаголло-видными выводковыми веточками. *Двудомные*, спорофиты изредка. *Перихециальные листья* длинно и узко заостренные. *Ножка* длинная. *Коробочка* прямостоячая, овальная или цилиндрическая, прямая. *Крышечка* с длинным косым клювиком. *Колечко* не опадающее. *Перистом* б. м. редуцированный: зубцы экзостомы на дорсальной стороне внизу штриховатые, сверху папиллозные или по всей поверхности папиллозные, эндостом с базальной мембраной до 1/3 длины зубцов экзостомы и узкими сегментами. *Споры* среднего размера, грубо папиллозные. *Колпачок* голый или с немногими волосками в нижней части.

Тип рода — *Allesiella complanata* (Hedw.) S. Olsson, Enroth & D. Quandt. Род включает 10 видов. В России 2 вида. Название в честь Брюса Хамптона Аллена (Bruce Hampton Allen, род. 1952), бриолога из Миссурийского ботанического сада, автора четырехтомной “Флоры мхов Центральной Америки”, двухтомной детальной “Флоры штата Мэн”, и многочисленных таксономических ревизий разных групп мхов.

1. Листья б. м. заостренные; клетки в средней части листа продолговатые; растения желто-зеленые 1. *A. complanata*
- Листья широко закругленные, редко с очень небольшой тупой верхушечкой; клетки в средней части листа ромбические; растения зеленые 2. *A. besseri*

♦

1. Leaves acute or acuminate; median leaf cells elongate-rhomboidal; plants yellowish-green ..
..... 1. *A. complanata*
In Russia *Allesiella complanata* is common and abundant in the Black Sea coastal areas of the Caucasus; it is also known from Kaliningrad, northwestern European Russia (Murmansk,

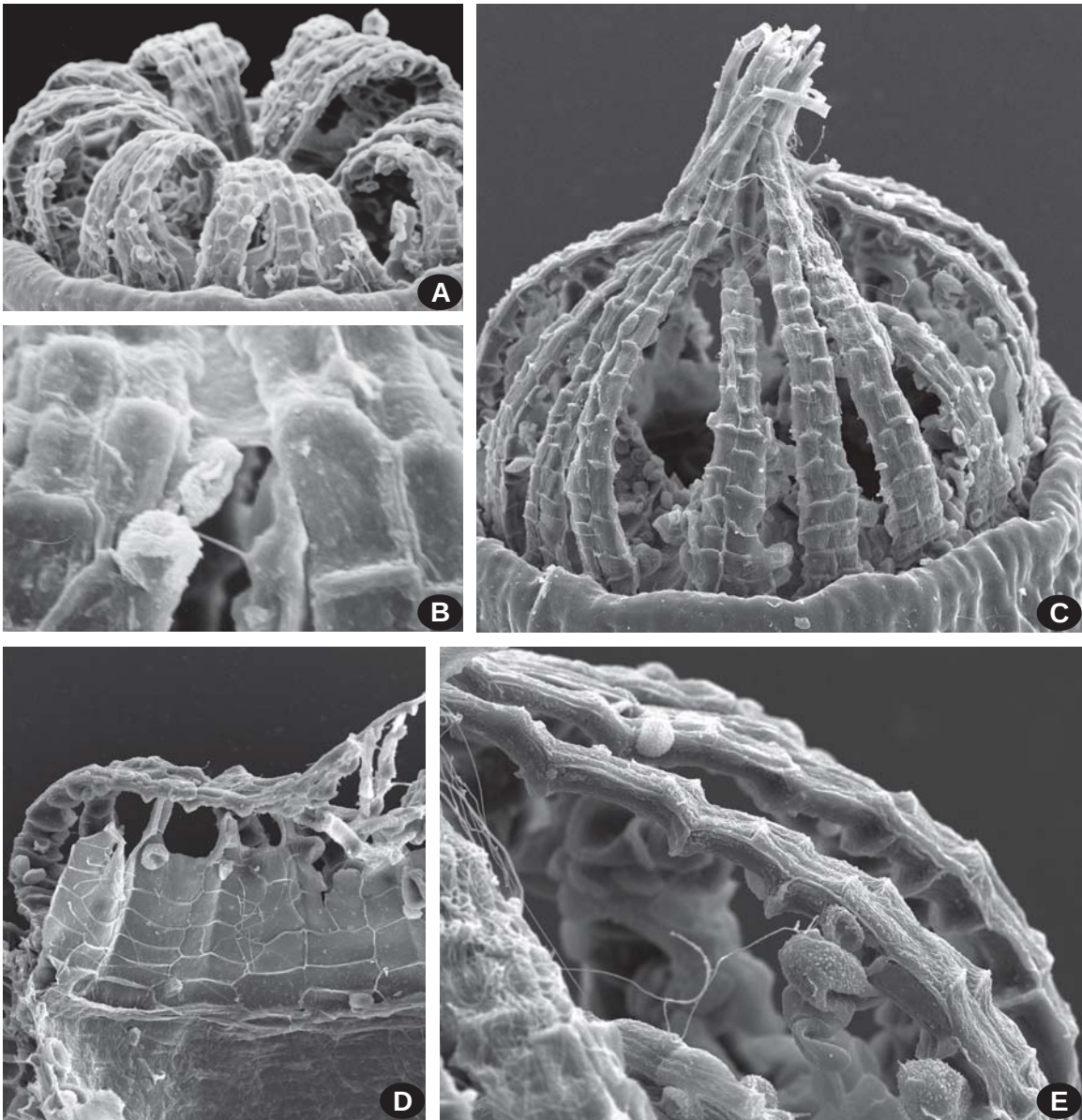


Рис. 145. *Alleniella complanata*: A, C – общий вид перистома у опорожненной коробочки и коробочки со спорами, $\times 230$, $\times 250$; B – дорсальная поверхность зубца экзостомы в верхней части, $\times 1200$; D – эндостом, вид с вентральной стороны, $\times 250$; E – зубцы экзостомы в верхней части, вид сбоку, видны низкие вентральные трабекулы, $\times 700$.

Karelia, Leningrad, Pskov and Tver Provinces) and the northern/southern Urals. It is unknown east of the Urals. In the Caucasus it is predominantly an epiphyte; in lowland European Russia it grows on mainly of limestone cliffs and boulders. *Alleniella complanata* is common in the southern and western regions of Europe, and also known from Africa, Macaronesia (Canary Islands, Madeira), western Asia, and eastern North America. It has been reported from China, but these records need confirmation. *Alleniella complanata* is very

similar to *A. besseri*; their differences are discussed under that species. *Alleniella complanata* differs from *Neckera pennata* and *Exsertotheca crispa* in having flat or weakly undulate rather than strongly transversely undulate leaves.

- Leaves rounded to obtuse, rarely with small, blunt apiculi; median leaf cells rhombic; plants green

..... 2. *A. besseri*

In Russia *Alleniella besseri* occurs in the Caucasus from sea level to 1800 m; Rostov Province; a few dispersed populations throughout

the Urals; and at lower elevations in the mountains of southern Siberia (Altai Mountains, Teletskoe Lake area, and Sayan Mountains). It is strictly confined to limestones in all areas except the Caucasus where the species grows on tree trunks. *Alleniella besseri* is also found in North America, most European countries, and western Asia (Iran, Saudi Arabia). *Alleniella besseri* can be recognized in the field by its dull, green colored plants and mostly creeping stems. Underdeveloped plants of *A. complanata* can have somewhat rounded leaves, but the flagelliform stems/branches of *A. besseri* are less numerous, less conspicuous and have larger leaves than those of *A. complanata*. Most stems/branches of *A. besseri* have curved, obtuse leaves at the apices that are similar to those of *Homalia trichomanoides*. But that species differs from *A. besseri* in having larger plants. All Russian collections of *A. besseri* examined in this study lacked capsules.

1. **Alleniella complanata** (Hedw.) S. Olsson, Enroth & D. Quandt, Taxon 60(1): 46. 2011. — *Leskea complanata* Hedw., Sp. Musc. Frond. 231. 1801. — *Neckera complanata* (Hedw.) Huebener, Muscol. Germ. 576. 1833. — **Аллениелла уплощенная**. Рис. 146, 145.

Растения в рыхлых дерновинках, светло- или желто-зеленые, шелковисто блестящие. *Вторичный стебель* б. м. простертый, до 3(–15) см дл., расставленно перисто ветвящийся в одной плоскости; веточки до 10 мм дл., уплощенно облиственные, иногда на верхушке оттянутые, оттянутая часть с мелкими всесторонне расположенными листьями; иногда веточки мелко облиственные практически по всей длине. *Листья* двусторонне прямо отстоящие или далеко отстоящие, 1.0–1.5×0.5–0.6 мм, продолговатые до языковидных, на верхушке оттянуто коротко заостренные или закругленные и с небольшим треугольным остроконечием, коротко низбегающие, плоские или слабо поперечно волнистые; край плоский или с одной стороны внизу завороченный, сверху пильчатый, ниже цельный; *клетки* сверху ромбические, ниже продолговатые, (15–)30–50(–60)×7–9 μm, умеренно толстостенные, в углах основания квадратные, образующие небольшую, нерезко ограниченную группу. *Спорофиты* изредка. *Ножка* около 1 см. *Коробочка* овальная, около 1.5 мм дл. *Зубцы экзостомы* ланцетные; *эндостом* с низкой базальной мембраной и короткими, легко обламывающимися сегментами. *Споры* 24–28 μm. *Колпачок* с немногочисленными волосками в нижней части.

Описан из Европы (без точного указания региона). Частый вид в южных и западных районах Европы, Северной и Центральной Африке, на Канарских островах и Мадейре, в странах Ближнего Востока, на востоке Северной Америки; указания для Китая нуждаются в подтверждении. В России это частый и массовый вид в причерноморских районах Кавказа, как нередкий он указан и для Карелии, встречается также в Мурманской, Ленинградской и Псковской областях, по немногочисленным находкам известен в Калининградской, Тверской и Липецкой областях, на Южном, Среднем и Северном Урале. В азиатскую часть России не заходит. На Кавказе это, как правило, эпифит, растущий на высотах от побережья до 400 м над ур. м., один раз был собран на 1100 м над ур. м.; в равнинных областях европейской России растет на скалах и крупных глыбах известняка.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura

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

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

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

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

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

Uhm YN HM Krm Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn

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

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk

Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Близок к *Alleniella besseri*; их отличия обсуждаются в комментариях к этому виду. Отличия от *Neckera pen-nata*, *N. pumila* и *Exsertotheca crispa* заключаются в более мелких размерах растений и не волнистых или слабо поперечно волнистых листьях.

2. **Alleniella besseri** (Lobarz.) S. Olsson, Enroth & D. Quandt, Taxon 60(1): 46. 2011. — *Homalia besseri* Lobarz, Naturwiss. Abh. (Vienna) 1: 48. 1847. — *Neckera besseri* (Lobarz.) Jur., Verh. K.K. Zool.-Bot. Ges. Wien 10(2): 368. 1860. — **Аллениелла Бессера**. Рис. 147.

Растения в плоских ковриках, в сухом состоянии зеленые, б. м. матовые, влажные беловато-зеленые, блестящие. *Вторичный стебель* б. м. простертый, 2–3 см дл., расставленно перисто ветвящийся в одной плоскости, уплощенно облиственный, на верхушке обычно оттянутый, оттянутая часть с мелкими листьями; веточки до 5 мм дл. *Листья* двусторонне отстоящие, 0.7–1.0×0.4–0.6 мм, языковидные, к верхушке широко закругленные, тупые или с небольшой верхушечкой, коротко низбегающие, плоские; край плоский или с одной стороны внизу завороченный, сверху слабо пильчатый; *клетки* ромбические, (12–)20–30×7–10 μm, довольно толстостенные, в углах основания квадратные, образующие б. м. крупную, нерезко ограниченную группу. *Спорофиты* с территории России неизвестны. [*Ножка* 0.8 см. *Ко-*



Рис. 146. *Alleniella complanata*: Hs1 $\times 6$; Hs2 $\times 15$; CP $\times 14$; F $\times 25$; Cs, m, b $\times 317$.

робочка овальная, 1.3 мм дл. Споры 13–15 μm . Колпачок голый.]

Описан из Австрии. Встречается в большинстве стран Европы, в странах Ближнего Востока (до Ирана)

и на востоке Северной Америки. В России нередок на Кавказе (на высотах до 1800 м над. ур. м.), спорадически встречается на Южном, Среднем и Северном Урале, один раз найден также в Ростовской области, известен из Карелии. В азиатской части России по

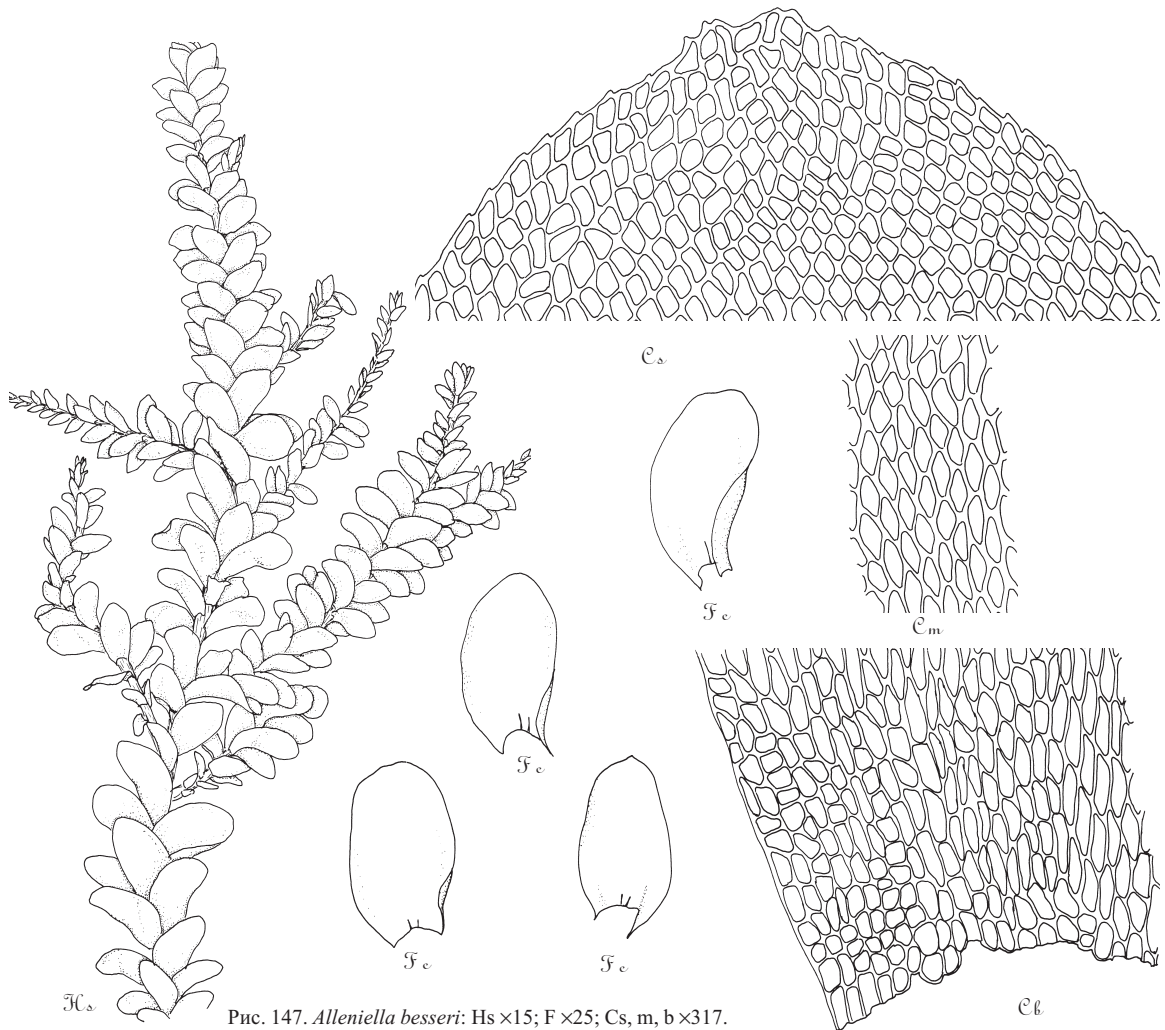


Рис. 147. *Aleniella besseri*: Hs $\times 15$; F $\times 25$; Cs, m, b $\times 317$.

немногочисленным находкам известен с Алтая, где растет б. ч. в районе Телецкого озера. Растет на скалах, на б. м. карбонатных породах, на Кавказе также на стволах широколиственных деревьев. Название в честь австрийского ботаника, В.С. Бессера (W.S. Besser, 1784–1842), автора “Флоры Галиции”.

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

Отличается от *Aleniella complanata* закругленной или тупой верхушкой листа, цветом (зеленым или беловатым, а не желто-зеленым), более короткими ромбическими клетками средней части листа, а также различиями в характере флагеллоидных побегов. Последние

у *A. complanata* часто с мелкими листьями от основания и всегда до верхушки. У *A. besseri* мелкие листья развиваются на веточках, которые в основании имеют более крупные листья; некоторые веточки с мелкими листьями в средней части имеют несколько более крупных, округлых листьев на конце. Вообще большинство побегов *A. besseri* имеет скученные на концах листья, что делает их характерно туповатыми; кроме того, листья на концах побегов обычно согнутые, что делает вид в известной степени похожим на *Homalia trichomanoides* (последний вид, однако, образует более крупные и густые дерновинки).

Род 5. *Forsstroemia* Lindb. — Форстрёмия

Е.А. Игнатова, М.С. Игнатов

Растения от среднего размера до крупных, в рыхлых дерновинках, темно-зеленые, зеленые, желто-зеленые или буроватые, матовые или блестящие. *Вторичный стебель* б. м. простертый, неправильно, расставленно или густо перисто ветвящийся,