ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ОБЩЕЙ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

УДК 58 (470 + 571)

На правах рукописи



Тубанова Долгор Ямпиловна

СЕМЕЙСТВО DICRANACEAE (BRYOPHYTA) В РОССИИ: ФИЛОГЕНИЯ, ТАКСОНОМИЯ, ГЕОГРАФИЯ

Том 1

1.5.9 Ботаника

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
доктор биологических наук
Аненхонов Олег Арнольдович

Улан-Удэ – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

Том 1

ВВЕДЕНИЕ ……... 4
Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СЕМЕЙСТВА DICRANACEAE ……. 13
Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ……. 31
Глава 3. ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА DICRANACEAE …….. 48
3.1 Система семейства Dicranaceae по молекулярно-генетическим исследованиям зарубежных исследователей ……. 48
3.2 Молекулярно-генетические исследования видов семейства Dicranaceae, распространенных в России ……... 53
3.3 Положение *Dicranoloma cylindrothecium* в семействе Dicranaceae ……. 71
3.4 Положение рода *Paraleucobryum* в семействе Dicranaceae …….. 74
3.5 Филогения и таксономия видов рода *Dicranum* на основе молекулярно-генетических данных …… 78
3.5.1 Филогения рода *Dicranum*: современное состояние и новые данные 78
3.5.2 Новые виды рода *Dicranum* ……. 90
3.5.3 Комплексы видов рода *Dicranum* …… 125
Глава 4. АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА DICRANACEAE: ХАРАКТЕРИСТИКА, ОСОБЕННОСТИ, ПРИМЕНЕНИЕ В ТАКСОНОМИИ И СИСТЕМАТИКЕ …….. 174
4.1 Анатомо-морфологические признаки в семействе Dicranaceae ……. 174
4.2 Таксономическая значимость морфометрических признаков …… 205
Глава 5. СИСТЕМАТИКА И ТАКСОНОМИЯ СЕМЕЙСТВА DICRANACEAE В БРИОФЛОРЕ РОССИИ …….. 210
5.1 Характеристика семейства Dicranaceae ……. 210
5.2 Ключ для определения родов Dicranaceae ……. 212
5.3 Характеристика *Dicranoloma cylindrothecium* …….. 213
5.4 Характеристика рода *Paraleucobryum* …….. 216

5.4.1 Ключ для определения видов рода *Paraleucobryum* …….. 217
5.4.2 Конспект видов рода *Paraleucobryum* …… 218
5.4.2.1 Секция I. *Paraleucobryum* ……. 218
5.4.2.2 Секция II. *Pseudodicranum* …… 220
5.5 Характеристика рода *Dicranum* ……. 226
5.5.1 Секции рода *Dicranum* ……. 228
5.5.2 Ключ для определения видов рода *Dicranum* ……. 239
5.5.3 Конспект видов рода *Dicranum* ……... 248
5.5.3.1 Секция I. *Dicranum* …… 249
5.5.3.2 Секция II. *Orthocarpa* …… 282
5.5.3.3 Секция III. *Spuria* …….. 293
5.5.3.4 Секция IV. *Elongata* …….. 298
5.5.3.5 Секция V. *Fuscescentiformis* ……. 318
5.5.3.6 Секция VI. *Convolutifolia* …….. 326
5.5.3.7 Секция VII. *Crassinervia* ……... 336
5.5.3.8 Секция VIII. *Carinatifolia* ……. 344
Глава 6. ГЕОГРАФИЯ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА DICRANACEAE В РОССИИ. 368
6.1 Хорологическая структура семейства Dicranaceae …….. 368
6.2 Распространение видов семейства Dicranaceae в России ……. 375
6.3 Редкие виды семейства Dicranaceae и их охрана ……. 380
ЗАКЛЮЧЕНИЕ ……. 383
ВЫВОДЫ …….. 385
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ ……. 387

Том 2

ПРИЛОЖЕНИЯ …….. 3
ПРИЛОЖЕНИЕ А. Сведения по мхам с молекулярно-генетическими данными … 4
ПРИЛОЖЕНИЕ Б. Список изученных образцов …….. 50
ПРИЛОЖЕНИЕ В. Фотографии анатомо-морфологических признаков 145
ПРИЛОЖЕНИЕ Г. Карты распространения видов в России и мире ……... 201

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования и степень ее разработанности. Мхи широко распространены в наземных и частично в водных экосистемах Земли и являются важным биологическим компонентом растительных сообществ в таежных лесах, тундрах, на болотах, создавая иногда большую часть наземной фитомассы и, несомненно, играют существенную роль в экономике природы. Семейство Dicranaceae одно из наиболее многовидовых во флорах мхов земного шара, большинство его видов имеют обширные ареалы и массово обитают в фитоценозах. При этом проблемы систематики и таксономии семейства разработаны совершенно недостаточно, вследствие чего сложно переоценить значимость и актуальность таксономических исследований, особенно при возникновении вопросов определения границ видов, а также при исследовании полускрытых видов, которые становятся явными лишь с применением молекулярно-генетических методов. Таксономия же близких, вместе с тем, наиболее многовидовых родов *Dicranum* и *Dicranoloma* сложна, запутанна и их объем нередко трактуется по-разному. Описания ряда таксонов Dicranaceae в руководствах по определению мхов могут несколько различаться, что свидетельствует о неразрешенности вопросов таксономической значимости тех или иных признаков. В других случаях амплитуда вариабельности признаков оказывается настолько широкой, что их показатели существенно перекрываются у разных видов, создавая серьезные проблемы с их разграничиванием.

Интегративный подход, признаваемый наиболее эффективным для таксономических исследований и решения проблем с криптическими видами семейства Dicranaceae, в России начал применяться сравнительно недавно и данных, полученных на его основе, все еще крайне недостаточно; наблюдается крайний дефицит как молекулярно-генетических данных, так и сведений об основных анатомо-морфологических признаках, позволяющих четко различать близкие виды семейства; слабо разработаны система семейства Dicranaceae и вопросы распространения видов. По данным интернет-сайта GenBank, самое

большое количество данных имеется по 50 видам рода *Dicranum,* и это всего лишь около половины видов рода. Данные по 5 родам семейства из 21 полностью отсутствуют, а по остальным родам данные разрозненны и отрывочны. Из-за дефицита и фрагментарности данных до сих пор отсутствует возможность построения филогенетической системы семейства Dicranaceae на мировом уровне на основе молекулярно-генетических данных.

Представленная нами работа посвящена изучению систематики и таксономии, а также вопросам распространения видов семейства Dicranaceae в России. Работа выполнена с применением современных методов интегративной таксономии и нацелена на решение многих вопросов, касающихся морфологии, таксономии, филогении, экологии и распространения видов этой группы мхов.

Цель исследования состояла в построении филогенетической системы семейства Dicranaceae в России на основании молекулярно-генетических данных, с учетом решения вопросов таксономии семейства с применением интегративного подхода, а также в выявлении основных закономерностей географии видов семейства Dicranaceae в России.

Для достижения цели решались следующие **задачи:**

1. Провести ревизию анатомо-морфологических признаков, используемых для диагностики видов, осуществить поиск новых признаков, определить значимые признаки в систематике семейства Dicranaceae.

2. Выполнить молекулярно-генетический анализ видов семейства Dicranaceae методом ПЦР, с применением локусов ядерной (ITS1-2), хлоропластной (trnL-F, rps4) и митохондриальной ДНК (nad5).

3. На основе кладистического анализа изученных видов семейства Dicranaceae реконструировать их филогенетические взаимоотношения, уточнить систематическое положение криптических таксонов в семействе.

4. Составить оригинальные ключи для определения и полный конспект таксонов семейства Dicranaceae с морфологическими описаниями, с иллюстрированным материалом, данными по экологии и распространению.

5. Уточнить ареалы видов семейства Dicranaceae и выполнить их географический анализ, провести обзор редких видов семейства на территории России.

Научная новизна. Впервые на большом фактическом материале проведено комплексное и целенаправленное изучение семейства Dicranaceae во флоре мхов России, с применением современных методов интегративной таксономии. Определен актуальный видовой состав рода *Dicranum*, его таксономическая структура приведена в соответствие с результатами современных исследований установлено, что во флоре мхов России род представлен 42 видами. Описано 7 видов рода *Dicranum*, новых для науки: *D. afoninae* Tubanova, *D. baicalense* Tubanova, *D. bardunovii* Tubanova & Ignatova, *D. ignatovii* Tubanova & Fedosov, *D. schljakovii* Ignatova & Tubanova, *D. septentrionale* Tubanova & Ignatova, *D. motuoense* W.Z. Huang, Tubanova & Y. Huan Wu. Пересмотрен статус *D. pseudacutifolium* Otnyukova, который отнесен в качестве синонима к *D. flexicaule* Brid. Установлена секционная дифференциация родов *Dicranum* и *Paraleucobryum* в бриофлоре России, при этом для секций *Crassinervia* и *Carinatifolia* предложены новые комбинации и пересмотрена их синонимика. Описана секция *Pseudodicranum*.

Детально описана вариабельность анатомо-морфологических и морфометрических признаков видов, в результате чего показана ценность морфометрических признаков видов, уточнены анатомо-морфологические «портреты» видов и определены признаки, значимые для разграничения таксонов.

Уточнено распространение видов семейства Dicranaceae на территории России. Впервые для флоры мхов России выявлены 3 вида рода *Dicranum*: *D. caesium* Mitt., *D. orthophyllum* Broth., *D. transsylvanicum* Lüth. Впервые установлена географическая структура семейства Dicranaceae в России, при этом выявлено, что наибольшим богатством видами семейства Dicranaceae характеризуются регионы юго-восточной части Азиатской России, в которых наблюдается высокое разнообразие экологических условий местообитаний для видов семейства.

Теоретическая и практическая значимость работы. Теоретическое значение проведенного исследования заключается во вкладе в познание состава и

структуры биологического разнообразия обширной территории путем систематизации обширного материала по семейству Dicranaceae в России, по распространению видов. Кроме того, результаты работы будут значимы для построения общемировой системы семейства Dicranaceae. Принятые в ходе работы решения подтверждают значимость интегративного подхода для решения таксономических вопросов в семействе Dicranaceae, включая выявление криптических видов. Результаты работы имеют значение и для анатомо-морфологических исследований мохообразных, демонстрируя возможности привлечения морфометрических показателей в качестве таксономически значимых признаков. Международная база данных GenBank пополнена нуклеотидными последовательностями, которые в дальнейшем можно использовать для шрихкодирования сложных таксонов семейства.

Результаты работы, включая ключи для определения видов, вошли в 3-ий том обобщающей сводки «Флора мхов России. Dicranales» (2025). Полученные данные также могут быть использованы при создании чек-листов мхов отдельных территориальных выделов в России, Евразии и в мире.

Собранный и оформленный гербарный материал является основой созданного автором бриологического отдела Гербария UUH (ИОЭБ СО РАН, г. Улан-Удэ). Определенные автором образцы видов рода *Dicranum* пополнили гербарии MHA, LE, IRK, NSK и др., метаданные включены в базу данных «Гербарные образцы Флоры Мхов России», находящуюся в открытом доступе в сети интернет (http://arctoa.ru/Flora/basa.php).

При выполнении исследований был внесен весомый вклад в инвентаризацию бриофлор особо охраняемых природных территорий: Джергинского, Баргузинского, Курильского заповедников, Тункинского национального парка, государственных заказников Бурятии; списки видов включены в кадастры их биоразнообразия.

Выполнены эколого-бриологические изыскания и подготовлены рекомендации в рамках проектов по Оценке воздействия на окружающую среду, из которых наиболее значительными были: "Оценка фонового состояния

растительности для экологического обоснования проектных решений в составе ООС ТЭО строительства нефтепроводной системы «Восточная Сибирь – Тихий океан»"; "Инвентаризация флоры и оценка состояния растительного покрова в районе колчеданно-полиметаллического месторождения «Озерное», Республика Бурятия"; "Изучение состояния наземных флоры и фауны на территории лицензионного участка Ошурковского месторождения апатитов, Республика Бурятия".

Методология и методы исследования. Материалы диссертации основаны на результатах оригинальных полевых и камеральных исследований, проведенных с 2009 по 2026 гг. В работе были использованы методы анатомо-морфологического, молекулярно-генетического, таксономического и филогенетического анализов. Подробное описание методов исследования представлено в главе 2.

Положения, выносимые на защиту:

1. Семейство Dicranaceae в России представлено 46 видами из трёх родов: *Dicranoloma*, *Paraleucobryum* и *Dicranum*.

2. Морфометрические признаки имеют важное значение в систематике рода *Dicranum*. Строение внутреннего перихециального листа у видов *Dicranum* слабо вариабельно и более видоспецифично, чем ранее предполагалось. Такие анатомо-морфологические признаки как сопроводители, клетки колечка с тонкими и утолщенными стенками могут иметь таксономическое значение, их следует рассматривать, наряду с прочими признаками, при диагностике видов *Dicranum*.

3. Локус ядерной рДНК ITS1-2 можно использовать в качестве основного маркера при баркодинге видов семейства Dicranaceae с высокой степенью вероятности правильной идентификации.

4. На основе морфологических признаков в роде *Dicranum* выделены 8 секций, а в роде *Paraleucobryum* – 2 секции. Наиболее ценным для диагностики секций является комплекс признаков гаметофита, а не спорофита.

5. Крупнейшим центром видового разнообразия семейства Dicranaceae (за счет рода *Dicranum*) в бриофлоре России является юго-восточная часть Азиатской

России. При этом некоторые азиатские виды распространены шире, а европейские виды у́же, чем ранее предполагалось.

Степень достоверности и апробация результатов. Степень достоверности результатов исследований подтверждается использованием общепринятых анатомо-морфологических методов, доказавших свою эффективность во множестве бриологических работ, широким привлечением современных объективных методов молекулярно-генетических исследований с необходимой статистической поддержкой. Научные положения диссертации основываются на современных концепциях бриологии, подкреплены результатами анализа обширного фактического материала.

Основные положения и материалы диссертации были представлены в форме докладов на всероссийских и международных конференциях, научных школах и съезде РБО. Наиболее важными из них являются: Международная бриологическая конференция, посвященная 100-летию Р.Н. Шлякова (Апатиты, 2012); всероссийская школа-конференция с участием иностранных ученых «Растительность Байкальского региона и сопредельных территорий» (Улан-Удэ, 2013); научно-практическая школа «Высокопроизводительное секвенирование: получение, анализ данных и их использование в филогенетике» (Москва, 2014); Международная бриологическая конференция, посвященная 100-летию со дня рождения А.Л. Абрамовой (Санкт-Петербург, 2015); Международная конференция, посвященная 45-летию деятельности Совместной Российско-Монгольской комплексной экспедиции РАН и АНМ «Экосистемы Центральной Азии в современных условиях социально-экономического развития» (Улан-Батор, Монголия, 2015); III Всероссийская научная конференция «Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии» (Улан-Удэ, 2016); III Всероссийская конференция с международным участием, посвященная памяти Л.В. Бардунова (1932–2008 гг.) «Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии» (Иркутск, Листвянка, 2022 г.); XV Делегатский съезд РБО и конференция, посвященная 300-летию РАН «Российская ботаника в меняющемся мире» (Санкт-Петербург, 2023); International conference on plant science, dedicated to the 50-th

anniversary of the Botanical Garden and Research Institute, MAS «Life exists in plants» (Ulaanbaatar, Mongolia, 2024), а также на научных семинарах лаборатории флористики и геоботаники ИОЭБ СО РАН, кафедры ботаники БГУ и заседаниях Бурятского отделения РБО.

Декларация личного участия. Автором разработана программа исследований, поставлены цели и задачи, выбраны методы исследования, выполнены полевые и камеральные работы, проведен анализ литературных данных по теме исследования, а также анализ и обобщение полученных данных. Материал, представленный в диссертации, был собран, изучен и проанализирован автором в течение 17 лет (2009–2026 гг). В некоторых случаях работы осуществлялись совместно с коллегами, такие как проведение молекулярно-генетических работ, создание фонда Гербария UUH, электронной базы данных, подготовка и оформление ряда научных статей. Сообщения на научных конференциях и доклады на семинарах по теме диссертации были сделаны автором.

Публикации результатов исследования. По теме диссертации опубликована 41 работа, из них 14 статей в журналах, индексируемых в международных базах *Web of Science* и *Scopus*; 14 статей в печатных изданиях, включенных в «Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук», установленный Высшей аттестационной комиссией при Министерстве науки и высшего образования Российской Федерации; разделы в 2 коллективных монографиях; 11 публикаций в прочих изданиях, а также материалы и тезисы докладов в сборниках трудов конференций.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 419 страницах (том 1), состоит из введения, 6 глав, содержащей 122 иллюстрации и 11 таблиц, заключения, выводов, списка литературы, включающего 346 источников, в том числе 240 – на иностранных языках; сопровождающие материалы вынесены в 4 приложения на 224 страницах (том 2).

Связь работы с плановыми исследованиями и научными программами. Работа отвечает основным направлениям деятельности ИОЭБ СО РАН по проектам «Структура разнообразия растительного покрова и ресурсный потенциал модельных видов растений в Байкальском регионе» (№ гос. регистрации: АААА-А-17-117011810036-3); «Биота наземных экосистем Байкальского региона: состав, структура, эколого-географические особенности (Рег. номер: 121030900138-8). Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 14-04-01420_А «Таксономия, география и репродуктивная стратегия видов рода *Dicranum* Hedw. (Dicranaceae, Bryophyta)» (2014–2016); № 14-04-10118_К «Научный проект проведения бриологической экспедиции на Сахалине и Курильских островах» (2014); частично при поддержке грантов РФФИ № 08-04-98021_р_Сибирь_а «Флора мхов Байкальского региона (Республика Бурятия)»; № 13-04-01427_А «Мхи и печёночники Байкальской Сибири» (2013–2015); № 14-04-01239_А «Сравнительный эколого-географический анализ растительности лиственничных лесов криолитозоны Средней и Восточной Сибири» (2014–2016); № 15-29-02647 офи_м «Интегративная таксономия мхов России» (2015–2018); № 16-04-01156_А «Таксономия и фитогеография мохообразных высокогорных областей юга Восточной Сибири» (2016–2018); № 18-04-00822_А «Бриокомпонент растительного покрова юга Сибири» (2018–2020); и РНФ № 18-14-00121 «Мхи России: филогения, таксономия, биогеография» (2018); № 22-24-20132 «Мхи Тункинского национального парка: состав, структура и таксономия редких видов» (2022–2023).

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность своему научному консультанту О.А. Аненхонову за полезные замечания и содействие на всех этапах работы, М.С. Игнатову и Е.А. Игнатовой за всестороннюю поддержку в исследованиях, Д.В. Горюнову за помощь в освоении молекулярно-генетических методов, О.Д. Дугаровой (Тумуровой) за разностороннюю помощь в работе. Автор выражает признательность О.М. Афониной, Н.К. Бадмаевой, Л.В. Кривобокову, Ю.С. Мамонтову, Д.В. Санданову, И.В. Чернядьевой, Д.Г. Чимитову, В.Э. Федосову, Т.Н. Харпухаевой, Б.Б. Намзалову, Т.Г. Басхаевой и многим другим

замечательным людям за экспедиционные работы и беседы с ними, консультации и добрые отношения с которыми очень ценны. А также автор выражает огромную благодарность всем коллегам по изучению мохообразных и кураторам гербариев за неоценимую помощь в работе с гербарными коллекциями, за пересылку материалов, отзывчивость и доброе отношение: Н.А. Константиновой, О.А. Белкиной (KPABG), Г.Я. Дорошиной-Украинской, Д.А. Потемкину, Е.Ю. Кузьминой, Л.Е. Курбатовой (LE), О.Ю. Писаренко (NSK), А.В. Верхозиной, С.Г. Казановскому, А.А. Киселевой, Н.В. Дударевой, Е.С. Преловской (IRK), А.Г. Безгодову (PERM), Т.И. Коротеевой (SAK), Г.В. Железновой (SYKO), Е.И. Ивановой (SASY), В.А. Бакалину (VBGI), S. Piippo, N. Kamane (H), L. Hedenäs (S), E. Enkhezhargal (UBA), Wen-Zhuan Huang (HTC), W.Z. Ma (KUN) и всем сотрудникам Гербариев MHA и MW.

Большое спасибо моей семье и родным за поддержку и понимание!

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СЕМЕЙСТВА DICRANACEAE

Семейство Dicranaceae как самостоятельный таксон было действительно опубликовано Schimper в 1856 году (Schimper, 1856 (1855)). Им в составе семейства рассматривалось изначально 9 родов, а спустя около 70 лет число родов увеличилось до 48 (Brotherus, 1924), и в последующие годы количество родов достигло 57 (Vitt, 1984), 56 (Crosby et al., 1999). Соответственно возрастало и количество видов в семействе: принадлежащими к Dicranaceae видов рассматривалось максимально до 1040. Большое внимание семейству и, большей частью, отдельным родам уделяли в своих исследованиях с акцентом на морфологические признаки B.H. Allen (1986, 1987a, 1987b, 1988, 1990, 1998a, 1998b, и др.), J.-P. Frahm, 2012; Frahm, Isoviita, 1998; Frahm et al. (1985, 2000a, 2000b; и др.), N. Klazenga (1996, 1999, 2003, 2004, 2006), N. Takaki (1964, 1966, 1968, 1971, 1972, 1973; и др.), C. La Farge-England (1998), C. La Farge (2002a; 2002b; 2002c) и другие. С началом применения в науке молекулярно-генетических методов исследованиям подверглось и семейство Dicranaceae, и было установлено, что как порядок Dicranales, так и семейство Dicranaceae s.l. полифилетичны (Stech, 1999; La Farge et al., 2000; La Farge et al., 2002; Hedderson et al., 2004). В результате проведенных исследований количество родов в семействе сократилось в 2 раза и в современном понимании в семействе Dicranaceae насчитывается от 23 до 25 родов и около 400 видов в зависимости от трактовки их объемов.

С применением молекулярно-генетических методов изучались некоторые роды семейства: *Dicranoloma* (Stech et al., 2006), *Leucoloma* (Gama et al., 2015), *Parisia* (Bell, Hyvönen, 2010), и особенно род *Dicranum* в западной Европе (Lang, Naciri, 2010; Lang et al., 2014a; 2014b; Lang, Stech, 2014; Lang et al., 2015; Kiebacher, Szövényl, 2024; Klink et al., 2025), в России начиная с 2010-х годов (Tubanova et al., 2010; Tubanova, et al., 2016; Tubanova et al., 2018; Tubanova, Dugarova, 2022; Tubanova et al., 2024 и др.) и современные исследования рода в Китае (Huang et al., 2023; Huang et al., 2024a; 2024b; 2024c; 2024d; Huang et al., 2025; Huang et al., 2026).

К настоящему времени установлено, что во флоре мхов России в семействе Dicranaceae представлены 3 рода: *Dicranoloma*, *Paraleucobryum* и *Dicranum* с 46 видами (Тубанова, Игнатова, 2025).

Единственный представитель рода *Dicranoloma* – это *D. cylindrothecium,* известный во флоре мхов России с 2006 г. (Cherdantseva et al., 2006); ранее приводил этот вид Noguchi (1987) для Советского Дальнего Востока без уточнения местонахождения. Род *Dicranoloma* известен своим распространением в субтропических и тропических областях северного полушария и в южном полушарии Земли (Klazenga, 2003). Выделен из рода *Leucoloma* в 1901 г. Renauld, но большинство видов этого рода были описаны изначально как представители рода *Dicranum*. Тип рода – *Dicranoloma platyloma* (Besch.) Renauld.

Морфологические отличия *Dicranoloma* от *Dicranum* долгое время обсуждались бриологами (Takaki, 1966; Tan, Koponen, 1983; Eddy, 1988). Так, например, сомнительным выделение этого рода посчитали Norris и Koponen (1990) и виды рода *Dicranoloma* во флоре мхов полуострова Хуон (Папуа – Новая Гвинея) включили в род *Dicranum*. Некоторую ясность внесла работа Stech et al. (2006). Так, молекулярно-генетический анализ на основе двух маркеров (trnL и ITS1-2) и небольшой выборки видов, позволил им констатировать, что роды *Dicranum* и *Dicranoloma* образуют монофилетические группы (Stech et al., 2006). Количество видов в роде *Dicranoloma* остается дискуссионным, 35–40 видов приводят Stech et al. (2006) по результатам ревизии рода Klazenga (2003), но по данным сайта The Bryophyte Nomenclator во всем мире в этом роде насчитывается 70 видов. Klazenga (1999, 2003) изучал род *Dicranoloma* в Австралии, Новой Зеландии и Малайзии и привел описание 13 видов.

Род *Paraleucobryum* был выделен из рода *Dicranum* в 1904 г. Péterfi. Тип рода – *Paraleucobryum enerve* (Thed.) Loeske. Для мира приводится 3 вида, 1 подвид и одна разновидность, по данным сайта The Bryophyte Nomenclator и очень много синонимов к каждому виду (Frahm, Isoviita, 1988; Müller, Frahm, 1987; Asthana, Sahu, 2020; Allred, Kleinman, 2021). Молекулярно-генетический анализ рода не

публиковался, но по нашим предварительным данным, возможно, род парафилетичен.

Наибольшее количество видов в роде *Dicranum* Hedw. Название рода *Dicranum* происходит от греческого слова «двуглавый» из-за зубцов перистома, расщепленных на две доли. Тип рода – *Dicranum scoparium* Hedw. С момента действительного опубликования названия рода *Dicranum* (Hedwig, 1801) было описано свыше 1800 таксонов, из них около 2/3 таксонов в ранге вида, остальные в качестве разновидностей и подвидов по сведениям с сайта Tropicos (Тубанова, 2016). Нами основное внимание было уделено таксонам видового уровня (Тубанова, 2016). Четыре вида было описано в конце 18 века, 1046 видов описано в течение 19 века, 164 – в 20 веке и 18 видов описано, начиная с 2000 г. За 2 столетия число видов рода *Dicranum* существенно сократилось и в данное время в качестве самостоятельных в мире рассматривается около 108 принятых видов (включая *Orthodicranum*) по данным сайта The Bryophyte Nomenclator, из которых почти половина видов под вопросом (https://www.bryonames.org/nomenclator?group=Dicranum, дата обращения 17.09.2025).

В описании видов за два с лишним столетия приняли участие 175 бриологов. Из них наиболее “плодовитым” в описании новых видов рода *Dicranum* можно назвать Карла Мюллера (Müller, Johann Karl (Carl) August (Friedrich Wilhelm)), описавшего 395 видов, из которых на данный момент 19 являются принятыми видами, 26 признаны нелегитимными, 57 не валидными и 293 названия приняты в качестве синонимов. Автором Species Muscorum Frondosorum (1801) Гедвигом (Hedwig, Johann) был описан 61 вид (5 достоверных видов, 2 не валидных вида и 54 синонима). Большое количество видов описано самостоятельно или в соавторстве Бриделем (Bridel, Samuel Élisée von) – 65 видов, Миттеном (Mitten, William) – 59, Кардо (Cardot, Jules) – 42 и Бротерусом (Brotherus, Viktor Ferdinand) – 41, из которых большинство видов в настоящее время признаны синонимами или являются нелегитимными.

Первоначально род *Dicranum* понимался очень широко, и в него включалось большинство видов, имеющих двувершинные зубцы перистома, и с листьями, имеющими выпуклые клетки углов основания или без них, не зависимо от домности видов. Затем, на основе 358 видов, первоописанных в роде *Dicranum*, было выделено и описано 18 новых родов (Таблица 1.1).

Таблица 1.1 – Новые роды, описанные на основе видов, относимых ранее к роду *Dicranum*

№	Род	Год описания
1	*Campylopus* Brid.	1819
2	*Ceratodon* Brid.	1826
3	*Oncophorus* Brid.	1826
4	*Ptychomitrium* Fürnr.	1829
5	*Leucobryum* Hampe	1839
6	*Garckea* Müll. Hal.	1845
7	*Campylostelium* Bruch & Schimp.	1846
8	*Dicranella* Schimp.	1856
9	*Dichodontium* Schimp.	1856
10	*Microcampylopus* (Müll. Hal.) M. Fleisch.	1904
11	*Paraleucobryum* (Lindb. ex Limpr.) Péterfi	1904
12	*Orthodicranum* (Bruch & Schimp.) Loeske	1910
13	*Kiaeria* I. Hagen	1915
14	*Cheilothela* Lindb. ex Broth.	1921
15	*Chorisodontium* (Mitt.) Broth.	1924
16	*Holodontium* (Mitt.) Broth.	1924
17	*Platyneuron* (Cardot) Broth.	1924
18	*Pseudochorisodontium* (Broth.) C. Gao, Vitt, Fu Xing & T. Cao	1999

Были выделены виды без дифференцированных клеток углов основания листа и однодомные виды, большинство из них в современной систематике мхов относятся к другим семействам (Флора мхов России, 2017; 2025; и др.). Но до сих пор существуют разночтения по роду *Orthodicranum*, который либо признают, либо включают в род *Dicranum*.

В середине 19 века появились две бриологические работы, в которых авторы, достаточно подробно рассматривая род *Dicranum,* разделили его на секции, среди которых впервые упоминается название *Orthodicranum*. Это работы “Bryologia Europaea seu Genera Muscorum Europaeorum” (Bruch et al., 1836–1855) и “Synopsis Muscorum Frondosorum omnium hucusque Cognitorum” (Müller, 1849).

В первой из этих работ подробно описывают в роде *Dicranum* наряду с другими секцию *Orthocarpa* (Bruch et al., 1847), насчитывающую 7 видов (двудомные с прямыми цилиндрическими коробочками), из которых 2 названия ныне признаны нелегитимными (ниже обозначены звездочкой «*») и 2 сведены в синонимы (в скобках указаны принятые названия видов). Это *Dicranum montanum* Hedw., *D. flagellare* Hedw., *D. scottianum* Turn., **D. strictum* Schleich., **D. interruptum* Brid., *D. sauteri* Bruch, Schimp & W. Gümbel (*Paraleucobryum sauteri* (Bruch, Schimp & W. Gümbel) Loeske), *D. longifolium* Hedw. (*Paraleucobryum longifolium* (Ehrh. ex Hedw.) Loeske). В вводной же части в «Конспекте родов и видов…» на странице viii авторами приводятся названия, видимо подродов или секций, в круглых скобках, без описания и какой-либо ссылки на новизну. И в этом списке все вышеперечисленные виды объединены под названием (*Orthodicranum)*.

Во второй работе Müller (1849) в роде *Dicranum* выделил секцию *Orthodicranum*. Он в эту секцию включил гораздо больше видов – 19. Это «двудомные или однодомные виды, которые имеют дерновинку и листья как у *Oncophorus* (Brid.) Brid., и прямую цилиндрическую коробочку». Из его списка в современной таксономии только 3 вида по-прежнему относятся к роду *Dicranum*, 3 названия из оставшихся признаны нелегитимными и 13 признаны синонимами видов в других родах: *Dicranum flagellare*, *D. montanum*, *D. scottianum*, **D. interruptum* Brid., **D. strictum* Schleich. ex D. Mohr, **D. fragile* Hook. (*Dicranoloma fragile* Broth.), *D. fulvellum* (Dicks.) Sm. (*Arctoa fulvella* (Dicks.) Bruch & Schimp.), *D. hyperboreum* (Gunnerus ex With.) Sm. (*Arctoa hyperborea* (Gunnerus ex With.) Bruch & Schimp.), *D. longisetum* Hook. (*Atractylocarpus longisetus* (Hook.) E.B. Bartram), *D. reflexum* Müll. Hal. (*Dicranoloma reflexum* (Müll. Hal) Renauld, *D. acropus* Kunze ex Müll. Hal. (*Chorisodontium aciphyllum* (Hook. f. & Wilson) Broth., *D. longifolium* Ehrh.

ex Hedw (*Paraleucobryum longifolium* (Ehrh. ex Hedw.) Loeske), *D. sauteri* Bruch, Schimp & W. Gümbel (*Paraleucobryum sauteri* (Bruch, Schimp & W. Gümbel) Loeske), *D. brevisetum* Brid. (*Leucoloma bifidum* (Brid.) Brid.), *D. macrodon* Hook. (*Leucoloma macrodon* (Hook.) A. Jaeger), *D. aciphyllum* Hook. f. & Wilson (*Platyneuron laticostatum* (Cardot) Broth.), *D. speciosum* Hook. & Wilson (*Chorisodontium speciosum* (Hook. & Wilson) Broth.), *D. blumii* Nees (*Dicranoloma blumii* (Nees) Paris), *D. reflexifolium* Müll. Hal. (*Dicranoloma reflexum* (Müll. Hal.) Renauld).

K. Müller в свое время стал автором и соавтором более 10 тысяч названий мхов и сосудистых растений и он, видимо, довольно широко принимал статус родов, некоторых видов и был подвергнут критике со стороны L. Loeske (1910).

Ссылаясь именно на эту публикацию K. Müller(-a) (1849), L. Loeske в своей работе “Studien zur Vergleichenden Morphologie und Phylogenetischen Systematik der Laubmoose” (1910) кратко написал, что “новый род *Orthodicranum”* ближе к роду *Cynodontium*. Он включил в *Orthodicranum* два европейских вида – это *O. montanum* и *O. flagellare*, отмечая, что эти виды тесно связаны с *D. elongatum* с одной стороны и *D. congestum* Brid. с другой. При этом, L. Loeske считал, что не только прямая коробочка должна иметь решающее значение для выделения нового рода и что выделение этого рода возможно временное, но дальнейшие пояснения по этому поводу им не приведены. Несмотря на то, что он ссылается на работу K. Müller, признано, что приоритет в авторстве названия рода *Orthodicranum* принадлежит предшествовавшей работе Bruch et al. (1947). Loeske не включил в этот род другой европейский вид – *D. scottianum*, как это сделали предыдущие авторы, но и не привел никаких комментариев по этому поводу.

Вслед за L. Loeske, в течение 20-го века род *Orthodicranum* был дополнен еще 9 видами: *O. hakkodense* (Cardot) Broth., *O. hamulosum* (Mitt.) Broth., *O. rhabdocarpum* (Sull.) Holz., *O. fulvum* (Hook.) G. Roth, *O. scottianum* (Turner ex R. Scott) G. Roth, *O. viride* (Sull. & Lesq.) G. Roth, *O. fragilifolium* (Lindb.) Podp., *O. mayrii* (Broth.) Smirnova, *O. tauricum* (Sapjegin) Smirnova (Brotherus, 1923, 1924; Holzinger, 1925; Loeske, 1929; Casares-Gil, 1932; Podpěra, 1954; Смирнова, 1970).

Таким образом, на сайте Tropicos можно найти названия 11 видов, относимых к роду *Orthodicranum.*

Вопрос о том, следует ли признавать этот род обсуждается уже много лет. Так, например, W. Peterson (1979) считал, что по 6 признакам необходимо выделить *Orthodicranum:* 1) коробочки прямые, 2) коробочки гладкие, 3) 1-слойные клетки углов основания листа, 4) относительно узкие зубцы перистома, 5) флагеллы, 6) б. м. специфическое местообитание (камни, древесина), и признает в роде 5 видов: *O. flagellare, O. montanum, O. fulvum, O. viride, O. strictum* (*O. tauricum*). Если рассматривать все 6 признаков, то из вышеперечисленных 11 видов, только 3 вида соответствуют им. Остальные имеют по 1 и несколько из шести признаков. На наш взгляд, вероятно, в будущем этот род все-таки будет выделен и признан.

В «Каталоге мхов Польши» род *Ortodicranum* рассматривается самостоятельно, и в него включены 3 вида: *O. flagellare, O. montanum, O. tauricum* (Ochyra et al, 2003). Во флоре мхов Монголии род *Orthodicranum* принят с двумя видами *O. flagellare* и *O. montanum* (Цэгмэд, 2010). Самостоятельность рода была признана (до последнего времени) во флоре мхов Китая, куда были включены только 2 вида: *Orthodicranum flagellare* и *O. montanum,* а *O. mayrii* и другие виды, включаемые в род *Orthodicranum,* рассматривались в роде *Dicranum* (Gao et al., 1999). В новом списке видов рода *Dicranum* Китая (Huang et al., 2024a) виды рода *Orthodicranum* включены в род *Dicranum*.

Во флорах мхов Северной Америки, Центральной Америки, Европы (в частности Швеции), России и Японии, виды, относимые к *Orthodicranum,* включены в род *Dicranum* (Noguchi, 1987; Allen, 1994; Hedenäs, Bisang, 2004; Hallingbäck et al., 2006; Ignatov et al., 2006; Ireland, 2007).

Далее, 282 вида рода *Dicranum* приняты в качестве синонимов видов в 51 роде: *Acroporium* Mitt., *Anisothecium* Mitt., *Aongstroemia* Bruch & Schimp., *Arctoa* Bruch & Schimp., *Atractylocarpus* Mitt., *Barbula* Hedw., *Blindia* Bruch & Schimp., *Braunfelsia* Paris, *Breutelia* (Bruch & Schimp.) Schimp., *Bryohumbertia* P. de la Varde & Thér., *Bryum* Hedw., *Calymperes* Sw. ex F. Weber, *Camptodontium* Dusén, *Campylopodiella* Cardot, *Campylopodium* (Müll. Hal.) Besch., *Cecalyphum* P. Beauv.,

Cnestrum I. Hagen, *Cryptodicranum* E.B. Bartram, *Cynodontium* Bruch & Schimp., *Dicranodontium* Bruch & Schimp., *Dicranoloma* (Renauld) Renauld, *Dicranoweisia* Lindb. ex Milde, *Ditrichum* Hampe, *Dryptodon* Brid., *Eucladium* Bruch & Schimp., *Fissidens* Hedw., *Grimmia* Hedw., *Holomitrium* Brid., *Hydrogonium* (Müll. Hal.) A. Jaeger, *Leptodontium* (Müll. Hal.) Hampe ex Lindb., *Leucodon* Schwägr., *Leucoloma* Brid., *Microdus* Schimp. ex Besch., *Oreoweisia* (Bruch & Schimp.) De Not., *Phyllodrepanium* Crosby, *Pilopogon* Brid., *Racomitrium* Brid., *Schistidium* Bruch & Schimp., *Sclerodontium* Schwägr., *Sphaerothecium* Hampe, *Stegonia* Venturi, *Symblepharis* Mont., *Syrrhopodon* Schwägr., *Timmiella* (De Not.) Limpr., *Tortella* (Lindb.) Limpr., *Trematodon* Michx., *Trichodon* Schimp., *Trichostomum* Bruch, *Tridontium* Hook. f., *Weissia* Hedw., *Zygodon* Hook. & Taylor.

Таким образом, на данный момент известно около 640 названий видов *Dicranum*, являющихся синонимами видов из других родов.

Названия 216 таксонов видового ранга признаны не валидными. При этом они цитируются в литературе как синонимы, либо приведены без валидного описания. Нелегитимных названий видов – 116, и большая часть нелегитимных видов являются омонимами (homonym).

По разным причинам под вопросом нами оставлены много названий видов рода *Dicranum* (около 150), которые требуют изучения типового материала. Скорее всего они не являются видами этого рода, но и не совсем понятно к каким родам относятся. Например, *D. semperi* Hampe ранее был принят в качестве существующего вида, но Klazenga при ревизии рода *Dicranoloma* (Renauld) Renauld пришел к выводу, что тип этого вида принадлежит к роду *Leucoloma* Brid., однако каких либо уточнений видового названия не привел (Klazenga, 1999). Название другого вида, *D. morenoi* Müll. Hal. стало базионимом *Campylopus morenoi* (Müll. Hal.) Paris, но Frahm (1999) не поддержал эту идею. По данным сайта Tropicos 2 вида – *D. seligeri* Brid. и *D. homannii* Boeck – были рассмотрены в качестве разновидностей существующих видов других родов, но эти комбинации нелегитимные, а сами виды не признаны. 11 видов, которые описаны первоначально как *Dicranum*, впоследствии разными авторами были пересмотрены

как виды других родов, но никакой из этих видов не признан в качестве самостоятельного таксона. Так, например, *D. angustinerve* Mitt. в разное время рассматривался как *Dicranoloma angustinerve* (Mitt.) Paris и *Leucoloma angustinerve* (Mitt.) Broth. Или, например, не признанный вид *D. debile* Hook. & Wilson стал базионимом 4-х не признанных видов: *Aongstroemia debilis* (Hook. & Wilson) Müll. Hal., *Cynodontium debile* (Hook. & Wilson) A. Jaeger, *Dicranella debilis* (Hook. & Wilson) Lesq. & James, *Microdus debilis* (Hook. & Wilson) Besch. Еще 11 видов были переведены в другие роды в качестве самостоятельных видов, либо в статусе разновидности существующих видов, но также не были приняты. Например, *D. stellatum* Brid., описанный в 1819 г., переводился в 3 разных рода различными авторами: *Didymodon stellatus* (Brid.) Besch., *Trichostomum stellatum* (Brid.) Müll. Hal., *Leptodontium stellatum* (Brid.) Renauld, а также в качестве подвида *Leptodontium longicaule* subsp. *stellatum* (Brid.) J.L. De Sloover. Таким же образом, никакой из этих 3 видов не были приняты. Названия 13 различных видов стали базионимами для названий видов рода *Dicranum*, но все они также не были признаны в качестве существующих таксонов. Приведем один из самых коротких и простых примеров, это *D. conglomeratum* (Brid.) Wallr., который был изначально описан как *Oncophorus conglomeratus* Brid. Этот базионим стал основанием для описания подвида *D. undulatum* subsp. *conglomeratum* (Brid.) Hampe, который оказался не легитимным. И так далее. Поскольку, нет другой информации об этих видах и типы не изучены, они оставлены нами под знаком вопроса.

Семейство Dicranaceae было обработано норвежским бриологом Hagen, Ingebrigt Severin (1915) “Forarbejder tile n norsk løvmosflora. XX. Dicranaceae” и опубликовано в журнале “Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter”. Что касается рода *Dicranum*, Hagen описал новый род *Scytalina*, куда включил два вида *D. montanum* и *D. flagellare*, что было синонимично ранее описанному роду *Orthodicranum*, и новую секцию *Elongata* в роде *Dicranum*, куда включил 4 вида.

Одна из наиболее ранних монографических обработок рода *Dicranum* проводилась в Японии N. Takaki и им приняты 20 видов (Takaki, 1964; Noguchi, 1987). В свое время K. Sakurai (автор 569 таксонов) описал для Японии 15 новых

видов *Dicranum*, которые впоследствии Takaki (1964) свел в синонимы существующих видов. Протологи описанных K. Sakurai видов на японском языке, что создает некоторые трудности, дают мало информации, и при этом не были учтены современные таксономически важные признаки. Поэтому необходимо изучить типы видов, прежде чем принять их синонимизацию. Например, K. Sakurai в 1938 г. с острова Сахалин был описан *D. pseudo-bergerii*, сведенный в 1962 году в синонимы сначала к *D. bergerii,* а затем к *D. undulatum*. Молекулярно-генетический анализ сахалинского образца *D. undulatum,* проведенный нами, показал сходство по основным заменам ITS1-2 с некоторыми азиатскими образцами этого вида, и в конечном итоге, на предварительном филогенетическом древе они образуют сестринскую кладу к европейским образцам *D. undulatum*. Также дальневосточные образцы *D. majus* не совсем однотипны по морфологии с европейскими образцами и совершенно идентичны по хлоропластным маркерам (trnL-F, rps4) и рибосомальному маркеру (ITS1-2), но имеют замену в одном месте по митохондриальному маркеру (nad5), который в принципе не отличается особой вариабельностью для видов рода. Подобная информация получена нами и по *D. hamulosum*. Таким образом, требуются дополнительные исследования, связанные большей частью с изучением типов видов, сведенных в синонимы и молекулярно-генетическим анализом образцов рода из стран Азии. Это *Dicranum curvipes* Sak., *D. yakushimense* Sak., *D. rigidifolium* Sak. и их разновидности, а также *D. takakii* Sak., (Нагоя, университет), *Holomitrium nodosum* Dix. et Sak, *D. pseudo-bergeri* Dix. et Sak., *D. naganoi* Sak. (Токио, Муниципальный университет), *D. leiodontium* Card., *D. perindutum* Cardot, *D. fauriei* Broth & Paris, *D. japonicum* var. *aomoriense Besch.* (Киото, университет), *D. majus* var. *brevinerve* Ihsiba (Цукуба, Национальный музей Природы и науки).

В Северной Америке таксономические исследования рода *Dicranum* проводились Peterson (1977, 1979). Им пересмотрены роды *Dicranum* и *Orthodicranum* к северу от Мексики, при этом в роде *Dicranum* признан 21 вид и 1 разновидность, а в *Orthodicranum* – 5 видов (*O. flagellare*, *O. montanum*, *O. fulvum*, *O. viride*, *O. strictum*). Шесть таксонов (*D. condensatum*, *D. ontariense*, *D.*

pallidisetum, *D. sulcatum*, *D. rhabdocarpum* и *D. brevifotium* var. *bistratosum*) считаются эндемичными для Северной Америки. *Dicranum brevifolium* var. *bistratosum* описан как новый, а *D. amannii* признан новым для флоры Северной Америки. Внесено несколько изменений в номенклатуру: *Dicranum ontariense* Peterson – правильное название эндемичного таксона, ранее называвшегося *D. drummondii* C. Mull.; *Dicranum condensatum* Hedw. является правильным названием для образцов, называемых *D. sabuletorum* Ren. & Card.; *Dicranum amannii* Peterson предложено вместо нелегитимного названия *D. latifolium* Amann; автором *Orthodicranum strictum* является Culmann, а не Schleicher; автором *Dicranum majus* является Smith, а не Turner; и название *D. sulcatum* Kindb. относится к секции *Fuscescentiformia*, виды которой имеют длинно выбегающую жилку и растут на гнилой древесине и живых деревьях в хвойных лесах западного побережья Северной Америки. Для всех таксонов представлены описания, экологические данные, карты распространения, рисунки и краткие описания отличительных признаков. Кроме того, каждый таксон типизирован, приведен список синонимов и представлен ключ для определения. По морфологическим, фитогеографическим, экологическим и цитологическим данным выделено два рода – *Orthodicranum* и *Dicranum*, причем последний подразделяется на пять секций: *Dicranum*, *Fuscescentiformia*, *Elongata*, *Spuria* и *Muehlenbeckia* (описана впервые).

Исследование видов рода *Dicranum*, распространенных в Онтарио и Квебеке (Канада) было опубликовано Bellolio-Trucco, Ireland (1990), которыми подробно описаны и проиллюстрированы 21 вид и 2 разновидности. Все виды сгруппированы в секции, следуя Nyholm (1986). *Dicranum angustum* рассмотрен в качестве синонима *D. spadiceum*, на основе изучения типовых образцов этих видов, и *D. flexicaule* принят как разновидность *D. fuscescens*. По всей видимости был пропущен довольно важный признак, различающий эти виды, как наличие вентрального эпидермиса на жилке, поскольку на изученном нами типовом образце *D. angustum* вентральный эпидермис отсутствует. А также, дополнена секция *Spuria* американскими видами *D. ontariense* Peterson и *D. condensatum* Hedw.

В основном же род *Dicranum* рассматривался в различных Флорах мхов в Северной Америке. Так, в книге E. Lawton «Moss Flora of the Pacific Northwest» (1971) род *Dicranum* обработал R.R. Ireland. Он приводит 18 видов рода в основном широко распространенных и два эндемичных североамериканских вида: *D. rhabdocarpum* Sull. и *D. howellii* Ren. & Card. Для флоры мхов приморского региона Канады Ireland (1982) приводит 14 видов. Он же во «Флоре мхов Мексики» приводит 4 вида *Dicranum* (Ireland, 1994). Для северо-восточного штата Мэн (Maine, USA) B.H. Allen приводит 5 видов *Orthodicranum,* вслед за Peterson (1979) и 13 видов *Dicranum* (Allen, 1998a, 1998b). В современной флоре мхов Северной Америки приводится 26 видов рода *Dicranum* Ireland Jr. (http://beta.floranorthamerica.org/Dicranum). Но по некоторым достаточно «хорошим» видам до сих пор существуют разночтения. Например, *D. angustum* и *D. laevidens* приводятся качестве синонима к *D. spadiceum*, а *D. flexicaule* принят в качестве разновидности *D. fuscescens*.

В Западной Европе род *Dicranum* рассматривается в основном во «Флорах» стран или определенных регионов (Limpricht, 1890; Jensen, 1939; Smith, 1978; 2004; Frahm, Frey, 1992; Hallingbäck et al., 2006; Flora Briofítica Iberíca, 2015; Warnstorf, 1906; и т.д.). В одном из наиболее популярных в России в прошлом веке определителе мхов Феноскандии Nyholm (1986) приводит 25 видов в их современном понимании, с разбивкой по секциям, кроме *Dicranum affine* Funck, который сейчас принят как *D. undulatum*. По названию *D. undulatum* существует мнение, что его необходимо отнести к отвергаемым, поскольку это название в течение длительного времени применялось к современному *D. polysetum* (Märtensson, 1956; Шляков, 1968; Ochyra, 1984; Игнатов, Игнатова, 2003).

Обобщающий ключ для определения видов рода *Dicranum* написан для Западной Европы. В нем рассмотрено 29 видов, приведена краткая сравнительная характеристика и некоторые особенности видов (Hedenäs, Bisang, 2004). Включены новые виды, описанные в последние годы из Западной Европы – *D. dispersum*, *D. crassifolium* и *D. transsylvanicum* (Sérgio at al., 1995; Engelmark, 1999; Lüth, 2002).

Одна из самых ранних работ в России, где обработан род *Dicranum,* принадлежит В. Ф. Бротерусу в 13-ом выпуске многотомного издания «Флора Азиатской России» (1918). Он рассматривает род *Dicranum* в широком смысле, в пределах которого рассматривались в качестве подродов современные роды *Arctoa*, *Paraleucobryum*, а *Orthodicranum* в качестве секции. В подроде *Dicranum* им приводится 19 видов с морфологическим описанием и указанием распространения в Сибири и на Дальнем Востоке России. Из них *D. arcticum* Schimp. в настоящее время является синонимом *Arctoa glacialis* (Berggr.) Fedosov, Jan Kučera & M. Stech, а два вида – *D. tundrae* Lindb. et Arn. и *D. atratum* Geh. – синонимами *D. elongatum*.

Особое внимание на род *Dicranum* обратил в свое время известный гепатиколог Роман Николаевич Шляков (1951), который подробно рассмотрел морфологические признаки 5-ти близких видов рода: *Dicranum fuscescens*, *D. flexicaule* (*congestum*), *D. brevifolium*, *D. muehlenbeckii*, *D. spadiceum,* разработав подробный ключ для определения этих видов. Им приведены новые морфологические признаки, которые ранее не использовались в определительных ключах, например, «клетки выше быстро переходят в укороченные», а также описана разновидность *D. spadiceum* var. *subscabrifolium* Schljak., которая нами была подробно изучена с применением молекулярно-генетических методов и не нашла подтверждения (Ignatova et al., 2015). Шляков Р.Н. также подробно рассмотрел номенклатуру 3-х видов – это *D. brevifolium*, *D. drummondii* и *D. undulatum* (Шляков, 1968). Название последнего вида он считал сомнительным и предлагал принять название *D. affine* за авторством Funck, Heinrich Christian.

В «Определителе мхов Арктики СССР» рассмотрены два рода: *Orthodicranum* (1 вид) и *Dicranum* (15 видов и 1 разновидность). *Dicranum brevifolium* приводится как разновидность *D. muehlenbeckii*, а в остальном это широко распространенные виды с б. м. подробным описанием морфологии, частично с рисунками, указанием экологии и распространения (Абрамова и др., 1961). В кратком определителе лишайников и мхов севера Европейской части СССР (Домбровская, Шляков, 1967) приводится 20 видов, относящихся к роду *Dicranum* в современном понимании, с ключом и рисунками, но без описания

видов. Л.В. Бардунов в «Определителе мхов Центральной Сибири» (1969) приводит ключ для определения и описания 2 видов рода *Orthodicranum* и 13 видов *Dicranum*, с указанием их экологии и распространения в регионе. Довольно развернуто, подробно, с указанием разновидностей, форм и подвидов, экологии и распространения на большом фактическом материале охарактеризованы роды *Dicranum* (21 вид) и *Orthodicranum* (5 видов) в «Определителе листостебельных мхов СССР» (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970).

В «Списке флоры мхов территории бывшего СССР» (Ignatov et al., 1992), основываясь на вышеперечисленных работах, приводится 21 вид рода *Dicranum* и 5 видов *Orthodicranum*, таким образом было сохранено подразделение на 2 рода. Но через 10 лет виды рода *Orthodicranum* были включены в *Dicranum* (Игнатов, Игнатова, 2003) и во «Флоре мхов средней части Европейской России» авторами приводится 21 вид рода *Dicranum* с подробным описанием их морфологии и с замечательными рисунками.

В начале 2000-х гг. Е.А. Игнатовой (2005) было уделено внимание трубчатолистным видам рода *Dicranum* и ею была проведена ревизия образцов в гербариях LE, MHA, MW, SASY, IRK, H-SOL, уточнено распространение видов в России. В дальнейшем, многие вопросы, рассматриваемые в этой статье, были изучены нами с применением молекулярно-генетических методов (Ignatova et al., 2015; Tubanova et al., 2016).

Т. Н. Отнюкова внесла большой вклад в изучение рода *Dicranum* в России. В 2000 г. ею был описан новый вид *D. orientale*, который впоследствии был сведен в синонимы к *D. dispersum,* описанным на год ранее (Engelmark, 1999; Otnyukova, 2000; Otnyukova, Ochyra, 2003). Впервые для флоры мхов России с Дальнего Востока она привела новый вид *D. nipponense* (Otnyukova, 2001). Т.Н. Отнюкова (Otnyukova, 2007) описала новый вид *D. pseudacutifolium* из Красноярского края, ею было проведено сравнение с близкими видами, но впоследствии изучение молекулярно-генетическими методами типового образца показало принадлежность его к *D. flexicaule* и вид был сведен в синонимы к нему (Tubanova et al., 2010).

Применение молекулярно-генетических методов, которые имеют большое значение для таксономических исследований мхов, привнесло новые результаты в изучение рода *Dicranum*. Так, одной из первых работ в России в этом направлении была статья Е.А. Игнатовой и В.Э. Федосова (Ignatova, Fedosov, 2008), посвященная исследованию ломколистных видов рода в России. Ими был описан новый для науки вид *D. pacificum* с Дальнего Востока и восстановлен видовой статус *D. hakkodense*, который ранее сводили в синонимы к *D. viride*.

Впервые для флоры мхов России был отмечен *Dicranum setifolium* с острова Кунашир (Bakalin et al., 2009).

Таким образом, к моменту начала наших исследований рода *Dicranum* было известно 33 вида в России.

В начале 2000-х были проведены молекулярно-генетические исследования рода *Dicranum* во Франции, но данные так и не были опубликованы. Параллельно в середине десятых годов нашего столетия были проведены молекулярно-генетические исследования видов рода *Dicranum* из Западной Европы, результаты которых опубликованы (Швейцария, Голландия). Так, для популяционного генетического анализа *Dicranum scoparium* были разработаны праймеры для 4 хлоропластных локусов (rps19-rpl2, rpoB, trnT-rps4, trnH-psbADic), которые были протестированы дополнительно еще на 22 мхах и печеночниках и 3 видах папоротников (Lang, Naciri, 2010). Эти праймеры использовались при ДНК штрихкодировании арктических видов мхов на примере рода *Dicranum* в качестве потенциальных штрихкод-маркеров с дополнительными 2 маркерами (trnL-trnF и nrITS1-5.8-ITS2) (Lang et al., 2014b). Далее, A. Lang и M. Stech (2014) рассматривают комплекс видов *D. scoparium* на основе анализа этих же маркеров и в результате выполненной молекулярно-филогенетической реконструкции ими предполагается тесная связь между видами *D. bonjeanii, D. howellii, D. nipponense, D. japonicum, D. lorifolium* и *D. scoparium*, которые отделяются от комплекса *D. majus* и *D. polysetum*, а также *D. fuscescens* и *D. spadiceum* (бывшие разновидности *D. scoparium*); кроме того, эти авторы приводят новый вид для флоры мхов России – *D. lorifolium* Mitt. со знаком вопроса. Была опубликована реконструкция

филогении европейских видов (27 из 30) рода *Dicranum*, на основе тех же 6-ти молекулярных маркеров (Lang et al., 2015). Далее, было проведено дополнительное исследование описанных нами видов *Dicranum septentrionale* и *D. bardunovii* (Tubanova et al., 2010; Tubanova, Ignatova, 2011) с применением дополнительных 5 хлоропластных маркеров, которые повысили статистические поддержки этих видов на филогенетическом дереве, и позволили выявить новые местонахождения *D. septentrionale* в Западной Европе (Lang et al., 2014b). Последний – полускрытый вид, который вызывает много вопросов и его исследования продолжаются. Так, проведен анализ молекулярно-генетических последовательностей, морфологических признаков и экологии *D. septentrionale* и близкого вида *D. brevifolium* для образцов из Альп в Австрии (Kiebacher, Szövényl, 2024).

В последние годы активно проводятся молекулярно-генетические исследования рода *Dicranum* в Китае. Так, опубликованы 3 новых вида: *D. hengduanensis* W.Z. Huang & R.L. Zhu, *D. shennongjiaense* W.Z. Huang & R.L. Zhu по результатам молекулярно-генетических исследований и *D. annapurnaense* W.Z. Huang, T.X. Zheng & Y. Huan Wu по результатам морфологических исследований образцов японских исследователей (Huang et al., 2023; Huang et al., 2024b; 2024c; 2024d). Приводится новый синопсис видов рода для Китая (Huang et al., 2024a), включающий 39 видов, и опубликован новый вид с ломкими листьями – *Dicranum motuoense* W.Z. Huang, Tubanova & Y. Huan Wu на основе интегративного подхода (Huang et al., 2025).

Во флоре мхов Монголии ранее приводилось 18 видов рода *Dicranum* (Цэгмэд, 2010) и нами добавлены 4 новых вида (Ignatova et al., 2015; Tubanova et al., 2024; Ellis et al., 2025).

За последние два десятилетия, публикуются результаты исследований по отдельным видам рода *Dicranum*. Например, нередко проводятся исследования по распространению и экологии краснокнижного вида *D. viride* в Польше (Stebel et al., 2011; 2018), на Южном Урале в России (Baisheva et al., 2013), в Пиренеях в Испании (Infante et al., 2012) и т.д. В Чехии были впервые зарегистрированы спорофиты *D. tauricum* в трех популяциях (Skoupá et al., 2016), приводятся данные о

распространении этого вида в Венгрии (Németh, 2009; Szűcs et al., 2013) и в Центральной и Восточной Европе (Stebel et al., 2012). Исследована ломкость листьев 4-х ломколистных видов рода (Donskov, 2011). Проведен обзор полового диморфизма у видов рода *Dicranum* (Pichonet, Gradstein, 2012). Описана новая разновидность *D. indicum* var. *lancifolia* (Subramanian, 2016). Типизирован *D. scottianum*, с которым синонимизировали близкий вид *D. canariense* (Price et al., 2019). Проведены исследования *D. undulatum* на юге Британии, сократившего свой ареал из-за разрушения торфяников (Callaghan, 2020). Первое местонахождение в Азии (Турция) приводится для *D. transsylvanicum*, недавно описанного из Европы вида (Lüth, 2002; Erata, 2022). Достоверно типизированы: североамериканский эндемик *D. howellii* на основе одного из двух возможных образцов типа в коллекции Renauld в гербарии PC (Price, Maier, 2013) и *D. lorifolium* из коллекции N. Wallich, находящейся в гербарии NY (Long, 2022). На образцах из Швеции исследованы два вида – *D. scoparium* и *D. bonjeanii*, на предмет гибридизации между ними с использованием однонуклеотидного полиморфизма (SNP маркер) (Klink et al., 2025). Этот список примеров исследований видов рода *Dicranum* не является исчерпывающим и может быть продолжен.

Кроме того, в бриофлористических работах род *Dicranum* приводится в списках видов мхов (Афонина, 2004; Афонина и др., 2017; Баишева и др., 2015; Бакалин и др., 2012; Бардунов, 1965; Бардунов, 1974; Бардунов, Черданцева, 1982; Безгодов, 2002; Белкина и др., 1991; Васильев, Зубарева, 2014; Дугарова и др. 2022; Дьяченко, 1997; Железнова, 1994; Иванова, 2001; Иванова и др., 2005; Казановский, 1991; Кузьмина, 1995; Курбатова и др., 1999; Писаренко, 2007; Писаренко, Ножинков, 2023; Попова, 2002; Тубанова, 1999; Тубанова, 2002; Тубанова, 2004; Тубанова, 2008; Чернядьева, 2002; Afonina et al., 2018; Bakalin et al., 2009; Czernyadjeva et al., 2023; Fedosov, 2010; Fedosov et al., 2012, 2022; Ignatov et al., 2010; Lapshina et al., 2020; Pisarenko, 2004; Tubanova et al., 2007; и многие др.).

Таким образом, нами кратко рассмотрены основные моменты истории изучения семейства Dicranaceae в России и в мире. Только один представитель рода *Dicranoloma* известен во флоре мхов России – *D. cylindrothecium*, в мире

представители рода распространены в широтах с теплым и влажным климатом. Два вида рода *Paraleucobryum* (*P. enerve, P. longifolium*) довольно широко распространены в России, а третий вид – *P. sauteri* встречается в ее европейской части. Основываясь на данных из различных мировых определителей мхов, мирового списка мхов и таксономических обработок рода, в качестве самостоятельных видов рода *Dicranum* рассматривается 101–110 таксонов, с различной степенью изученности и только около половины из них подвергались молекулярно-генетическому анализу.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалами для изучения семейства Dicranaceae в России послужили: 1) Обширные коллекции, хранящиеся в Гербариях: H, IRK, KRF, KPABG, LE, MHA, MW, NSK, PC, PERM, S, SAK, SASY, UBA, UUH, VGBI, собранные специалистами бриологами, ботаниками, любителями натуралистами на всей территории России и внесенные в различные базы данных; 2) Образцы, собранные автором в ходе экспедиционных работ с 1994 по 2023 годы в Республике Бурятия, в Еврейском автономном округе, в Сахалинской, Иркутской и Мурманской областях, в Приморском крае, т.е. на северо-западе, в центральной части и юге-востоке России. Образцы хранятся в Гербарии ИОЭБ СО РАН (UUH), дублеты в БИН им. В.Л. Комарова РАН (LE) и ГБС им. Н.В. Цицина РАН (MHA); 3) Сомнительные образцы или их дублеты, собранные специалистами-бриологами, либо не определенные и не включенные в гербарные фонды и базы данных, либо сомнительные и требующие подтверждения, например из Магаданской, Сахалинской, Кемеровской областей, Амурского, Камчатского, Приморского и Хабаровского краев, Чукотского, Ямало-Ненецкого и Ханты-Мансийского Автономных округов, Республик Тыва и Алтай, и т.д.; 4) Образцы из геоботанических описаний, выполненных на территориях Красноярского края, Иркутской и Амурской областей, Республики Бурятия, собранные геоботаниками О.А. Аненхоновым, Л.В. Кривобоковым, Д.В. Сандановым, В.В. Чепиногой, Д.Г. Чимитовым и др. Образцы и дублеты хранятся в гербариях UUH, NSK, VGBI, SAK, IRKU.

Таким образом, исследование видов семейства Dicranaceae основано на изучении образцов с большей части территории России, как широтном, так и долготном отношении. Изучены свыше 5000 образцов, часть которых учтены и записаны в базах данных. Также изучены типовые образцы ранее описанных таксонов из гербариев (LE, MHA, H, S, PC, NICH, KUN, IFP): *Dicranum bergerii* var. *acutifolium*, *D. angustum, D. cylindricum, D. delavayi, D. fragilifolium, D. japonicum, D. hamulosum, D. handelii, D. himalayanum, D. gymnostomoides, D. mayrii, D. orientale, D. orthophyllum, D. pacificum, D. papillidens, D. perfalcatum, D. setifolium,*

D. spadiceum var. *spadiceum, D. spadiceum* var. *subscabrifolium, D. shimadae, D. subsetifolium, D. subviride, D. subintegrum, D. transsylvanicum, D. yezomontanum*.

Для проведения исследований нами использованы классические и современные методы: 1) маршрутный – основной метод сбора и гербаризации мхов; 2) анатомо-морфологический; 3) молекулярно-генетический; 4) аналитические, статистические методы обработки данных. В основном это уже стандартные методы работы по мхам, описанные в различных определителях и методиках (Абрамова и др., 1961; Бардунов, 1969; Игнатов, Игнатова, 2003; Фризен, 2007; Антонов, 2006; и др.).

Сбор материала проводился традиционным *маршрутным* методом в ходе экспедиционных исследований, являющимся наиболее результативным в отношении количества изученных экотопов и собранного нового материала; при этом производилось краткое описание мест обитания и макросъемка объектов при помощи цифровой фотокамеры; определение координат и абсолютных высот в местах сбора образцов с помощью GPS-навигаторов в последние десятилетия; привязка координат точек сбора к цифровым картам. Основные методы сбора и гербаризации мхов классические – образцы собираются, сушатся и затем раскладываются в стандартизированные гербарные пакеты, которые сопровождались полной этикеткой с указанием координат и абсолютной высоты по данным GPS-навигаторов.

В результате начатых нами в 1994 г. бриологических исследований был создан и продолжает развиваться Бриологический отдел Гербария Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (UUH), кроме того, определенные и оформленные образцы пополнили фонды Бриологических гербариев LE, IRK, MHA, MW.

Камеральное изучение мхов проводилось традиционным *анатомо-морфологическим* методом с использованием микроскопической техники, которая имеется в Лаборатории флористики и геоботаники Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (ИОЭБ СО РАН) (Axiostar plus, стереомикроскоп МБС-10), в ЦКП ИОЭБ СО РАН (сканирующий электронный

микроскоп Hitachi Oxford Deben TM-1000 Tabletop SEM, стереомикроскоп CarlZeiss Stemi 2000-C), в гербарии Лаборатории лихенологии и бриологии БИН им. В.Л. Комарова РАН и в ЦКП ГБС им. Н.В. Цицина РАН. При анализе привлекались все доступные определители, статьи с описаниями новых видов и монографические обработки в печатном виде, как отечественных авторов (Абрамова и др., 1961; Абрамов, Волкова, 1998; Бардунов, 1969; Мельничук, 1970; Мульдияров, 1990; Савич-Любицкая, Смирнова, 1970; Игнатов, Игнатова, 2003; Игнатова и др., 2011), так и зарубежных (Allen, 1994, 1998a, 1998b; Bellolio-Trucco, Ireland, 1990; Brown, 1897; Cardot, 1907; Crum, 1983; Frahm, Frey, 1992; Budy, 1830; Gao, 1994; Gao et al., 1999; Gradstein et al., 2001; Hedenäs, Bisang, 2004; Ireland, 1971, 1982, 1994; Kremer, Muhle, 1991; Magill, 1981; Noguchi, 1952, 1987; Nyholm, 1986; Peterson, 1979; Price, 2002; Smith, 1978; Takaki, 1964; и др.), а также в электронном виде флоры мхов Северной Америки и Китая (Flora of North America; Tropicos).

При определении видов Dicranaceae важны признаки анатомического строения жилки листа, поэтому необходимо изготовление поперечных срезов листьев. Для этого следует выбирать наиболее крупные и зрелые стеблевые листья, расположенные немного ниже верхушки стебля, чтобы исключить попадание в препарат недоразвитых или перихециальных листьев.

Количественные характеристики видов, включая детальные морфометрические показатели основных характеристик листа, были изучены в подавляющем большинстве случаев на основе образцов с имеющимися данными по молекулярно-генетическому анализу. Количество использованных растений из одного образца и количество образцов с ДНК различалось в зависимости от вариабельности видов. При подготовке описаний видов учитывались все морфологические особенности как вегетативной, так и генеративной сфер. Для видов, собранных в России только в стерильном состоянии, данные генеративной сферы приводились либо с привлечением гербарного материала из других стран, либо указывались сведения, основанные на литературных данных. Все виды проиллюстрированы оригинальными рисунками и фотографиями. Иллюстрации видов выполнялись с применением цифровой техники несколькими способами,

адаптированными автором на основе подбора оптимальных вариантов, наиболее наглядно отражающих анатомо-морфологические особенности каждого вида. Эти способы следующие.

1. Сухие и влажные растения фотографировались либо в окуляр с линейкой стереомикроскопа, либо без увеличения с обычной линейкой; микропрепараты перистома, листьев, клеток листа, среза листьев, стеблей фотографировались на предметном стекле под микроскопом в окуляр с делением; затем фотографии переносились в компьютер, где обрабатывались в различных программах (Paint, PhotoShop, CorelDRAW), работающих с изображением (оптимизация резкости, осветленности, обрезка и т.д.); затем распечатанные фотографии объектов, обычно формата А4, обводились на кальку рапидографом; затем рисунки с кальки сканировались с высоким разрешением на сканере HP и обрабатывались на компьютере с расширением *.tif в программе Adobe Photoshop (использовались разные версии);

2. Микрофотографии объектов, выполненные как в 1-ом способе в формате *.jpg, после сохранения на компьютере, пересохранялись в формате *.png и обводились вручную в программе Sketchbook на планшете Samsung Galaxy Tab S6, затем рисунок модифицировался на компьютере в программе Adobe Photoshop с конечным форматом *.tif.

3. Фотографирование мхов осуществлялось с помощью Microscope Digital Camera Levenhuk M1400 PLUS на стереомикроскопе ЛОМО МСР-2 и Microscope Digital Camera Levenhuk M500 BASE через окуляр микроскопа Carl Zeiss Axiostar Plus с использованием программы LevenhukLite. Затем фотографии копировались в формате *.png, полученные рисунки обводились вручную в программе Sketchbook на планшете, с последующим переносом на компьютер для дальнейшей работы. Все рисунки компоновались автором в основном с помощью компьютерной программы Paint.

Для фотоснимков мхов использовались последовательно в разное время фотоаппараты Fuji FinePix S7000, Nikon Coolpix 7600, Sony α 5000, с тщательным подбором фокусировки на окуляре. В настоящее время используется насадка для

стереомикроскопа ЛОМО МСР-2 со специализированным фотоаппаратом Levenhuk M1400 PLUS, имеющим опцию для макросъемки. Для фотографирования микропрепаратов через окуляр микроскопа Carl Zeiss Axiostar Plus используется фотоаппарат Levenhuk M500 BASE с переходным кольцом и поддерживаемый программой LevenhukLite. Было получено около 200 000 микрофотографий.

В целом, иллюстрирование морфологических признаков видов проводится с использованием графических программ Paint, Adobe PhotoShop, CorelDRAW, SketchBook.

Молекулярно-генетические методы работы с ДНК мхов были освоены в Лаборатории Геносистематики растений НИИ ФХБ им. А.Н. Белозерского МГУ под руководством Д.В. Горюнова, а подходы к их дальнейшему филогенетическому анализу базировались на основе литературных данных (Фризен, 2007; Великов, 2013; Антонов, 2006; Павлинов, 2005; The Phylogenetic Handbook…, 2009; и др.)

Одним из первых важных этапов для молекулярно-генетического анализа является правильный *отбор образцов.* Поскольку экстракция чистой недеградированной ДНК из объектов исследования остается одним из определяющих факторов выполнимости такой работы. Наиболее высока вероятность получения хорошего результата молекулярно-генетического анализа из свежего материала, что не всегда бывает возможным. Поэтому выбор обычно осуществляется из наиболее «свежих» засушенных образцов. Считается, что при работе с гербарными образцами особое значение имеет то, как был высушен гербарий и чем естественней цвет растения в гербарии, тем больше вероятность в получении мало деградированной ДНК, пригодной для дальнейшего анализа.

Для молекулярно-генетического анализа использовались образцы мхов, собранные нами в ходе экспедиционных исследований, и гербарные образцы, отобранные из гербарных коллекций IRK, LE, MHA, MW, UBA, а также присланные из гербариев NSK, KRF, VBGI, SASY. Отбирали б. м. свежие, либо неповрежденные особи с гербарных экземпляров, собранных не ранее 1987 г. Преимущественно в анализ были вовлечены виды, для которых ранее полностью

отсутствовали молекулярно-генетические данные, образцы видов, представленные в разных регионах России, а также сомнительные образцы. Перечень образцов, использованных для молекулярно-генетического анализа, приведен в Приложении А.

Таксономическая выборка

Молекулярно-генетическому анализу подвергнуто 426 образцов семейства Dicranaceae, из которых получены данные для 328 образцов, относящихся к 50 видам родов: *Dicranum* (408 образцов), *Paraleucobryum* (16 образцов) и *Dicranoloma cylindrothecium* (2 образца) (Приложение А). Подавляющее большинство образцов собрано/получено из большинства регионов России, как в широтном, так и в долготном градиенте, а также проанализированы отдельные образцы из Японии, Польши, Швеции, Канады, США, Украины, Испании.

Количество ампликонов, направленных нами на секвенирование за период исследования составило 5249 (Рисунок 2.1), и на этом же рисунке показано число успешно прочитанных нуклеотидных последовательностей – всего 3852.



Рисунок 2.1 Количество ампликонов, отправленных на секвенирование (серые столбцы), и успешно прочитанные нуклеотидные последовательности (черные столбцы).

Маркеры

В молекулярно-генетическом анализе был использованы маркеры ядерной ДНК (ITS1-5.8S-ITS2), хлоропластной ДНК (trnL-F, rps4), митохондриальной ДНК (nad5), все они наиболее часто используются в филогенетических исследованиях мхов, печеночников и сосудистых растений (Baldwin, 1992; Quandt, Stech, 2004; Ignatov et al., 2008; Ignatova, Fedosov, 2008; Stech, Quandt, 2010; Konstantinova, Vilnet, 2011; Lang et al., 2014a; и многие др.).

Выделение ДНК, ПЦР и секвенирование

Особенностью *выделения ДНК* из растений является необходимость не только деактивировать клеточные ферменты, но и «удалить» запасные вещества, например, полисахариды и вторичные метаболиты, такие как алкалоиды, фенольные соединения, терпены, которые не просто мешают изолированию ДНК, но и отрицательно влияют на ее качество (Фризен, 2007). Поэтому процедура выделения ДНК включает следующие обязательные процедуры: механическое разрушение клеток, удаление мембранных липидов, вторичных метаболитов, запасных веществ, белков, РНК и осаждение ДНК.

Ранее нами при выделении ДНК применялся модифицированный CTAB-метод (с использованием бромистого цетилтриметиламмония – cetyltrimethylammonium bromide) (Doyle, Doyle, 1987), впервые разработанный в 1980 г. (Murray, Thompson, 1980).

Для выделения ДНК СТАБ методом изготавливался нами раствор следующим образом:

На 5 мл конечного раствора → 10 % СТАБ (1 мл)

+ 5 Молярный NaCl (1.4 мл)

+ 0.5 Молярный Трис pH 8.0. – 1 мл

+ 0.5 МолярныйЭДТА pH=8.0 – 0.2 мл

+ бидистиллят воды μQ – 1.4 мл

_____

+ 1 мкл Меркаптэтанола на каждый мл раствора

_____

+1 % PVP (поливинилперолидон) (0.1 г порошка)

+ 1 % Na_2SO_3 (0.1 г.)

Протокол выделения:

Для начала необходимо подготовить пробирки 1.5 мл, дозаторы на разные объемы (0.1–2 μl, 2–20 μl, 20–200 μl, 100–1000 μl) и специальные наконечники к ним, перманентные маркеры для подписания номеров образцов, подставки для пробирок, мензурки, плашки, штативы и т. д. Стерильные ступки для гомогенизации предварительно прокаливаются в жарочном шкафу при 100–119°C и остужаются перед использованием, СТАБ буфер прогревается в термостате 30 минут при 60°C.

1. Гомогенизируем растительный материал с использованием Al_2O_3 (окись алюминия), либо прокаленного песка, либо металлических стружек;

2. Добавляем к измельченному материалу 1 мл СТАБ-буфера и переносим раствор в 1.5 мл пробирку и + РНК-азу (для лизиса мембраны), перемешиваем на вортексе (миксер типа Vortex) и ставим на термостат на 30–40 минут;

3. Смесь делим на 2 пробирки и в каждую добавляем 2/3 объема хлороформа и + 1 каплю изоамилового спирта. Затем смешиваем полученные соединения в пробирке на Vortex;

4. Центрифугируем (при 13 тыс. оборотов) 5 минут. Смесь должна расслоиться;

5. Отбираем аккуратно верхнюю прозрачную жидкую фазу дозатором и переливаем в чистую пробирку на 1.5 мл;

6. Добавляем 2/3 объема хлороформа (для депротеинизации) и смешиваем на Vortex;

7. Центрифугируем (13 тыс. оборотов) 5 минут;

8. Отбираем верхнюю жидкую фазу дозатором и переливаем в чистую пробирку на 1.5 мл;

9. Добавляем 2/3 объема изопропанола и ставим в морозильную камеру на 20 минут (при -20°C);

10. Центрифугируем (13 тыс. оборотов) 5 минут. ДНК выпадает в виде белого осадка;

11. Удаляем верхнюю жидкую фазу дозатором не затрагивая осадок;

12. Добавляем 1 мл 72% этанола и смешиваем на Vortex;

13. Центрифугируем (13 тыс. оборотов) 5 минут.

14. Удаляем дозатором этанол, не затрагивая белый осадок. Затем высушиваем белый осадок в пробирке на термостате до сухого состояния.

15. В сухую ДНК добавляем до 50 µl чистой воды (µQ) и необходимо хранить в морозильной камере при -20°C.

Более легким и требующим меньших трудозатрат является способ выделения ДНК на основе силиконовых мембран в специальных наборах (КИТах), где ДНК адсорбируют на кремнеземе в присутствии хаотропных солевых растворов с высокой ионной силой. Хаотропные соли денатурируют биомолекулы, нарушая оболочку гидратации вокруг них. Это позволяет положительно заряженным ионам соли образовывать мост между отрицательно заряженным диоксидом кремния и отрицательно заряженной ДНК. Полученную ДНК промывают раствором этанола с высоким содержанием соли и потом растворяют водным раствором с низким содержанием соли. Процедура выделения ДНК в КИТах обычно не меняется, но применяются разные химические вещества, используемые для связывания ДНК на силиконовой мембране. Выделение ДНК КИТом гораздо проще, поскольку все реактивы и колонки для чистки и для осаждения ДНК предоставляются готовыми в наборе.

Таким образом, следующим шагом для выделения ДНК нами использовались готовые КИТы для выделения ДНК, например Nucleospin Plants II из растительных тканей производства Macherey-Nagel (Germany) с буфером CO, Набора D-Plants для выделения ДНК из растений, КИТ EasyPure® Plant Genomic DNA Kit (with RNase A) для выделения геномной ДНК из растений, КИТ HiPure Plant DNA Mini Kit для выделения ДНК из 150 мг растений и грибов, в соответствии с приводимым протоколом.

Далее, из выделенной ДНК нами проводилась *амплификация* участков ядерной рДНК (ITS1-2) и хлоропластной (trnL-F, rps4) ДНК путем ПЦР (полимеразной цепной реакции).

ПЦР включает следующие повторяющиеся этапы:

1. Денатурация двойной цепи ДНК,

2. Отжиг праймера,

3. Элонгация.

Изначально нами применялась амплификационная смесь на 1 реакцию объемом 20 µl для одного образца для амплификации участка ядерной рДНК ITS1-5.8S-ITS2:

1. DNTp – 2 µl (Дезоксирибонуклеозидтрифосфаты, смесь dATP, dGTP, dCTP, dTTP),

2. $MgCl_2$ – 2 µl (Ионы Mg^{2+}, необходимые для работы полимеразы),

3. BuF B – 2 µl (Буферный раствор, обеспечивающий необходимые условия реакции (pH), ионную силу раствора)

4. Pr1 – 1 µl (Праймеры – короткие синтетические олигонуклеотиды длиной 18–30 оснований, каждый из 2-х праймеров комплементарен одной из цепей двуцепочечной матрицы и ограничивает начало и конец амплифицируемого участка),

5. Pr B –1 µl (Pr1 и PrB – внешние праймеры участка ITS1-5.8S-ITS2, комплементарные противоположным концам разных цепей этого фрагмента ДНК. Также использовали внутренние праймеры Pr2 и Pr3 (White et al., 1990),

6. DNA – 2 µl (выделенная ДНК-матрица исследуемого образца, содержащая участок необходимый для амплификации),

7. H_2O (µQ) – 8.7 µl (очищенная дистиллированная вода),

8. DMSO – 1 µl (Используется для предотвращения спаривания исходных цепочек ДНК, повышая эффективность реакции),

9. Taq DNA polymerase – 0.3 µl (Термостабильная ДНК-полимераза – фермент, который катализирует реакцию полимеризации ДНК. Полимераза для использования в ПЦР должна сохранять активность при высокой температуре длительное время, поэтому используют ферменты, выделенные из термофилов – *Thermus aquaticus* (*Taq*-полимераза) и другие).

При амплификации участков хлоропластной ДНК в Протоколе амплификационной смеси меняли только праймеры trnL-F (соответственно, прямой PrC и обратный PrF (Taberlet et al., 1991)), rps4 (соответственно, прямой PrF и обратный PrR). В ходе дальнейшей работы, в качестве амплификационной смеси иногда использовали готовую смесь 5X ScreenMix-HS (производство Евроген, Россия), в состав которого входят все компоненты ПЦР (HS Taq ДНК полимераза, смесь DNTp и т.д.), а также краситель для нанесения реакционной смеси на гель при проведении гельфореза. Для постановки реакции ПЦР необходимо в смесь добавить μQ, праймеры и ДНК. Использование такой смеси увеличивало качество работ и уменьшало время, затраченное на подготовку смеси для ПЦР, но несколько увеличивает финансовые затраты.

Для самой процедуры амплификации, нами использовались различные амплификаторы, но в основном фирмы BioRad и Терцик. Программы для амплификации стандартные, нами использовалась для ITS1-2 следующая, иногда с небольшими вариациями:

1. Incubate at 95°C for 00:03:00 (часы: минуты: секунды)
2. Incubate at 58°C for 00:00:30
3. Incubate at 72°C for 00:00:30
4. Incubate at 94°C for 00:00:30
5. Incubate at 58°C for 00:00:30
6. Incubate at 72°C for 00:00:30
7. Cycle to step 4 for 29 more times
8. Incubate at 94°C for 00:00:30
9. Incubate at 58°C for 00:00:30
10. Incubate at 72°C for 00:05:00
11. Incubate at 10–12°C

Температура отжига праймера (этапы 2, 5, 9) зависит от используемого праймера и высчитывается в зависимости от его последовательности и количества нуклеотидов, составляет обычно от 52 до 68°C.

После завершения амплификации, для выявления наличия ДНК в амплификате, т.е. для визуализации результата ПРЦ, необходимо провести аналитический агарозный гель-электрофорез. Электрофорез ДНК – это аналитический метод, применяемый для разделения фрагментов ДНК по размеру, и проводится в камере, заполненной буферным раствором, содержащем ЭДТА, трис и борную кислоту: ТАЕ и ТВЕ. Буфер необходим для повышения ионной силы раствора, в котором будет происходить разделение молекул ДНК под действием приложенного электрического поля. Мы использовали 1% агарозу, растворенную в ТАЕ (х1) с добавлением EtBr (0,5 мкг/мл), который интеркалирует между азотистыми основаниями дуплекса и флюоресцирует в УФ-лучах. Определение размеров амплификата обычно производят путем сравнения коммерчески доступных фрагментов ДНК (DNA ladder, «линейка»), содержащих линейные фрагменты ДНК известной длины.

Для аналитического гель-электрофореза готовится агарозный гель. На 20 мл 1% раствора агарозы:

1. $m_{агарозы} = 0.2$ грамма, растворяем в 20 мл ТАЕ х1;

2. разогреваем в СВЧ-печи для полного растворения агарозы;

3. добавляем 2 μl EtBr;

4. заливаем горячим раствором плашку с установленной гребенкой (для формирования «кармашков») и остужаем гель до затвердевания;

Затем располагаем плашку в камере для электрофореза SE-1 (Хеликон, Россия) с ориентированными кармашками на катод (отрицательный) и заливаем ТАЕ до уровня чуть выше плашки с гелем. И капаем в каждый кармашек 5 μl раствора из анализируемой ДНК (2 μl), H_2O (2 μl) и краски на сахарозе (1 μl). В качестве контроля используется 5 μl Ladder-а на каждый ряд анализируемых ДНК. Включаем источник питания «Эльф8-», продолжительность экспозиции – около 30 минут. Визуализацию проводили на трансиллюминаторе VilberLourmay.

После проверки ампликонов на наличие ДНК, необходимо провести их *очистку* от реагентов, применявшихся на соответствующей стадии амплификации. Очистка, в зависимости от степени визуально оцениваемой «чистоты» полученной

ДНК, проводится нами тремя способами. Очищение ДНК без дополнительных «полос» и шмера проводили 2-мя способами:

1. Осаждение ДНК Миксом

– к оставшимся из 20 µl реакционной смеси добавляем 100 µl Микса, который содержит: 3 µl 5 М ацетат аммония, 9.4 µl µQ, 87.6 µl 96% этанола;

– смешиваем содержимое пробирки на Vortex, и выдерживаем 20 минут при комнатной температуре;

– центрифугируем 20 минут при 13.2 тыс. оборотах;

– удаляем дозатором супернатант;

– добавляем 250 µl 70% этанол;

– центрифугируем 5 минут при 13.2 тыс. оборотах;

– удаляем дозатором супернатант;

– высушиваем пробы в термостате при 60°С от 30 минут;

– высушенную ДНК разбавляем µQ (от 10 до 30 µl) (зависит от яркости полоски ДНК на фотографии плашки после электрофореза). Хранится в морозильной камере при -20°С.

2. Способ очистки ДНК с помощью «КИТа для очистки ДНК на микроцентрифужных колонках», согласно протоколу. Обычно нами использовались КИТы производства Евроген «Набор Cleanup St PCR для очистки ДНК из реакционных смесей», который эффективно очищает реакционные смеси от примесей (праймеров, нуклеотидов, коротких фрагментов нуклеиновых кислот, белков, солей, ингибиторов ферментативных реакций). Положительные моменты использования КИТов заключаются в повышении эффективности работ, в уменьшении трудозатрат и загрязнении образцов.

3. В случае имеющихся дополнительных полос ДНК, визуализируемых при аналитическом гель-форезе, для очистки ДНК обычно используется метод препаративного гель-фореза с применением КИТов для очистки из агарозных гелей. Приготовление агарозного геля такое же, как и в случае проведения аналитического гель-фореза, только в плашки устанавливается гребенка с широкими зубцами, поскольку объем заливаемой реакционной смеси около 20 µl и

используется чистый ТАЕ х1. Электрофорез идет с уменьшением напряжения до 130 V и ниже в течение около 1 часа. Вырезание участка с фрагментом ДНК осуществляется на трансиллюминаторе с помощью стерильного скальпеля. Фрагмент агарозы, содержащий ДНК, помещаем в пробирку, взвешиваем и определяем его вес нетто, и далее очищаем ДНК по протоколу КИТа для очистки ДНК от ТАЕ и ТВЕ агарозных гелей. Обычно нами использовались КИТы производства GE HealthCare и Евроген, предназначенные для очистки фрагментов двухцепочечной ДНК из агарозных гелей на центрифужных микропробирках.

Очищенные амплифицированные фрагменты ДНК отправлялись нами на секвенирование по Сэнгеру с использованием набора реагентов ABI Prism® BigDye™ Terminator v. 3.1. На начальном этапе молекулярно-генетических работ секвенирование проводилось по заказу в Центре коллективного пользования «Геномика» ИХБиФМ СО РАН (г. Новосибирск), затем в «Синтол» и в ЦКП «Геном» ИМБ РАН им. В.А. Энгельгардта (г. Москва).

Анализ молекулярно-генетических данных

Как известно, задача молекулярной филогенетики состоит в том, чтобы преобразовать информацию, содержащуюся в семантидах (ДНК), в эволюционное дерево, путем установления и сравнения гомологичных признаков, что является центральным принципом филогенетического анализа. Поэтому необходимо подготовить полученные сиквенсы для анализа – построить матрицу (Alignment). Процесс *выравнивания* нуклеотидных последовательностей подразумевает выстраивание наиболее близких к исследуемому объекту видов друг под другом с таким расчетом, чтобы они совпадали как можно более полно и одни консервативные участки располагались под другими.

Как известно, все ДНК-молекулы состоят из нуклеотидов, которые содержат сахар, фосфатную группу и одну из четырех нуклеиновых кислот: Adenine, Cytosine, Guanine и Thymine, из начальных букв которых и состоит алфавит ДНК (A, C, G, T). Мутации, возникающие в нуклеотидных последовательностях, характеризуются по способу замены нуклеотидов:

1) Substitution (замена одного нуклеотида на другой);

2) Inversion (переворот двух или нескольких нуклеотидов одной части ДНК на 180°);

Индели:

3) Insertion (вставка одного или нескольких нуклеотидов);

4) Deletion (потеря одного или нескольких нуклеотидов).

Алгоритмы выравнивания нуклеотидных последовательностей.

Используемый алгоритм должен выбрать выравнивание с наименьшей дистанцией (наибольшим сходством) из всех возможных вариантов. Учитывая, что два сравнительно коротких сиквенса в 300 бп дают 10^{88} различных комбинаций, то анализ их всех не рационален (Фризен, 2007).

Существуют 3 главных метода выравнивания:

1) Ручной, выбирался нами в начале исследований из-за небольшого количества данных при простом выравнивании и проводился в программе BioEdit Sequence Alignment Editor (Hall, 1999).

2) Компьютерный метод применяется нами при больших массивах данных и проводится в программе ClustalW, где каждые две ДНК-последовательности выравниваются при помощи Needleman-Wunsch коэффициента сходства. Компьютерное выравнивание имеет локальные проблемы, поэтому обычно используется следующий метод.

3) Комбинированный метод используется вслед за применением компьютерного выравнивания и направлен на исправление ошибок, возникающих при автоматическом выравнивании.

Уже на этапе выравнивания последовательностей можно делать некоторые предварительные выводы о близости или различиях между группами или отдельными образцами.

Филогенетические деревья – это способ графического выражения эволюционных взаимоотношений; они представляют собой математическую структуру, используемую для моделирования эволюционой истории группы объектов или организмов, в данном случае мхов, на основе последовательностей нуклеотидных оснований в молекулах ДНК.

На основе выровненной матрицы нуклеотидных последовательностей нами строились пробные филогенетические деревья в программе Winclada with Nona, основываясь на которых можно расширять, либо сокращать семплинг, поскольку эта программа относительно быстро рассчитывает оптимальную топологию дерева. Поскольку объем данных для поиска наилучшей топологии дерева очень велик, расчеты могут длиться достаточно долго. В филогенетическом анализе, для выбора оптимального дерева используется принцип парсимонии (бережливости), для получения которого необходимо наименьшее количество эволюционных изменений, т.е. компьтерная программа анализирует все возможные топологии деревьев, затем выбирает дерево с наименьшим числом изменений и которое наилучшим образом отражает анализируемые данные. Построение филогенетических деревьев для анализа проводилось нами следующими методами: объединения соседей (Neighboring-Joining, NJ), максимальной экономии (Maximum Parsimony, MP), максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) и методом моделирования (Марков Цепи Монте-Карло, mcmc) для оценки степени правдоподобия филогенетической реконструкции MrBayes v3.2.1664, (Ronquist, Huelsenbeck, 2003), в программе MrBayes v.3.2.7. (Ronquist et al., 2012). Также ранее использовались программы Winclada (Nixon, 1999) with NONA (Goloboff, 1994), TNT (Goloboff et al., 1994), TREECON (Van der Peer, De Wachter, 1997) и т. д.

База данных GenBank

Полученные нуклеотидные последовательности, используемые в филогенетическом анализе в статьях, обычно регистрируются в базе данных GenBank (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/). Все внесенные нами в эту базу последовательности имеют свои уникальные номера, которые приведены в Приложении А.

Аналитические, статистические методы обработки данных

Все современные методы исследования, использованные нами, проводятся с использованием компьютерных программ (Word, Excel, Adobe PhotoShop, Paint, CorelDRAW, SketchBook, LevenhukLite, MrBayes, Winclada with Nona, BioEdit, ClustaW, FigTree и т.д.).

Обычно результаты идентификации материалов заносятся в компьютерные базы данных для автоматизированного анализа массивов полученных данных и оформления печатных этикеток для образцов в программе Excel. Там же высчитываются морфометрические данные мхов, например, высчитываем средние, минимальные и максимальные показатели размеров клеток верхней части и основания листа, размеров листьев, и т.д.

Определения количественных характеристик видов (длина и ширина клеток листа, размеры листьев, спор, длина ножки спорогона, соотношение жилки к основанию листа, ширина жилки в основании листа, длина коробочки) ранее проводились вручную. Для этого распечатывались фотографии с масштабной линейкой и необходимые параметры измерялись вручную, что значительно увеличивало продолжительность изучения видов. Полученные данные заносились в таблицу Excel и анализировались. В настоящее время для измерений используется программа LevenhukLite, что позволяет за короткое время измерить большое количество клеток, к тому же повышается точность измерений, что благоприятствует надежности получаемых данных. Все измеренные параметры накапливаются в табличной форме в программе Excel, там же вычисляются значения параметров с помощью опций «Описательная статистика» этой программы.

Точечные карты распространения видов семейства Dicranaceae в России (Приложение Г) выполнены на сайте Google My Maps с использованием Списка образцов (Приложение Б; частично данных сайта arctoa.ru) как с данными координат, так с наличием текстовых географических привязок без координат (цветные карты). Для карт распространения видов в мире, в основном широко распространенных и некоторых других видов использованы данные сайта GBIF (карты и врезки – Light Style with the purple yellow hexagons). Подрисуночные подписи карт содержат номера видов в соответствии с их нумерацией в Главе 5.

ГЛАВА 3. ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА DICRANACEAE

3.1 Система семейства Dicranaceae по молекулярно-генетическим данным зарубежных исследователей

В современной биологии молекулярно-генетические данные представляют собой очень ценный источник информации при решении таксономических проблем, поскольку группирование таксонов со сходными генетическими данными позволяет сфокусироваться на морфологических особенностях видов и тем самым уточнить границы таксонов. С началом применения в науке молекулярно-генетических методов, как отмечалось ранее, исследованиям подверглось и семейство Dicranaceae. Первоначальные реконструкции филогенетических взаимоотношений семейства проводились на малой выборке видов (от 1 до 3-х из многовидовых родов) и с применением 1 или 2 маркеров (Stech, 1999; La Farge et al., 2002; Hedderson et al., 2004; и т.д.). Несмотря на небольшое количество изученных видов и использованных маркеров, было установлено, что семейство Dicranaceae s. l. полифилетично. Были отделены 18 родов с однодомными видами, большинство из которых включены в последствии в семейство Rhabdoweisiaceae, часть в Dicranellaceae, и наоборот, представители двудомных семейств Wardiaceae и Dicnemoniaceae включены в состав семейства Dicranaceae и т.д. (Stech, 1999; La Farge, et al., 2000; La Farge et al., 2002; Hedderson et al., 1999; Hedderson et al., 2004). В систематике семейства Dicranaceae всё еще много проблем, особенно при исследовании полускрытых видов, которые становятся явными с началом применения в таксономических исследованиях молекулярно-генетических методов.

Реклассификация семейства Dicranaceae по результатам молекулярно-генетического анализа одного хлоропластного участка trnL-F была предложена в конце 20-го века на основании изучения 38 видов из 27 родов семейства (Stech, 1999). На филогенетическом дереве, построенном по принципу максимальной экономии, подсемейства Dicranoideae и Campylopodioideae образуют

монофилетические группы, а Rhabdoweisioideae и Dicranelloideae оказались полифилетическими (Рисунок 3.1). Виды подсемейства Paraleucobryoideae переведены в подсемейство Dicranoideae.

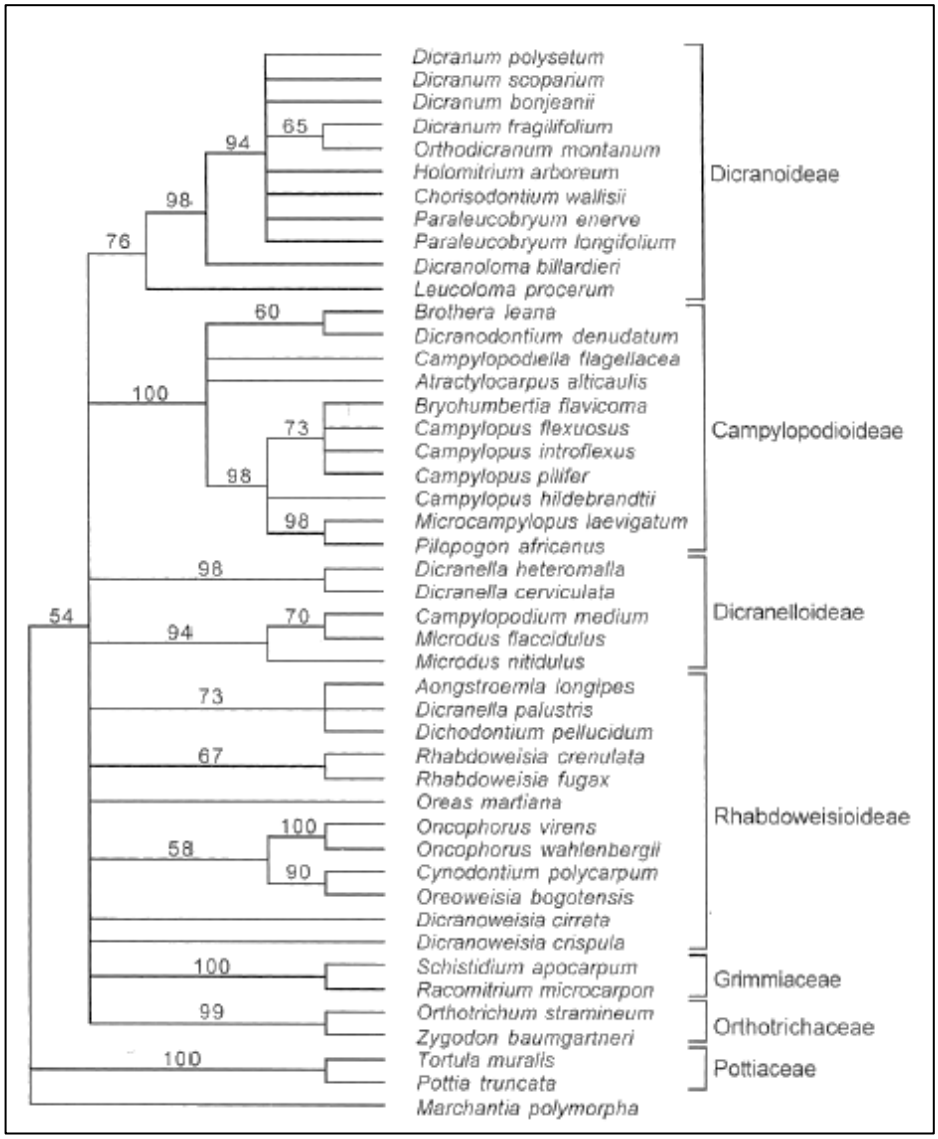


Рисунок 3.1 Филогенетическое дерево на основе хлоропластного маркера trnL-F из 38 видов Dicranaceae, 1 вида Aongstroemiaceae и 6 видов из Grimmiaceae, Pottiaceae и Orthotrichaceae (по 2 вида в каждом). Дерево укоренено на *Marchantia polymorpha* (по: Stech, 1999).

Следующий молекулярно-генетический анализ, предпринятый на основе 2-х хлоропластных маркеров trnL-F и rps4 (La Farge et al., 2002), показал, что подсемейство Dicranoideae – это монофилетический таксон, состоящий из двух сестринских таксонов – группы *Dicranum* (куда относятся *Chorisodontium, Orthodicranum* и *Paraleucobryum*) и группы *Holomitrium* (совместно с

Eucamptodontopsis). А морфологически очень близкие роды и считающиеся близкородственными *Leucoloma*, *Sclerodontium, Dicranoloma, Cryptodicranum* и *Braunfelsia* явно не входят в эту группу (Рисунок 3.2).

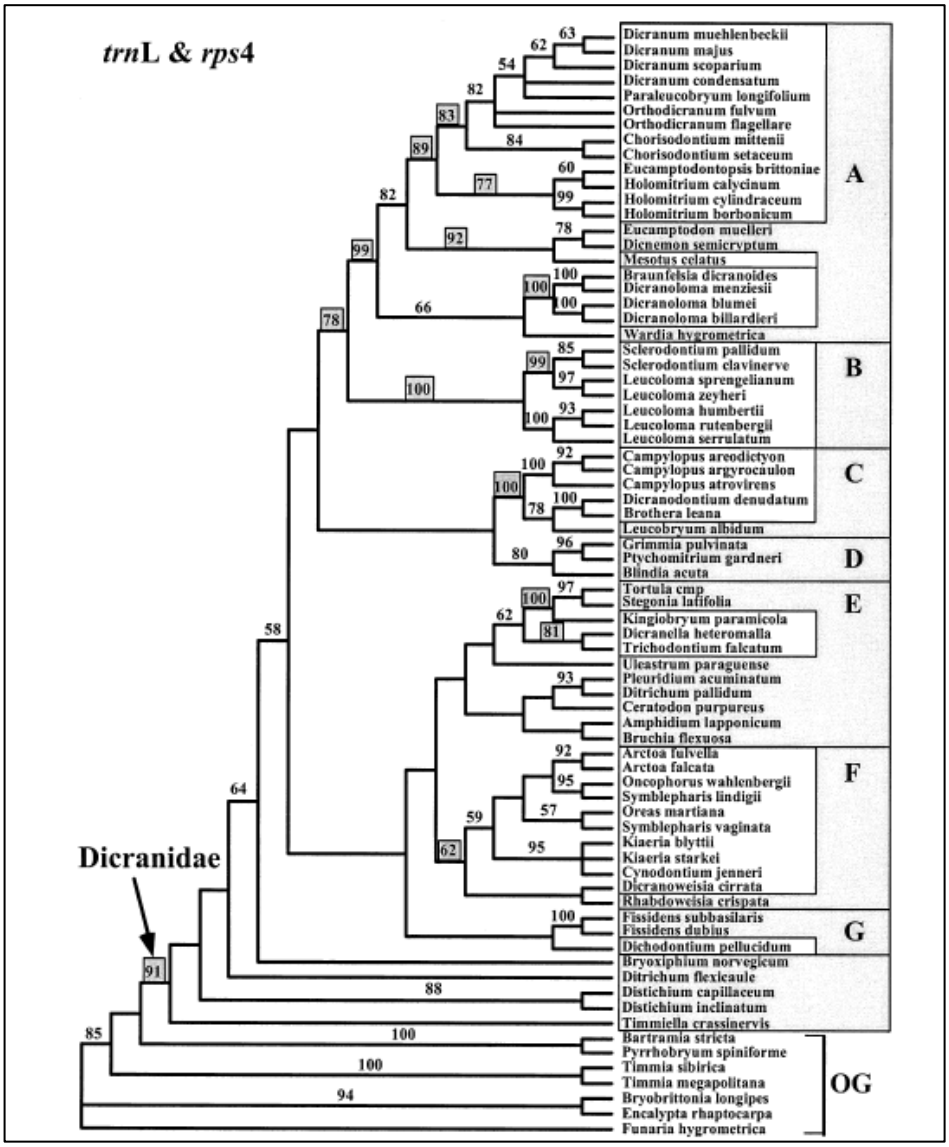


Рисунок 3.2 Филогенетическое дерево Dicranaceae s. l. с использованием trnL-F и rps4. Таксоны в серых прямоугольниках сгруппированы в клады A-G — семь монофилетических таксонов, представляющих интерес в рамках Dicranidae. Клады A+B соответствуют концепции семейства Dicranaceae s. str. Показаны значения бутстреп-поддержки (BV.50%). Таксоны в белых прямоугольниках представляют семейство Dicranaceae sensu Vitt (1984) (по: La Farge et al., 2002).

Исходя из результатов своей работы авторы предлагают 2 альтернативные концепции семейства Dicranaceae: 1) более широкую, включающую роды *Wardia, Leucoloma* и *Dicranoloma*; и, 2) альтернативный, более узкий вариант, с

исключением двух последних родов из семейства Dicranaceae и рассмотрения их в качестве новых семейств. Первый вариант для авторов статьи представляется наиболее предпочтительным, учитывая некоторые сложности с морфологическими признаками (La Farge et al., 2002). Далее филогенетический анализ семейства Dicranaceae в целом никем более не предпринимался.

Филогенетический анализ, выполненный на основе морфологических данных, показал, что клада *Leucoloma* поддерживается с помощью *Dicranum* и *Dicranoloma* (La Farge-England, 1998). На реконструкции филогенетического дерева на основе молекулярно-генетических данных, группа *Leucoloma,* включающая *Leucoloma* и *Sclerodontium*, образует монофилетическую линию (Рисунок 3.2), родственную остальным родам семейства Dicranaceae.

По результатам молекулярно-генетического анализа на основе хлоропластного маркера rps4 (Рисунок 3.3), проведенного Hedderson et al. (2004),

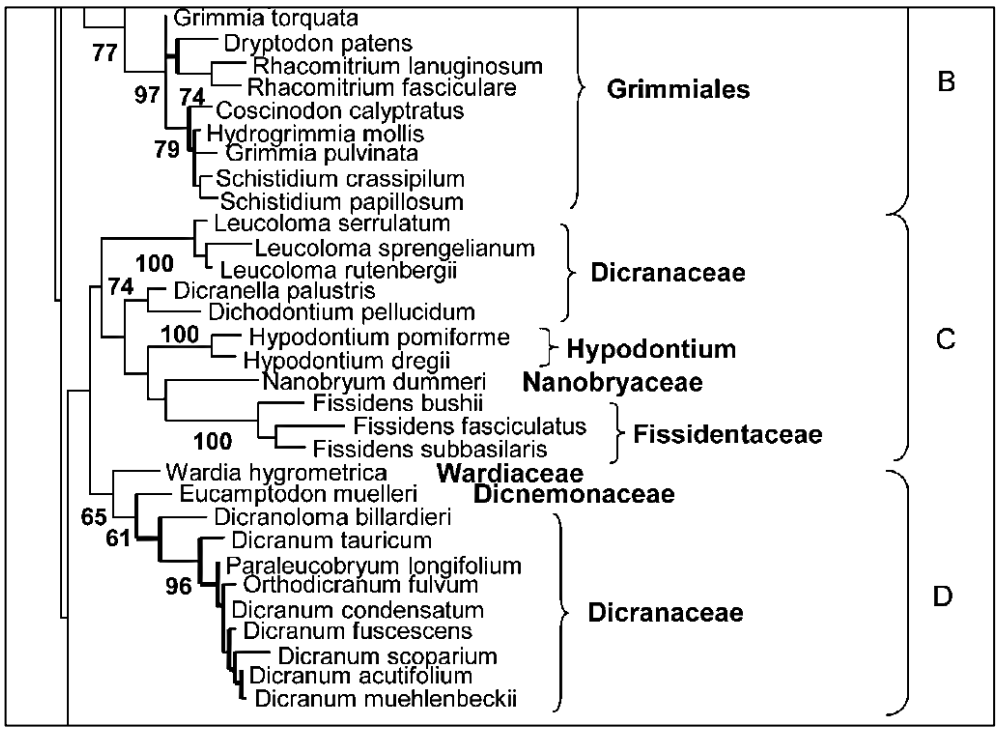


Рисунок 3.3 Часть реконструкции филогенетического дерева на основе анализа хлоропластного маркера rps4, где показано, что *Leucoloma* группируется с Fissidentaceae, Nanobryaceae, *Hypodontium* (по: Hedderson et al., 2004).

показано, что 3 вида рода *Leucoloma* группируются с видами семейства Fissidentaceae, Nanobryaceae, 2 видами рода *Hypodontium* из семейства Pottiaceae и

2 видами – *Dicranella palustris* и *Dichodontium pellucidum*, которые приняты во «Флоре мхов России» (2025) в семействе Aongstroemiaceae.

И, если ранее предполагалось исключение двух родов из семейства Dicranaceae – *Leucoloma* и *Dicranoloma*, и рассмотрение их в качестве новых семейств (La Farge et al., 2002), то, по результатам данного исследования (Hedderson et al., 2004), самостоятельный статус семейства можно присвоить только группе *Leucoloma*.

Это предположение частично подтверждается и по результатам современных молекулярно-генетических исследований рода *Dicranum* в Китае (Huang et al., 2024a). На реконструкции филогенетического дерева на основе анализа 6 маркеров ДНК, один вид рода *Leucoloma molle* отделяется от видов семейства Dicranaceae представителем другого семейства Fissidentaceae – *Fissidens nobilis*, что также может свидетельствовать в поддержку отделения *Leucoloma* (Рисунок 3.4). Вместе с тем необходимо отметить, что нуклеотидные последовательности ITS1-2 *Leucoloma molle* довольно сильно отличаются от остальных видов этого рода (данные GenBank) и, возможно, род *Leucoloma* не совсем однороден.

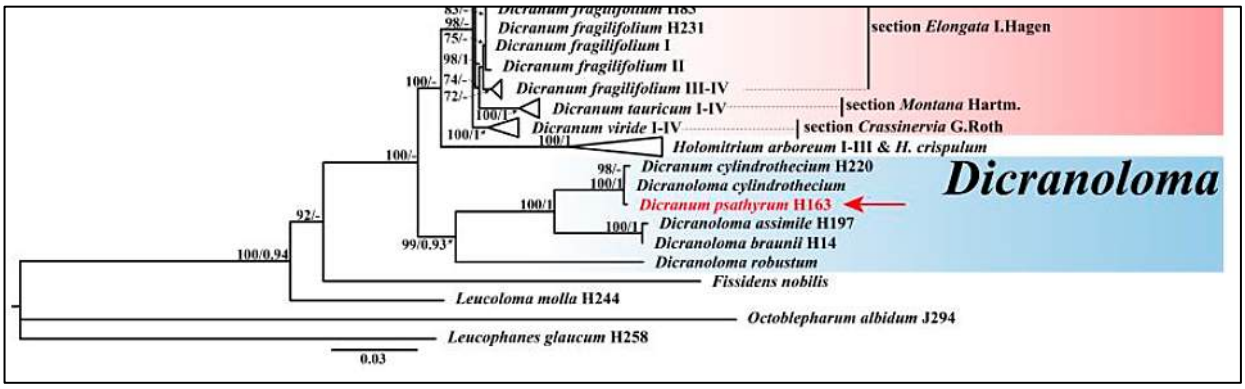


Рисунок 3.4 Базальная часть реконструкции филогении видов рода *Dicranum* в Китае, с участием нескольких видов рода *Dicranoloma* (по: Huang et al. 2024a)

Поскольку в GenBank отсутствуют молекулярно-генетические данные по видам нескольких маловидовых родов семейства Dicranaceae и по большинству видов из многовидовых родов *Dicranoloma, Leucoloma,* частично *Dicranum*, то выводы в целом по семейству Dicranaceae на данном этапе предварительны. Об этом свидетельствуют наши филогенетические реконструкции семейства.

3.2 Молекулярно-генетические исследования видов семейства Dicranaceae, распространенных в России

Для филогенетического анализа семейства Dicranaceae нами проведен анализ имеющихся нуклеотидных последовательностей на сайте GenBank. На данный момент, в открытом доступе представлены свыше 112 тысяч нуклеотидных последовательностей из 86 участков ДНК видов семейства Dicranaceae (Таблица 3.1; 3.2). Для 6 видов опубликованы митохондриальные и хлоропластные геномы. Единичные данные имеются по 10 родам семейства Dicranaceae, и более многочисленны сведения по 5 многовидовым родам семейства и роду *Paraleucobryum*. Подавляющее большинство данных относятся к роду *Dicranum* (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank). Около 109 тыс. нуклеотидных последовательностей внесены A. Lang по проекту «*Dicranum scoparium* SNP markers». Это исследование было проведено для выбора вариантов SNP из транскриптомов для популяционно генетического исследования *Dicranum scoparium* в Южной Швеции. Молекулярно-генетические данные отсутствуют по видам 5 родов семейства Dicranaceae: *Brotherobryum* (4 вида), *Macrodictyum* (3), *Phantomia* (1), *Muscoherzogia* (1), *Pseudochorisodontium* (6).

Образцы видов семейства Dicranaceae, проанализированные нами с помощью молекулярно-генетических методов, приведены в Приложении А. Были проанализированы в следующей последовательности: ядерный локус ДНК (ITS1-2), объединяющий межгенный транскрибируемый спейсер ITS1, рибосомальный ген 5.8S и межгенный транскрибируемый спейсер ITS2; хлоропластный локус ДНК (trnL-F), объединяющий ген tRNA Leu (trnL), межгенный спейсер trnL-F, ген tRNA-Phe (trnF); хлоропластный локус ДНК (rps4) ген белка малой рибосомальной субъединицы 4 и митохондриальной локус ДНК (nad5) часть NADH-дегидрогеназы субъединицы 5. Первые три маркера были применены частично для баркодинга видов родов *Dicranum, Dicranoloma* и *Paraleucobryum*, и использования в дальнейшей филогенетической реконструкции. Наиболее значимым для установления видовой принадлежности методом молекулярно-генетического

Таблица 3.1 – Количество нуклеотидных последовательностей родов семейства Dicranaceae в GenBank

Род (кол-во видов)	Общее кол-во	Локусы ДНК														
		ITS1-2	trnL-F	Rps4	trnS-rps4	psbA-trnH	rpoB	Rps19-rpl2	trnT-rps4	atpB-rbcL	NAS, NAS 1,2	trnT-rps4-trnLF	nad5	rbcL	26S	Et al
Braunfelsia (7)	4		1	2									1			
Brotherobryum (4)	0															
Chorisodontium (9)	108	45	31		18								2			12
Cryptodicranum (1)	2		1												1	
Dicnemon (13)	18	2	6	5									1	3		1
Dicranoloma (70)	207	90	88	5		6	5	3	5	1	2		2			
Dicranum (101)	112282	545	542	99	13	317	272	232	269				10			109983
Eucamptodontopsis (5)	3		1	1									1			
Holomitrium (49)	39	6	12	5		4	4	1	4				1	1	1	
Leucoloma (106)	71	22	7	8		1	1	1	1	12		12	2	3	1	
Macrodictyum (3)	0															
Mesotus (1)	9	2	3	2									1			1
Muscoherzogia (1)	0															
Paraleucobryum (3)	53	11	9		9				1	1			3	3	1	17
Parisia (3)	5		1	1									1	1		1
Phantomia (1)	0															
Platyneuron (1)	5		1	2									2			
Pseudochorisodontium(6)	0															
Schliephackea (2)	1		1													
Sclerodontium (2)	7		2	3									1		1	
Wardia (1)	6		1	1									1	1	1	1
Итого:	112820	723	707	132	40	328	282	237	280	14	2	12	29	12	6	110016

Таблица 3.2 – Количество нуклеотидных последовательностей видов рода *Dicranum*, зарегистрированных в GenBank

№	Виды рода *Dicranum*	Общее кол-во	Локусы ДНК									
			ITS1-2	trnL-F	Rps4	psbA-trnH	rpoB	Rps19-rpl2	trnT-rps4	nad5	rps4-trnS	Et al.
1	*acutifolium*	54	15	10	2	7	7	6	7			
2	*afoninae*	22	7	8	7							
3	*angustum*	63	14	14	2	9	9	8	6	1		
4	*baicalense*	18	6	6	2	1	1	1	1			
5	*bardunovii*	26	7	6	2	4	2	2	3			
6	*bonjeanii*	102	16	55	2	10	8	4	7			
7	*brevifolium*	39	10	9	2	5	5	4	4			
8	*caesium*	7	3	2	2							
9	*condensatum*	6	1	2	2							1
10	*crassifolium*	19	5	5		5		2	2			
11	*crispifolium*	24	4	4		4	4	4	4			
12	*dispersum*	29	10	9	2	2	2	2	2			
13	*drummondii*	18	6	6	2	1	1	1	1			
14	*elongatum*	49	12	14	4	5	5	3	4	1	1	
15	*flagellare*	62	9	10	6	6	4	4	4	1		18
16	*flexicaule*	73	16	13	2	10	11		9			12
17	*fragilifolium*	45	12	10	2	5	7	4	5			
18	*fulvum*	15	8	2	2							3
19	*fuscescens*	38	10	6	2	7	6	3	4			
20	*groenlandicum*	40	15	11	5	3	3	2	1			
21	*hakkodense*	8	4	2	2							
22	*hamulosum*	6	2	2	2							
23	*hengduanensis*	15	2	2		2	2	2	2			3
24	*howellii*	33	5	7		6	5	4	5			1
25	*ignatovii*	7	3	3	1							
26	*japonicum*	38	8	9	3	6	5	1	6			
27	*laevidens*	61	14	13	2	11	9	5	7			

28	*leioneuron*	17	3	3		3	3	2	3			
29	*lorifolium*	45	9	10	1	9	6	1	9			
30	*majus*	50	8	10	3	7	6	5	6			5
31	*mayrii*	16	7	6	3							
32	*montanum*	55	12	13	2	6	1	4	4	2	2	9
33	*motuoense*	6	2									4
34	*muehlenbeckii*	12	4	5	2							1
35	*nipponense*	24	5	5	2	3	3	3	3			
36	*ontariense*	6	2	2	2							
37	*orthophyllum*	2	1	1								
38	*pacificum*	11	6	2	2							1
39	*polysetum*	65	8	10		6	4	5	5	1	1	25
40	*schljakovii*	41	16	15	2	2	2	2	2			
41	*scoparium*	110419	93	136	6	121	105	103	104	4	9	109738
42	*scottianum*	105	2	2		2	2		2			95
43	*septentrionale*	75	19	17	2	10	9	9	9			
44	*setifolium*	6	2	2	2							
45	*shennongjiaense*	12	2	2		2	2	2	2			
46	*spadiceum*	161	37	38	2	22	22	20	20			
47	*spurium*	21	5	5	2	2	1	3	3			
48	*tauricum*	44	9	5	2	4	1	4	4			15
49	*undulatum*	140	60	7	2	5	5	4	5			52
50	*viride*	32	9	6	2	4	4	3	4			
	Итого:	112282	545	542	99	317	272	232	269	10	13	109983

анализа, оказался локус ядерной ДНК (ITS1-2). Хлоропластные маркеры также видоспецифичны, но не во всех случаях, особенно у некоторых морфологически близких видов. Митохондриальный маркер nad5 применяется для изучения таксономии на уровне родов и семейств среди мхов (Stech, Quandt, 2010; Fedosov et al., 2021, 2025; и многие др.).

В ходе исследований нами были получены нуклеотидные последовательности по видам рода *Dicranum* для 267 образцов – ITS1-2, для 245 образцов – trnL-F, для 171 образца – rps4, большая часть которых зарегистрирована нами на сайте GenBank (NCBI) и им присвоены номера (Приложение А). Также, для 84 образцов получены nad5, которые пока не зарегистрированы в GenBank (Рисунок 3.5; Таблица 3.2; Приложение А). В меньшем количестве были получены данные по этим же маркерам для видов родов *Dicranoloma* и *Paraleucobryum* (Приложение А).

Филогенетические деревья были реконструированы нами в 3-х разных вариантах. В первом случае применен анализ трех объединенных локусов: 2 хлоропластной (trnL-F, rps4) и 1 митохондриальной ДНК (nad5). Во втором случае, был проведен филогенетический анализ на основе одного локуса ядерной ДНК (ITS1-2). И в третьем случае, использован анализ всех 4 вышеперечисленных маркеров. Для реконструкции 3 филогенетических деревьев нами был применен метод максимального правдоподобия (ML) в программе W-IQ-TREE (Trfinopoulos et al., 2016).

Для подтверждения топологии и оценки апостериорной поддержки узлов был проведен Байесовский анализ (BI) в программе MrBayes v.3.2.7. (Ronquist et al., 2012), с использованием модели GTR+I+G, рекомендованной создателями программы. Для выборки значений параметров пропорционально их апостериорной вероятности, были запущены три независимых прогона MCMC, на 2,5 миллиона генераций, с выборкой каждые 1000 поколений и выжиганием (burn-in) 25%. Для визуализации байесовского филогенетического дерева использовалась программа FigTree v.1.3.1.

Для филогенетического анализа на основе 3-х маркеров использовано максимально возможное количество данных (Приложение А; Таблица 3.1; 3.2) из собственных исследований и имеющихся в GenBank: 65 видов / 142 образца из 13 родов семейства Dicranaceae: *Leucoloma* (6/8), *Sclerodontium* (2/2), *Mesotus* (1) *Paraleucobryum* (3/5), *Holomitrium* (1), *Parisia* (1), *Platyneuron* (2/2), *Wardia* (1), *Dicnemon* (1), *Braunfelsia* (1), *Dicranoloma* (2/3), *Chorisodontium* (2/3), *Dicranum* (42/112). Виды семейства Rhabdoweisiaceae (*Arctoa fulvella, Eucamptodon perichaetialis, Cynodontium asperifolium, Rhabdoweisia crispata*) привлечены в качестве внешней группы. *Dichodontium pellucidum, Diobelonella palustris, Fissidens subbasilaris, Fissidens nobilis, Hypodontium dregei* использованы нами для анализа с целью уточнения их положения относительно видов семейства Dicranaceae, по результатам предыдущих исследований (Hedderson et al., 2004; Huang et al., 2024a).

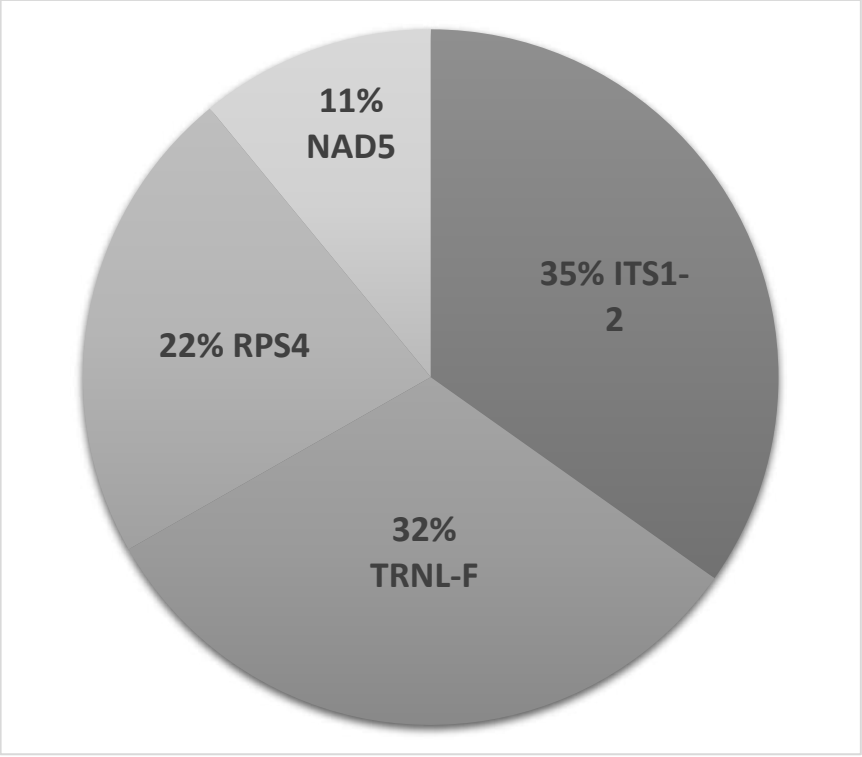


Рисунок 3.5 Количество образцов рода *Dicranum* с прочитанными нуклеотидными последовательностями

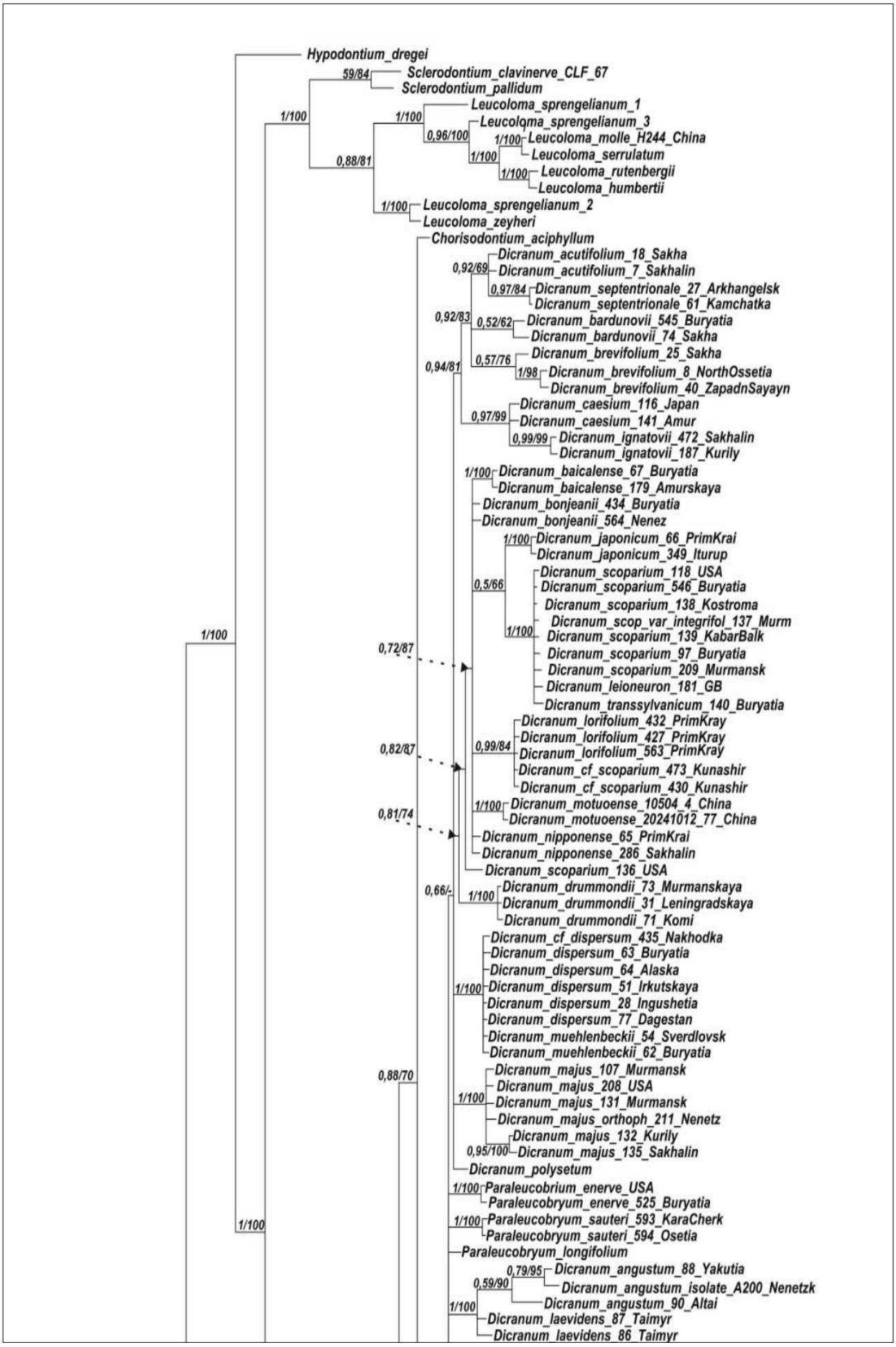
Объединенное выравнивание по 3 маркерам (142 последовательностей) имело длину 2147 пар нуклеотидов. Из них 1779 (82,8%) сайтов были константными, 262 (12,2%) – информативными, 106 (4,9%) – одиночными (синглтонными). Общее число различающихся паттернов (уникальных

комбинаций нуклеотидов) составило 577. Высокая доля константных сайтов отражает медленные темпы молекулярной эволюции, характерные для семейства Dicranaceae. Тем не менее, количество информативных сайтов оказалось достаточным для получения надежной филогенетической реконструкции методами максимального правдоподобия (ML) и байесовского анализа (BI).

Предпринятый нами филогенетический анализ видов семейства Dicranaceae с использованием 3-х маркеров (хлоропластных trnL-F и rps4, и митохондриального nad5) с довольно большой выборкой видов рода *Dicranum* (Рисунок 3.6), показывает б. м. сопоставимую картину с предыдущими работами по семейству (Рисунок 3.1; 3.2), поскольку нуклеотидные последовательности митохондриального локуса nad5 видов рода *Dicranum* слабо вариабельны. Во всяком случае касающиеся всех родов, кроме *Dicranum*, который на предыдущих деревьях очень слабо представлен (Рисунок 3.1; 3.2).

На филогенетической реконструкции виды двух родов *Leucoloma* и *Sclerodontium* образуют монофилетическую линию с высокой поддержкой и базальную кладу к остальным родам семейства (1/100). При этом образцы, идентифицированные как *Leucoloma sprengelianum,* парафилетичны и вероятно принадлежат разным видам, но поскольку нуклеотидные последовательности взяты из GenBank и образцов мы не видели, это остается лишь предположением. Высокая поддержка наблюдается у видов *Dicnemon seriatum* и *Mesotus celatus*, образующих одну кладу (1/100), но морфологически это разные виды из разных родов. А включение в анализ *Dichodontium pellucidum, Diobelonella palustris, Fissidens subbasilaris, Fissidens nobilis, Hypodontium dregei,* которые в исследованиях предыдущих авторов позволили группу *Leucoloma* и *Sclerodontium* отделять от Dicranaceae (Hedderson et al., 2004; Huang et al. 2024a), в данной реконструкции не позволяют этого сделать.

Высокая поддержка у следующей клады, объединяющей группу видов из 4 родов: *Wardia, Parisia, Dicranoloma, Braunfelsia* (1/100). Вероятно, виды рода *Dicranoloma* парафилетичны: *D. cylindrothecium* в кладе с *Braunfelsia dicranoides*


Hypodontium_dregei
59/84
Sclerodontium_clavinerve_CLF_67
Sclerodontium_pallidum
1/100
1/100
Leucoloma_sprengelianum_1
Leucoloma_sprengelianum_3
0,96/100
1/100
Leucoloma_molle_H244_China
1/100
Leucoloma_serrulatum
0,88/81
1/100
Leucoloma_rutenbergii
Leucoloma_humbertii
1/100
Leucoloma_sprengelianum_2
Leucoloma_zeyheri
Chorisodontium_aciphyllum
Dicranum_acutifolium_18_Sakha
0,92/69
Dicranum_acutifolium_7_Sakhalin
0,97/84
Dicranum_septentrionale_27_Arkhangelsk
Dicranum_septentrionale_61_Kamchatka
0,92/83
0,52/62
Dicranum_bardunovii_545_Buryatia
Dicranum_bardunovii_74_Sakha
Dicranum_brevifolium_25_Sakha
0,57/76
0,94/81
1/98
Dicranum_brevifolium_8_NorthOssetia
Dicranum_brevifolium_40_ZapadnSayayn
Dicranum_caesium_116_Japan
0,97/99
Dicranum_caesium_141_Amur
0,99/99
Dicranum_ignatovii_472_Sakhalin
Dicranum_ignatovii_187_Kurily
1/100
Dicranum_baicalense_67_Buryatia
Dicranum_baicalense_179_Amurskaya
Dicranum_bonjeanii_434_Buryatia
Dicranum_bonjeanii_564_Nenez
1/100
Dicranum_japonicum_66_PrimKrai
Dicranum_japonicum_349_Iturup
Dicranum_scoparium_118_USA
0,5/66
Dicranum_scoparium_546_Buryatia
Dicranum_scoparium_138_Kostroma
Dicranum_scop_var_integrifol_137_Murm
1/100
Dicranum_scoparium_139_KabarBalk
1/100
0,72/87
Dicranum_scoparium_97_Buryatia
Dicranum_scoparium_209_Murmansk
Dicranum_leioneuron_181_GB
Dicranum_transsylvanicum_140_Buryatia
Dicranum_lorifolium_432_PrimKray
Dicranum_lorifolium_427_PrimKray
0,82/87
0,99/84
Dicranum_lorifolium_563_PrimKray
Dicranum_cf_scoparium_473_Kunashir
Dicranum_cf_scoparium_430_Kunashir
1/100
Dicranum_motuoense_10504_4_China
0,81/74
Dicranum_motuoense_20241012_77_China
Dicranum_nipponense_65_PrimKrai
Dicranum_nipponense_286_Sakhalin
Dicranum_scoparium_136_USA
0,66/-
Dicranum_drummondii_73_Murmanskaya
1/100
Dicranum_drummondii_31_Leningradskaya
Dicranum_drummondii_71_Komi
Dicranum_cf_dispersum_435_Nakhodka
Dicranum_dispersum_63_Buryatia
Dicranum_dispersum_64_Alaska
1/100
Dicranum_dispersum_51_Irkutskaya
Dicranum_dispersum_28_Ingushetia
Dicranum_dispersum_77_Dagestan
Dicranum_muehlenbeckii_54_Sverdlovsk
Dicranum_muehlenbeckii_62_Buryatia
0,88/70
Dicranum_majus_107_Murmansk
Dicranum_majus_208_USA
1/100
Dicranum_majus_131_Murmansk
Dicranum_majus_orthoph_211_Nenetz
Dicranum_majus_132_Kurily
0,95/100
Dicranum_majus_135_Sakhalin
Dicranum_polysetum
1/100
Paraleucobrium_enerve_USA
Paraleucobryum_enerve_525_Buryatia
1/100
Paraleucobryum_sauteri_593_KaraCherk
1/100
Paraleucobryum_sauteri_594_Osetia
Paraleucobryum_longifolium
0,79/95
Dicranum_angustum_88_Yakutia
0,59/90
Dicranum_angustum_isolate_A200_Nenetzk
Dicranum_angustum_90_Altai
1/100
Dicranum_laevidens_87_Taimyr
Dicranum_laevidens_86_Taimyr

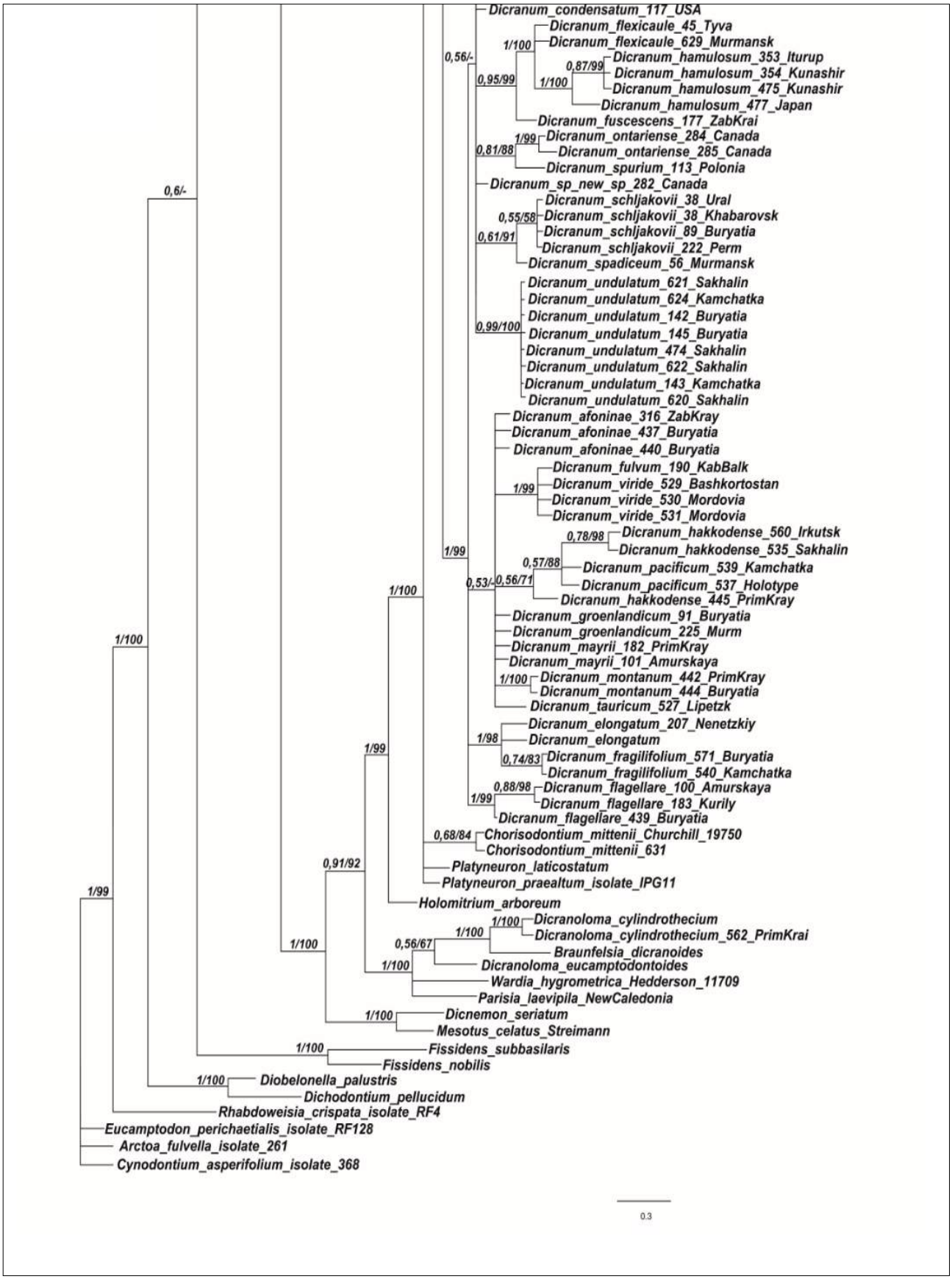


Рисунок 3.6 Реконструкция филогенетического дерева Dicranaceae на основе объединения трех маркеров (trnL-F, rps4, nad5). Апостериорная вероятность / ML поддержка показаны на ветвях.

показывают высокую поддержку (1/100), с которыми у *D. eucamptodontoides* слабая поддержка (0.56/67).

Группа *Holomitrium arboreum* является сестринской по отношению к остальным родам семейства *Dicranaceae* с высокой поддержкой (1/99). Виды рода *Platyneuron* не образуют дальнейшей группировки, по сравнению с видом *Chorisodontium mittenii* с низкой поддержкой (0.68/84), а виды последнего рода на этой реконструкции парафилетичны.

Виды родов *Dicranum* и *Paraleucobryum* образуют политомию с высокой поддержкой (1/99): с двумя маловидовыми узлами с сильными поддержками и двумя многовидовыми узлами со слабыми поддержками. Одновидовая клада *D. flagellare* показывает высокую поддержку (1/99), а клада *D. elongatum* включает *D. fragilifolium* с высокой поддержкой (1/98), несмотря на различия в морфологии и экологии этих видов. Эти виды, согласно реконструкции филогении на основе 6 маркеров видов рода *Dicranum* (Lang, Stech, 2014), относятся к одному таксону.

Первая многовидовая клада образована видами с трубчатыми листьями: *Dicranum afoninae, D. fulvum, D. viride, D. hakkodense, D. pacificum D. groenlandicum, D. mayrii, D. montanum, D. tauricum* с низкой поддержкой (0.53/-). Большинство из этих видов имеют морфологические структуры, способствующие вегетативному размножению: виды с разветвленными выводковыми флагелловидными веточками и виды с ломкими листьями, кроме *D. groenlandicum*. Три вида *D. afoninae, D. groenlandicum* и *D. mayrii* не образуют группировок. Два вида *D. fulvum* и *D. viride* образуют высоко поддерживаемую кладу (1/99), что довольно закономерно, поскольку морфологические признаки, отличающие их, заключаются в степени ломкости листьев и «форме жилки на поперечном срезе». Но эти виды имеют различия в нуклеотидных последовательностях ядерной ДНК (ITS1-2). Слабая поддержка у клады *D. pacificum* + *D. hakkodense* (0.56/71) на этой реконструкции, но по ядерному локусу ITS1-2 у этих видов также имеются явные различия и они образуют одновидовые подклады с высокой поддержкой (Ignatova, Fedosov, 2008), а по морфологическим признакам у них имеются не большие, но б.

м. достаточно стабильные различия по размерам клеток верхней части листа (Тубанова, Игнатова, 2025).

Вторая многовидовая слабо обоснованная политомическая группа включает остальные виды родов *Dicranum* и род *Paraleucobryum* (0.56/-), как с высокими, средними, так и со слабыми поддержками, а также 2 североамериканских таксона – *D. condensatum* и неясный образец (new sp_ 282):

1) 3 вида рода *Paraleucobryum,* 2 из которых образуют одновидовые клады с высокими поддержками (1/100) (*P. enerve, P. sauteri,*) и *P. longifolium*;

2) кладу с высокой поддержкой арктомонтанных видов с трубчатыми листьями *Dicranum laevidens,* включающей родственный вид *D. angustum* (1/99);

3) довольно высокая поддержка у морфологически близких видов секции *Fuscescentiformia*: *D. fuscescens, D. flexicaule, D. hamulosum* (0.95/99), что является довольно закономерным;

4) одновидовая клада *D. undulatum* с высокой поддержкой (0.99/100)

5) средняя поддержка (0.81/88) у клады *D. spurium*, включающего морфологически близкий вид *D. ontariense* из Северной Америки.

6) 2 слабо поддерживаемые клады видов рода *Dicranum*, из которых:

Первая клада со слабой поддержкой образуют полускрытые родственные виды *D. spadiceum* и *D. schljakovii* (0.61/91), различающиеся по размерам, но у них стабильно высокая поддержка по ядерному локусу (ITS1-2).

Во второй кладе, самая низкая поддержка во второй политомии (0.66/-), в которой объединены с высокой поддержкой 4 субклады и *D. polysetum*:

(1) Виды таксономически сложного комплекса *Dicranum acutifolium* (*D. septentrionale, D. bardunovii, D. brevifolium, D. caesium, D. ignatovii*) с умеренно высокой поддержкой (0.94/81), при этом *D. acutifolium* и *D. caesium* не образовали одновидовые группировки, что говорит о необходимости дальнейших исследований филогенетических взаимосвязей внутри этого комплекса.

(2) Еще один вид из этого комплекса – *Dicranum dispersum* – образует группу с высокой поддержкой на этой реконструкции с *D. muehlenbeckii* (1/100), традиционно относимым к другому комплексу видов. Это морфологически хорошо

различающиеся виды, занимающие разные экологические ниши и имеющие четкие различия по результатам молекулярно-генетического анализа ядерного локуса (ITS1-2) ДНК. Объединяет их сходство в строении жилки и клеток верхней части листа. Вероятно, они имеют происхождение от одного предка в прошлом и/или, это результат гибридизации.

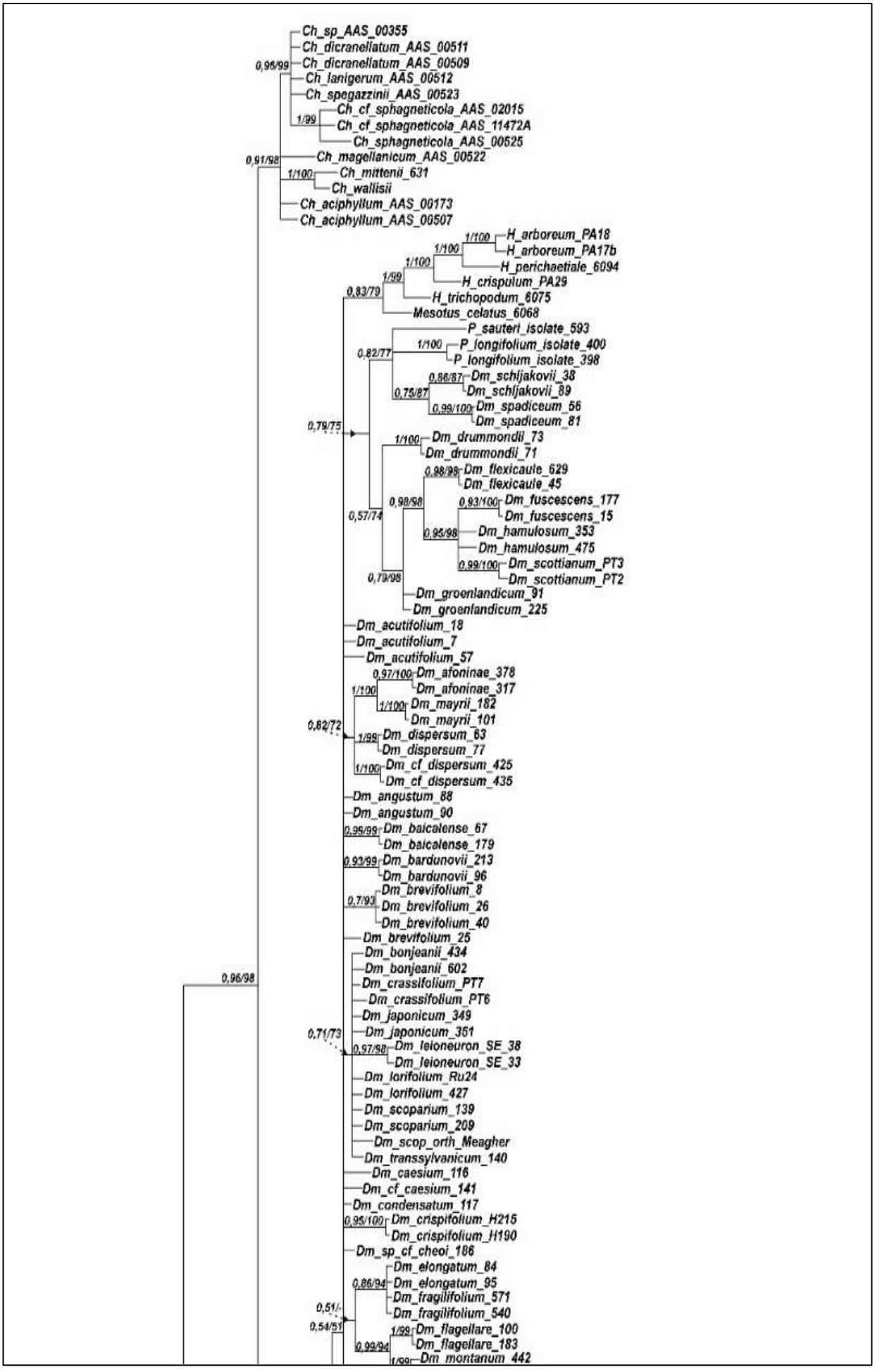
(3) В кладе с видами из типовой секции *Dicranum* базальную кладу к нему образует вид с вентральным эпидермисом на жилке – одновидовая субклада *D. drummondii* с внутренней высокой поддержкой (1/100). В целом же, поддержка этой клады довольно слабая (0.81/74). Также как и не высока поддержка субклады видов из типовой секции (0.82/87) *Dicranum* (*D. baicalense, D. bonjeanii, D. japonicum, D. lorifolium, D. scoparium, D. leioneuron, D. transsylvanicum, D. nipponense*), группируются с ломколистным видом *D. motuoense* из Китая. Большинство видов образуют одновидовые группировки с высокой поддержкой, кроме *D. bonjeanii*, морфологически близкий к *D. scoparium*, и *D. nipponense,* вид со специфическими морфологическими признаками, отличающими его от остальных видов секции. Необходимы дополнительные исследования по *D. lorifolium*, поскольку в его подкладу с высокой поддержкой (99/84) включаются образцы, определяемые нами морфологически как cf. *D. scoparium,* возможно амплитуда вариабельности признаков этого вида гораздо шире, чем было нами приведено (Tubanova et al., 2024, Тубанова, Игнатова, 2025). Также высока поддержка подклады типового вида *D. scoparium* (1/100), включающего близкие виды *D. leioneuron* (возможна ошибка определения) и *D. transsylvanicum*; последний имея морфологические отличия, идентичен с *D. scoparium* по результатам молекулярно-генетического анализа 4 локусов ДНК. Образец 136 из США, определенный как *D. scoparium,* оказывается парафилетичен основной группе образцов этого вида, поэтому требуется уточнение его статуса. У видов, образующих одновидовые клады/подклады – *D. baicalense, D. japonicum, D. motuoense* прослеживается высокий показатель поддержки (1/100).

(4) *Dicranum majus* образует одновидовую кладу с высокой поддержкой, но в группе с этим видом имеется подклада из дальневосточных образцов с умеренно высокой поддержкой (0.92/100). Известно, что на Дальнем Востоке у образцов *D.*

majus появляется дополнительный морфологический признак – вентральный эпидермис на поперечном срезе жилки, иногда полный, но чаще прерывистый. Возможно, при дальнейшем исследовании этого вида с привлечением дополнительных маркеров из него можно будет выделить новый таксон.

То, что виды рода *Paraleucobryum* образуют политомию с представителями рода *Dicranum*, было показано и на предыдущих деревьях (Рисунок 3.1; 3.2), таким образом, наши данные подтверждают результаты исследований других авторов. Вместе с тем, представители рода *Paraleucobryum* имеют уникальный морфологический признак – специализированную жилку с хлороцистами, окруженными гиалоцистами (обсуждение ниже), позволивший выделить их в отдельный род. Виды рода *Chorisodontium* по предварительным данным вероятнее всего парафилетичны, что не совсем согласуется с результатами предыдущего анализа (La Farge et al., 2002). Стоит отметить, что выборка видов в нашем анализе последнего рода очень мала, из 70 видов рода *Chorisodontium* имеются данные по 3 маркерам только у 3 видов рода в GenBank (таблица 3.1). Но несмотря на это, можно констатировать факт, что при увеличении количества маркеров в анализе ситуация несколько изменилась, по сравнению с использованием 1–2 маркеров. На мой взгляд, закономерно, что увеличение количества образцов с высоко вариабельными сайтами нуклеотидных последовательностей (например, у видов рода *Leucoloma*) несколько снижает показатели поддержки видов с менее вариабельными сайтами (*Dicranum*), вследствие чего некоторые виды не образуют дальнейших группировок. Это же касается и следующей филогенетической реконструкции.

На второй реконструкции филогенетического дерева (Рисунок 3.7) с использованием одного участка ядерной ДНК (ITS1-2) показана несколько иная картина. Для этого анализа были использованы 87 видов / 162 образца из 8 родов семейства Dicranaceae: *Chorisodontium* (8/13), *Dicnemon* (1/1), *Dicranoloma* (12/18), *Dicranum* (53/106), *Holomitrium* (4/5), *Leucoloma* (5/13), *Mesotus* (1/1), *Paraleucobryum* (3/5) (Приложение А; Таблица 3.1; 3.2). Виды семейства


Ch_sp_AAS_00355
Ch_dicranellatum_AAS_00511
0,96/99
Ch_dicranellatum_AAS_00509
Ch_lanigerum_AAS_00512
Ch_spegazzinii_AAS_00523
Ch_cf_sphagneticola_AAS_02015
1/99
Ch_cf_sphagneticola_AAS_11472A
Ch_sphagneticola_AAS_00525
0,91/98
Ch_magellanicum_AAS_00522
1/100
Ch_mittenii_631
Ch_wallisii
Ch_aciphyllum_AAS_00173
Ch_aciphyllum_AAS_00507
1/100
H_arboreum_PA18
1/100
H_arboreum_PA17b
1/100
H_perichaetiale_6094
1/99
H_crispulum_PA29
0,83/79
H_trichopodum_6075
Mesotus_celatus_6068
P_sauteri_isolate_593
1/100
P_longifolium_isolate_400
0,82/77
P_longifolium_isolate_398
0,86/87
Dm_schljakovii_38
0,75/87
Dm_schljakovii_89
0,99/100
Dm_spadiceum_56
Dm_spadiceum_81
0,79/75
1/100
Dm_drummondii_73
Dm_drummondii_71
0,98/98
Dm_flexicaule_629
Dm_flexicaule_45
0,98/98
0,93/100
Dm_fuscescens_177
0,57/74
Dm_fuscescens_15
0,95/98
Dm_hamulosum_353
Dm_hamulosum_475
0,99/100
Dm_scottianum_PT3
0,79/98
Dm_scottianum_PT2
Dm_groenlandicum_91
Dm_groenlandicum_225
Dm_acutifolium_18
Dm_acutifolium_7
Dm_acutifolium_57
0,97/100
Dm_afoninae_378
1/100
Dm_afoninae_317
1/100
Dm_mayrii_182
Dm_mayrii_101
0,82/72
1/99
Dm_dispersum_63
Dm_dispersum_77
1/100
Dm_cf_dispersum_425
Dm_cf_dispersum_435
Dm_angustum_88
Dm_angustum_90
0,95/99
Dm_baicalense_67
Dm_baicalense_179
0,93/99
Dm_bardunovii_213
Dm_bardunovii_96
Dm_brevifolium_8
0,7/93
Dm_brevifolium_26
Dm_brevifolium_40
Dm_brevifolium_25
Dm_bonjeanii_434
Dm_bonjeanii_602
0,96/98
Dm_crassifolium_PT7
Dm_crassifolium_PT6
Dm_japonicum_349
0,71/73
Dm_japonicum_351
0,97/98
Dm_leioneuron_SE_38
Dm_leioneuron_SE_33
Dm_lorifolium_Ru24
Dm_lorifolium_427
Dm_scoparium_139
Dm_scoparium_209
Dm_scop_orth_Meagher
Dm_transsylvanicum_140
Dm_caesium_116
Dm_cf_caesium_141
Dm_condensatum_117
0,95/100
Dm_crispifolium_H215
Dm_crispifolium_H190
Dm_sp_cf_cheoi_186
Dm_elongatum_84
0,86/94
Dm_elongatum_95
Dm_fragilifolium_571
0,51/-
Dm_fragilifolium_540
0,54/51
1/99
Dm_flagellare_100
0,99/94
Dm_flagellare_183
Dm_montanum_442

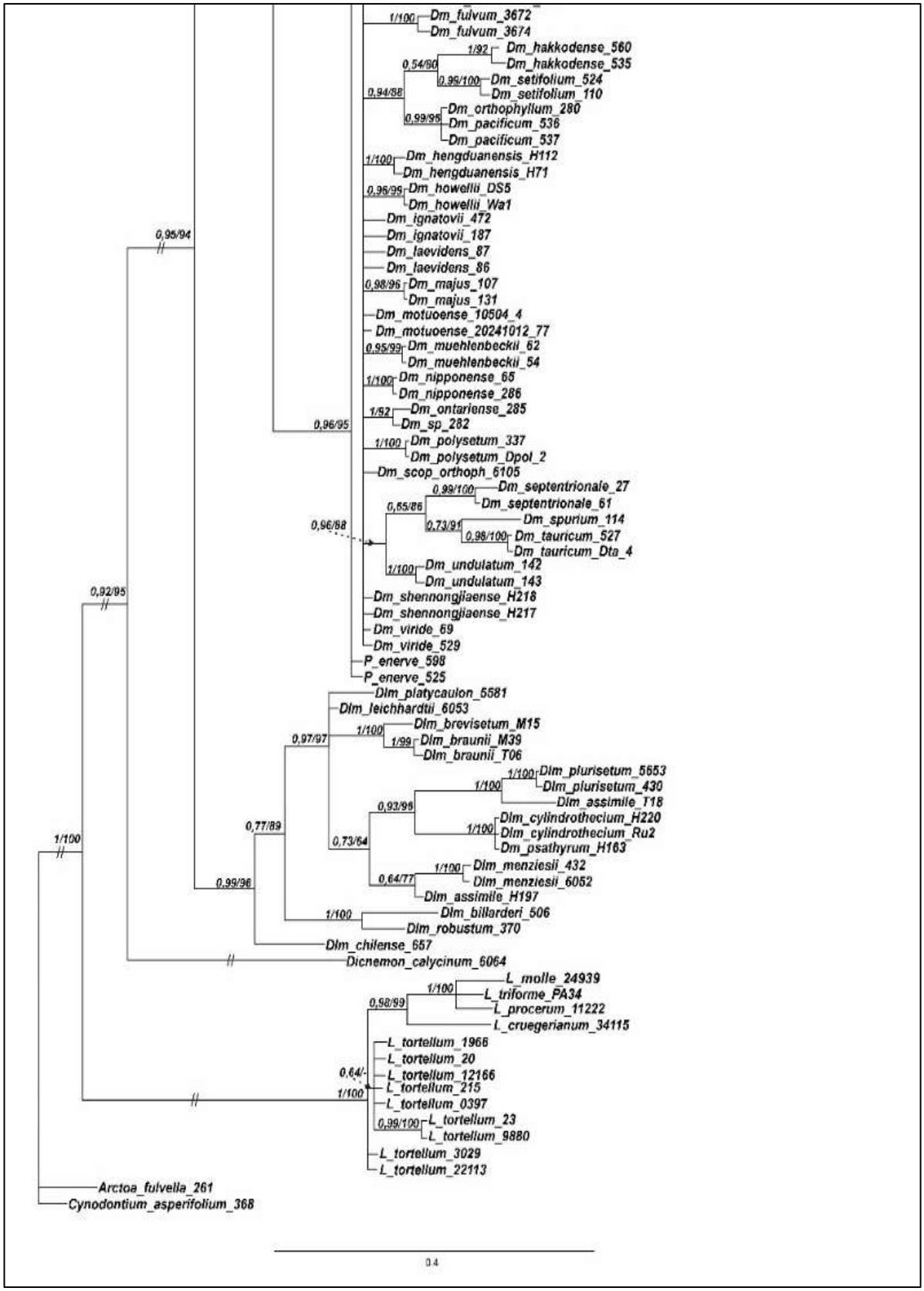


Рисунок 3.7 Реконструкция филогенетического дерева Dicranaceae на основе ядерного маркера ITS1-2. Апостериорная вероятность / ML поддержка показаны на ветвях. Принятые сокращения: *Dlm – Dicranoloma, L – leucoloma, Dm – Dicranum, Ch – Chorisodontium, P – Paraleucobryum, H – Holomitrium.*

Rhabdoweisiaceae были выбраны в качестве внешней группы: *Arctoa fulvella, Cynodontium asperifolium*.

Выравнивание по ядерному маркеру ITS1-2 продемонстрировало высокий уровень полиморфизма. Из 1282 пар нуклеотидов 560 (43.7%) оказались информативными. Высокое число уникальных нуклеотидных паттернов (1018 из 1282, 79.4%) свидетельствует о значительном филогенетическом сигнале, достаточном для разрешения отношений на видовом уровне.

В базальной кладе группируются виды рода *Leucoloma*; она с высокой поддержкой (1/100) формирует базальную кладу с остальными родами семейства. Типовой вид рода *Dicnemon – D. calycinum*, один из немногих видов этого рода с жилкой на листе и эпифит (изредка встречается на камнях и почве), образует умеренно высокую поддержку с последующими родами (0.92/95).

Высокая поддержка наблюдается в кладе видов рода *Dicranoloma* (0.99/96). Молекулярно-генетический анализ некоторых видов этого рода на основе ядерного локуса (ITS1-2) и хлоропластного локуса (trnL-F) был ранее представлен в работе Stech et al. (2006), целью которой было установить монофилию этого рода, однако использованный в работе семплинг не велик, включает всего 8 видов / 20 образцов. Поэтому данный анализ рода *Dicranoloma* не является достаточно репрезентативным. Данные по ITS1-2 *Dicranoloma assimile,* позаимствованные из GenBank (*D. assimile* (T18: Submitted in Genbank by Suleiman et al., 2013; и H197: Submitted by Huang et al., 2024a), принадлежат разным авторам. Эти образцы на филогенетической реконструкции по ядерному маркеру ITS1-2 парафилетичны и, вероятно, принадлежат разным видам. Высокую поддержку (1/100) показывают два разных вида *Dicranoloma cylindrothecium* и вид с запутанной таксономией *Dicranum psathyrum*, при этом российский и китайский образцы первого вида идентичны по нуклеотидным последовательностям. Эти данные свидетельствуют о необходимости дополнительных исследований по этой паре видов. В остальном же, все одновидовые клады *Dicranoloma* имеют высокую поддержку.

Виды рода *Chorisodontium* образуют кладу со средневысокой поддержкой (0.91/98), но мало какие виды образуют дальнейшую группировку в кладе, кроме

C. sphagneticola с высокой поддержкой (1/99) и клады с двумя видами *C. mittenii* и *C. wallisii* также с высокой поддержкой (1/100). Большинство представителей рода *Chorisodontium* не образуют дальнейшие группировки и имеют мало замен в нуклеотидных последовательностях ITS1-2 при имеющихся морфологических различиях.

Виды рода *Paraleucobryum* парафилетичны, типовой вид рода *P. enerve* находится в базальном положении к политомии родов *Dicranum, Holomitrium, Mesotus* и остальным видам рода *Paraleucobryum* с довольно высокой поддержкой (0.96/95). Но поддержка самой политомии низкая (0.54/51) и особенность этой политомии в том, что большинство видов рода *Dicranum* не образуют группировок, даже с близкими родственными видами. Возможно, это связано с тем, что в анализе использованы виды/роды семейства Dicranaceae, имеющие очень полиморфные сайты нуклеотидных последовательностей в отличие от слабо полиморфного *Dicranum*.

Двенадцать таксонов на политомии не образуют дальнейших группировок – это *Dicranum acutifolium, D. angustum*, 1 образец «*D. brevifolium*_25»*, D. caesium, D. condensatum,* «*Dicranum* sp. cf. *cheoi*_186»*, D. ignatovii, D. laevidens, D. motuoense, D. schennongjiaense, D. viride* и разновидность *D. scoparium* var. *orthophyllum*. Пять узлов политомии образованы одновидовыми кладами с высокой поддержкой: *D baicalense* (0.99/99), *D. fulvum* (1/100), *D. hengduanensis* (1/100), *D. nipponense* (1/100), *D. polysetum* (1/100), а 6 обозначены со средневысокой поддержкой, 5 из которых одновидовые: *D. bardunovii* (0.93/99), *D. crispifolium* (0.95/100), *D. howellii* (0.96/99), *D. majus* (0.98/96), *D. muehlenbeckii* (0.95/99) и *D. ontariense* + «*Dicranum sp.*_282» (1/92). Две клады политомии имеют средний уровень поддержки, каждая из которых содержит по 4 вида: клада (1) объединяет с поддержкой (0.94/88) дальневосточные виды: *D. hakkodense* (1/92), *D. setifolium* (0.99/100), *D. orthophyllum* + *D. pacificum* (0.99/95), а клада (2) объединяет с поддержкой 0.96/88 виды с разной морфологией, распространением и экологией: *D. septentrionale* (0.99/100), *D. spurium*, *D. tauricum* (0.98/100), *D. undulatum* (1/100).

Слабая поддержка у 4 многовидовых клад: (1) виды родов *Holomitrium* и *Mesotus* (0.83/79), с высокой поддержкой монофилии субклад первого рода; (2) самая многовидовая клада объединяет 10 видов родов *Paraleucobryum* и *Dicranum* (0.79/75): 7 видов с высокой поддержкой (*P. longiolium* (1/100), *D. schljakovii* (0.86/87), *D. spadiceum* (0.99/100), *D. drummondii* (1/100), *D. flexicaule* (0.98/98), *D. fuscescens* (0.93/100), *D. scottianum* (0.99/100)), и 3 вида не образуют группировок (*D. hamulosum, D. groenlandicum* и *P. sauteri*); (3) клада с 3 видами *Dicranum* (0.82/72), *D. afoninae* (0.97/100), *D. mayrii* (1/100) и двух генотипов одного вида *D. dispersum* (1/99) и дальневосточных образцов *D.* cf. *dispersum* (1/100); (4) 7 видов из типовой секции *Dicranum* (0.71/73), которые не образуют одновидовых группировок, кроме 2-х образцов *D. leioneuron* (0.97/98) из Швеции. Слабая поддержка у одновидовой клады *Dicranum brevifolium* (0.7/93). Четыре вида *Dicranum* с трубчатыми листьями (*D. elongatum* + *D. fragilifolium* (0.86/94), *D. flagellare* (1/99), *D. montanum* (1/99)) образуют кладу с очень низкой поддержкой (0.51/-).

Считается, что к филогенетическим гипотезам, основанным на анализе одного гена (в данном случае 1 маркера), следует относиться с осторожностью, поскольку филогения гена может не совпадать с филогенией организмов (Doyle, 1992; Goffinet et al., 2001). Отдельное использование локуса ядерной ДНК ITS1-2 в систематике семейства Dicranaceae в целом не используется для реконструкции филогенетического дерева, ранее нами применялось только на уровне отдельных видовых комплексов рода *Dicranum* (Tubanova et al., 2010; Tubanova, Ignatova, 2011; Tubanova et al., 2018). В результате всех проведенных анализов, нами сделан вывод, что маркер ядерной ДНК ITS1-2 подходит для баркодинга видов семейства Dicranaceae, поскольку различия в нуклеотидной последовательности у всех изученных нами видов имеются, и даже если они не многочисленны, но обычно стабильны. В отличие от хлоропластных (trnL-F, rps4) и митохондриального (nad5) маркеров, которые в случаях с близкими видами могут не иметь различий. Например, в нуклеотидных последовательностях по хлоропластному маркеру rps4 нет различий у пар видов *D. dispersum* и *D. muehlenbeckii*, *D. nipponense* и D.

bonjeanii, тогда как замены-вставки-делеции в нуклеотидных последовательностях этих видов по ядерному маркеру ITS1-2 имеются. Схожи нуклеотидные последовательности хлоропластной ДНК (rps4) у двух видов – *D. fragilifolium* и *D. elongatum*, но имеются небольшие различия: вставка небольшого сайта «CTCC» в ядерном локусе ITS1 у *D. elongatum* и т.д. При баркодинге мхов, как например, комплекса *Racomitrium canescens* авторы пришли также к выводу, что ITS-маркер показывает более высокие результаты по сранению с хлоропластными маркерами (Stech et al., 2013), или, например, у видов рода *Schistidium* (Горюнов, 2011).

3.3 Положение *Dicranoloma cylindrothecium* в семействе Dicranaceae

Из рода *Dicranoloma* во флоре мхов России отмечен один вид – *D. cylindrothecium*, который был изначально описан в роде *Dicranum* 1891 году Mitten. В последующем вид по морфологическим признакам был рассмотрен в роде *Dicranoloma* (Sakurai, 1952). Однако, ни в одном из ранних молекулярно-генетических исследований этот вид не включался в филогенетический анализ.

Нами были получены нуклеотидные последовательности ядерной (ITS1-2), хлоропластной (trnL-F, rps4) и митохондриальной ДНК (nad5) *Dicranoloma cylindrothecium*, и включены в филогенетический анализ. Реконструкция филогенетического дерева с участием разных наборов молекулярных маркеров ITS1-2, trnL-F, rps4 и nad5 показывает, что *D. cylindrothecium* в несколько отличных вариациях, но довольно стабильно группируется с *Braunfelsia dicranoides* и *Dicranum psathyrum* (Рисунки 3.4; 3.6; 3.7; 3.12). Современные данные, полученные в результате молекулярно-генетических исследований рода *Dicranum* в Китае с использованием 6 маркеров: trnL-trnF, nrITS1-5.8-ITS2 rps19-rpl2, rpoB, trnT-rps4, trnH-psbADic (Рисунок 3.4), позволили авторам статьи синонимизировать *D. psathyrum* с *Dicranoloma fragile* Broth. (Huang et al., 2024a), поскольку *D. psathyrum* образует высоко поддерживаемую кладу с представителем рода *Dicranoloma* и не может считаться видом рода *Dicranum* по результатам филогенетического анализа. Вопрос принадлежности *D. psathyrum* к роду *Dicranum* или *Dicranoloma* возникает

периодически (Hooker, 1820; Brotherus, 1924; Klazenga, 1999; Huang et al., 2024a). Надо отметить, что это не совсем согласуется с совершенно отличными морфологическими признаками обоих видов (Klazenga, 1999) и их взаимосвязь с видом рода *Braunfelsia* на филогенетическом дереве также вызывает вопросы. Вероятнее всего эти виды *Dicranum psathyrum* и *Dicranoloma cylindrothecium* принадлежат к другим существующим родам или новому роду / родам в семействе Dicranaceae.

Вопрос о выделении *Dicranoloma* в отдельный род обсуждается почти с момента его описания, при этом обычно отмечается его близость по морфологическим признакам к роду *Dicranum* (Takaki, 1966; Tan, Koponen, 1983; Eddy, 1988; и др.). Поскольку мало морфологических признаков, позволяющих однозначно отграничить *Dicranoloma* от *Dicranum* (например, кайма на листе), Norris, Koponen (1989) предложили отнести к роду *Dicranoloma* только 6 северо-восточно-австралийских и новокаледонских видов с очень хорошо развитой каймой, а все остальные виды отнести к роду *Dicranum.* Следуя этому, в следующем году Norris, Koponen (1990), при изучении флоры мхов п-ова Хуон (Папуа Новая Гвинея), включили 14 видов рода *Dicranoloma* в род *Dicranum*. Эта работа особенно ценна тем, что авторы привели подробное описание видов и их иллюстрации.

Вопрос близости этих 2 родов решался молекулярно-генетическими исследованиями частично семейства Dicranaceae (La Farge et al., 2002) и затем собственно представителей родов *Dicranoloma* и *Dicranum* (Stech et al., 2006). В последней работе был проведен филогенетический анализ участка хлоропластной (trnL-F) и ядерной ДНК (ITS1-2) части видов *Dicranoloma*, относимых к роду *Dicranum* sensu Norris, Koponen (1989) из-за их относительно небольшой каймы по сравнению с «настоящими» видами *Dicranoloma.* В результате авторы пришли к выводу, что на филогенетическом дереве виды рода *Dicranoloma* из Южного полушария четко отделяются от *Dicranum*, распространенного в основном в Северном полушарии. Согласно результатам этих работ роды *Dicranoloma* и *Dicranum* образуют монофилетические линии вместе с близкородственными

родами, и представляют собой две отдельные монофилетические группы, которые легко различить на молекулярно-генетическом уровне (Рисунок 3.8).

Род *Wardia* (Wardiaceae) был включен в семейство Dicranaceae на основании молекулярно-генетического анализа 18S рДНК и хлоропластной ДНК rps4 (Hedderson et al., 1999). Это поддерживается анализом 2 участков хлоропластной ДНК (trnL-F, rps4) (La Farge et al., 2002). На реконструкциях филогенетических деревьев с применением хлоропластных маркеров и в сочетании с митохондриальным маркером (Рисунок 3.2; 3.6) представители рода *Dicranoloma* ведут себя по-разному, виды этого рода группируются с видами родов *Wardia, Braunfelsia, Parisia*. На этой стадии молекулярно-генетических исследований рода *Dicranoloma*, уже можно делать предварительный вывод о неоднородности этого рода в целом и существующих таксономических проблемах.

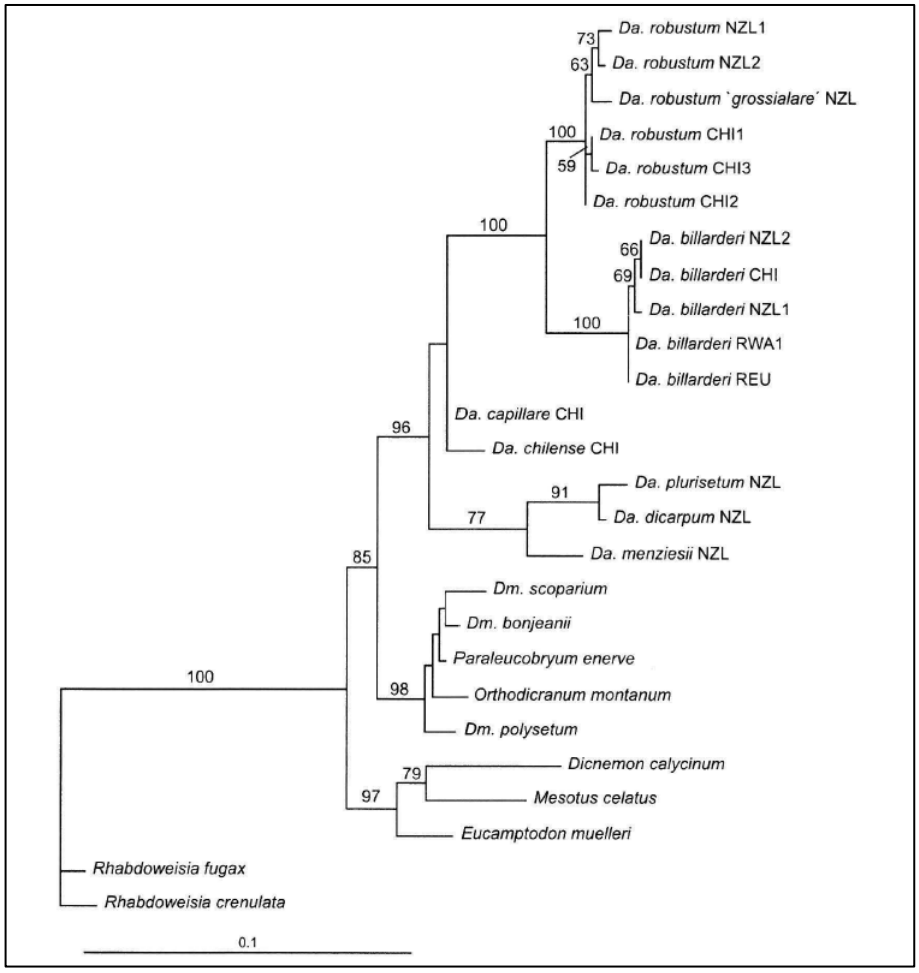


Рисунок 3.8 Филогенетическое дерево на основе комбинированных последовательностей trnL и ITS2 из 24 образцов Dicranaceae s.str.; дерево укоренено на двух видах рода *Rhabdoweisia* (по: Stech et al., 2006).

Что касается *Dicranoloma cylindrothecium*, то по результатам нашего исследования для этого вида показана высокая поддержка на филогенетическом дереве в группе с *Braunfelsia dicranoides* (Рисунок 3.6). И если оценивать морфологическое описание последнего вида и его рисунок, приведенный Norris, Koponen (1990), то очевидна очень высокая степень сходства этих двух видов из разных родов.

Для окончательного вывода необходимы дальнейшие исследования рода *Dicranoloma* с привлечением дополнительных молекулярных маркеров и расширением семплинга. Необходимо привлечение образцов типовых видов родов в молекулярно-генетический анализ для решения таксономических проблем этих видов / родов. Поэтому, до решения этого вопроса, *D. cylindrothecium* нами оставлен в роде *Dicranoloma*, что, в частности, отражено во «Флоре мхов России» (Тубанова, Игнатова, 2025).

3.4 Положение рода *Paraleucobryum* в семействе Dicranaceae

В заметке о секции *Paraleucobryum* рода *Dicranum* Loeske (1907) отмечает, что срез жилки видов рода состоит из 1 ряда хлороцистов и 2 рядов гиалоцистов и довольно близок к таковому у видов рода *Leucobryum*. Но считает, что род близок с родами семейства Dicranaceae и приводит в роде *Paraleucobryum* 3 вида: *P. enerve, P. longifolium, P. sauteri.*

Молекулярно-генетический анализ семейства Dicranaceae на основе 2-х хлоропластных локусов (La Farge et al., 2002), показал, что виды рода *Paraleucobryum* образуют политомию с представителями рода *Dicranum* и род входит в подсемейство Dicranoideae. Ранее два морфологически близких рода *Paraleucobryum* и *Brothera* относили к отдельному подсемейству Paraleucobryoideae семейства Dicranaceae. Но по результатам молекулярно-генетического анализа оказалось, что *Brothera* ближе к роду *Leucobryum (Leucobryaceae)*, чем к *Dicranum* или *Paraleucobryum* (Рисунок 3.1; 3.2). Отмечено, что *Paraleucobryum* остается единственным родом в семействе Dicranaceae, у

представителей которого развивается специализированная жилка с хлороцистами, окруженными гиалоцистами (Stech, 1999; La Farge et al., 2000). Ранее Müller, Frahm (1987) предположили, что это может быть обусловлено конвергентной эволюцией в виде превращения стереидов в гиалоцисты, способного легко происходить путем подавления деления клеток.

По строению жилки виды рода *Paraleucobryum* похожи на виды с широкой жилкой 2 родов – *Leucobryum* и *Campylopus*, что отмечалось ранее (Loeske, 1907; Frahm, 1982). Эти признаки строения следующие. 1) Виды рода *Paraleucobryum* сходны с видами рода *Leucobryum* тем, что образуют ряд хлороцистов, окруженных гиалоцистами (Рисунок 3.9); но отличия в том, что у видов *Paraleucobryum* клетки хлороцистов более толстостенные и выходят на дорсальную сторону жилки в виде выпячиваний клеток, а гиалоцисты расположены по 1 слою по обе стороны от хлороцистов, тогда как у видов рода *Leucobryum*, хлороцисты тонкостенные, имеют более правильную форму (квадратные или ромбоидальные на срезе) и не выходят на дорсальную сторону жилки, гиалоцисты имеют поры и в нижней части листа обычно многослойные; 2) жилка у видов рода *Paraleucobryum* похожа на жилку видов рода *Campylopus* из семейства Leucobryaceae с субстереидами (Рисунок 3.9: D–F) тем, что на внутренней стороне жилки более тонкостенные крупные клетки и дорсальная поверхность жилки шероховата, что видно на поперечном срезе (Рисунок 3.9). Но тем не менее, у видов рода *Campylopus* имеются указатели в 1 слой, субстереиды многослойные и клетки мелкие.

На наш взгляд, по строению жилки и других анатомо-морфологических признаков в роде *Paraleucobryum* образуются 2 группы: с одной стороны *P. enerve* и с другой стороны 2 вида *P. longifolium* и *P. sauteri* более близки между собой: у *P. enerve* утолщенные стенки клеток хлороцистов регулярно выходят на дорсальную поверхность. В результате образуются очень мелкие клетки визуально напоминающие балджинги, но эти клетки с очень маленьким просветом или даже без него, а у *P. longifolium* и *P. sauteri* выходящие на дорсальную поверхность клетки крупнее, с более крупным просветом и менее регулярны. На поперечном срезе видны более крупные выпячивания (Рисунок 3.9). Еще один признак,

который позволяет группировать эти виды – это пластинка листа: у *P. enerve* в основании образована узкими клетками, шириной около 5–7 мм, в то время как у *P. longifolium* и *P. sauteri* пластинка листа в основании состоит из прямоугольных клеток и достигает ширины около 10–15(–20) мм. Также эти виды отличаются строением внутреннего перихециального листа: у *P. enerve* жилка немного расширяется к верхушке и с коротким острием, по сравнению с равномерно сужающейся кверху жилкой с длинным острием у *P. longifolium* и *P. sauteri*.

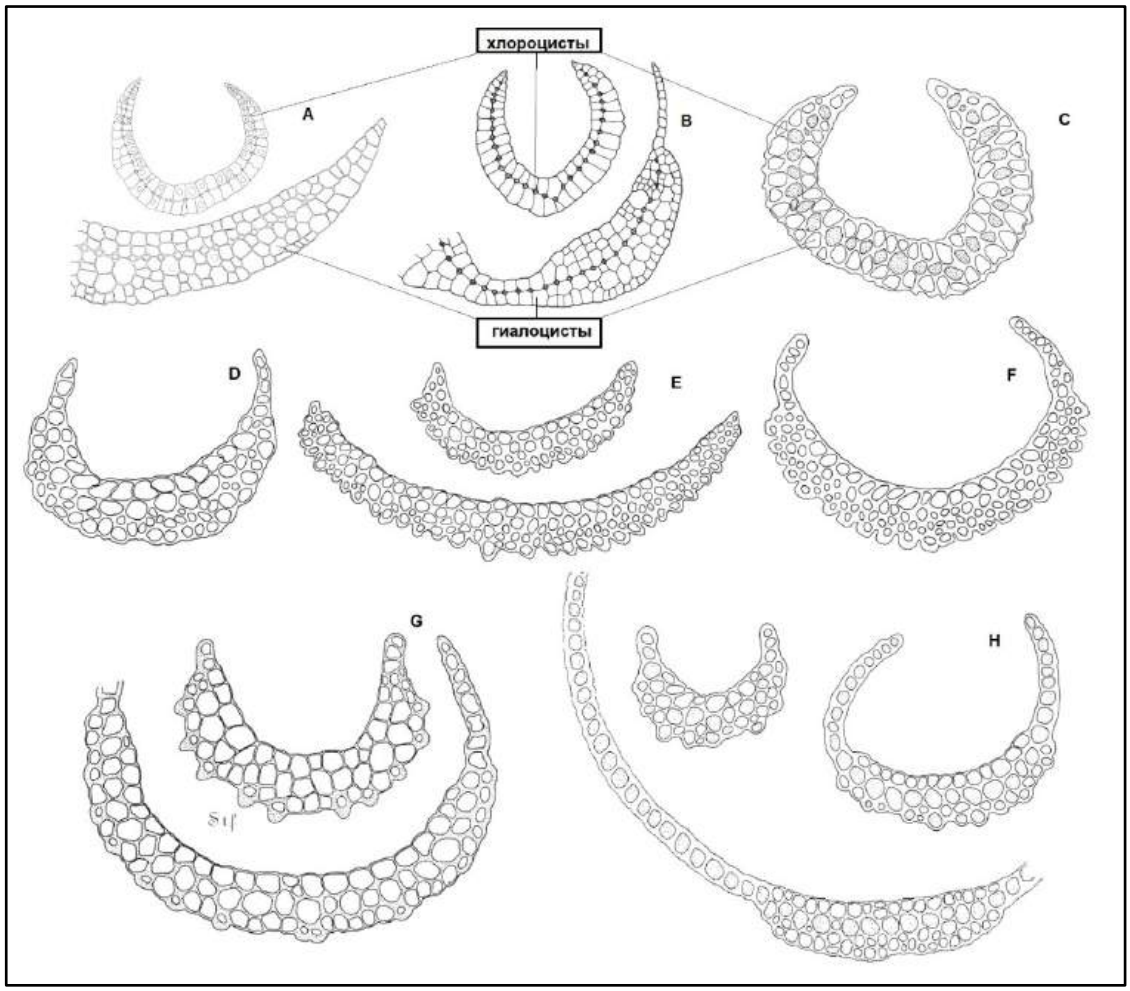


Рисунок 3.9 Поперечный срез жилки листа: A – *Leucobryum glaucum*; B – *L. juniperoideum*; C – *Paraleucobryum enerve*; D – *Campylopus pyriformis*; E – *C. gracilis*; F – *C. subulatus*; G – *P. longifolium*; H – *P. sauteri* (по: Флоре мхов России, 2025)

Сходства и различия в морфологии этих двух групп рода *Paraleucobryum* корреспондируют с их положением на реконструкциях филогенетических деревьев, построенных с использованием различных маркеров, где эти виды показывают разные позиции (Рисунки 3.6; 3.7; 3.12). Например, при совмещенном

анализе 2 хлоропластных (rps4, trnLF) и митохондриального маркера (nad5) виды рода *Paraleucobryum* образует политомию с представителями рода *Dicranum* (Рисунки 3.6; 3.10: 1), но без образования отдельной клады.

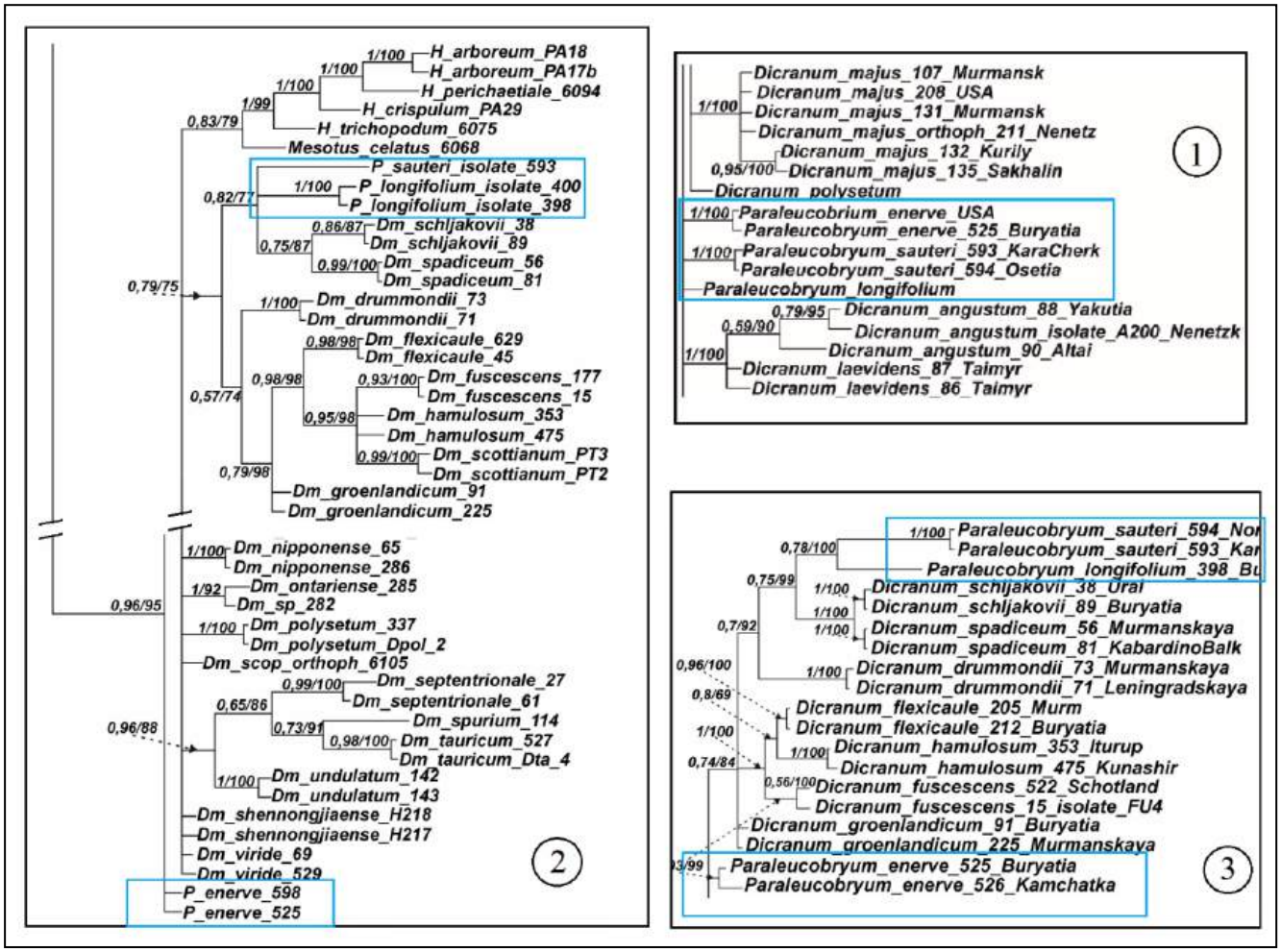


Рисунок 3.10 Фрагменты реконструкций филогенетических деревьев, полученных в результате анализа сочетаний разных локусов ДНК: 1 – фрагмент рисунка 3.6; 2 – фрагмент рисунка 3.7; 3 – фрагмент рисунка 3.12.

При использовании одного ядерного маркера (ITS1-2) виды рода *Paraleucobryum* парафилетичны на реконструкции филогенетического дерева. Образцы типового вида *P. enerve* образуют сестринскую позицию по отношению к политомии рода *Dicranum* и остальных 2-х видов *Paraleucobryum* с умеренно высокой поддержкой (0.96/95), а *P. longifolium* и *P. sauteri* в одной подкладе с видами рода *Dicranum* с вентральным эпидермисом на жилке и трубчатыми листьями (*D. spadiceum* и *D. schljakovii*) со средней поддержкой (0.82/77) (Рисунок 3.7; 3.10: 2). При объединенном анализе набора данных ядерной (ITS1-2),

хлоропластной (rps4, trnLF) и митохондриальной (nad5) ДНК, на филогенетическом дереве виды рода *Paraleucobryum* также парафилетичны (Рисунок 3.10: 3; 3.12). Виды этого рода образуют политомию с видами рода *Dicranum*. *Paraleucobryum longifolium* совместно с морфологически близким видом *P. sauteri* образует кладу с поддержкой (0.75/99), что немного ниже, чем при предыдущем анализе, но с 3 видами рода *Dicranum* (*D. schljakovii, D. spadiceum, D. drummondii*). А отличающийся от них по строению жилки *P. enerve* образует одновидовую кладу политомии с высокой поддержкой (0.93/99).

Изменчивое положение видов рода *Paraleucobryum* при анализе с различными сочетаниями маркеров и различия по морфологическим признакам скорей всего свидетельствуют о его гетерогенности. На наш взгляд, делать окончательные выводы стоит лишь при анализе более расширенного семплинга семейства Dicranaceae, включающего минимально виды всех родов семейства и максимально возможного количества видов родов в целом. И, возможно, применения дополнительных маркеров. Таким образом, до принятия окончательного решения, род *Paraleucobryum* рассматривается нами во «Флоре мхов России» в прежнем составе в семействе Dicranaceae (Тубанова, Игнатова, 2025).

3.5 Филогения и таксономия видов рода *Dicranum* на основе молекулярно-генетических данных

3.5.1 Филогения рода *Dicranum*: современное состояние и новые данные

Род *Dicranum* с использованием молекулярно-генетических методов широко изучался в Западной Европе (Lang, Naciri, 2010; Lang et al., 2014a; Lang, Stech, 2014; Lang et al., 2015; Kiebacher, Szövényl, 2024; Klink et al., 2025). По результатам этих исследований в GenBank внесено большое количество нуклеотидных последовательностей по различным локусам ДНК видов этого рода. В работе по баркодингу видов рода *Dicranum* из европейского арктического региона были

исследованы 16 видов рода и предложены наиболее перспективные для использования маркеры ядерной ДНК (ITS) и хлоропластной ДНК (trnL-F и rps4-trnT) (Lang et al., 2014a). Более широкие данные приведены в следующей статье (Lang, Stech, 2014) по видам рода *Dicranum*, где на основе 6 маркеров (trnL-trnF, nrITS1-5.8s-ITS2, rps19-rpl2, rpoB, trnT-rps4, trnH-psbADic) авторы рассматривают комплекс видов *D. scoparium*, и в результате молекулярно-филогенетической реконструкции ими предполагается тесная связь между видами с пластинками на дорсальной стороне жилки и с удлиненными клетками листа: *D. bonjeanii, D. howellii, D. nipponense, D. japonicum, D.* cf. *lorifolium* и *D. scoparium*, которые отделяются от близких видов *D. majus* и *D. polysetum*, а также *D. fuscescens* и *D. spadiceum* (бывшие разновидности *D. scoparium*). Особенно впечатляет широкая выборка образцов *D. scoparium* – 63 образца этого вида из Европы, Северной Америки и Азии этого вида использованы в анализе. При этом морфологический анализ видов проведен довольно слабо. Например, так и остались не понятными морфологичекие признаки *D. lorifolium,* приводимого впервые для флоры мхов России (Lang, Stech, 2014). Но молекулярно-генетические данные этого вида из GenBank, сходные с нашими данными и последующее изучение морфологии, позволили нам уточнить основные признаки этого вида, отличающие его от других видов секции *Dicranum* (Тубанова, Игнатова, 2025).

Несмотря на морфологическую вариабельность и довольно слабые диагностические признаки некоторых видов *Dicranum* в следующей работе авторами было подтверждено, что именно молекулярно-генетические данные в значительной степени поддерживают концепцию морфологических видов (Lang et al., 2015). В этой работе были проанализированы европейские виды (27 из 30) рода *Dicranum* (Рисунок 3.11) на основе 6 молекулярных маркеров.

Авторами обнаружены расхождения между морфологическими характеристиками и молекулярно-генетическими данными у 8 видов рода: *D. groenlandicum, D. elongatum, D. fragilifolium, D. scottianum, D. canariense, D. leioneuron, D. crassifolium* и *D. scoparium*. Из них *D. canariense* в последующем был

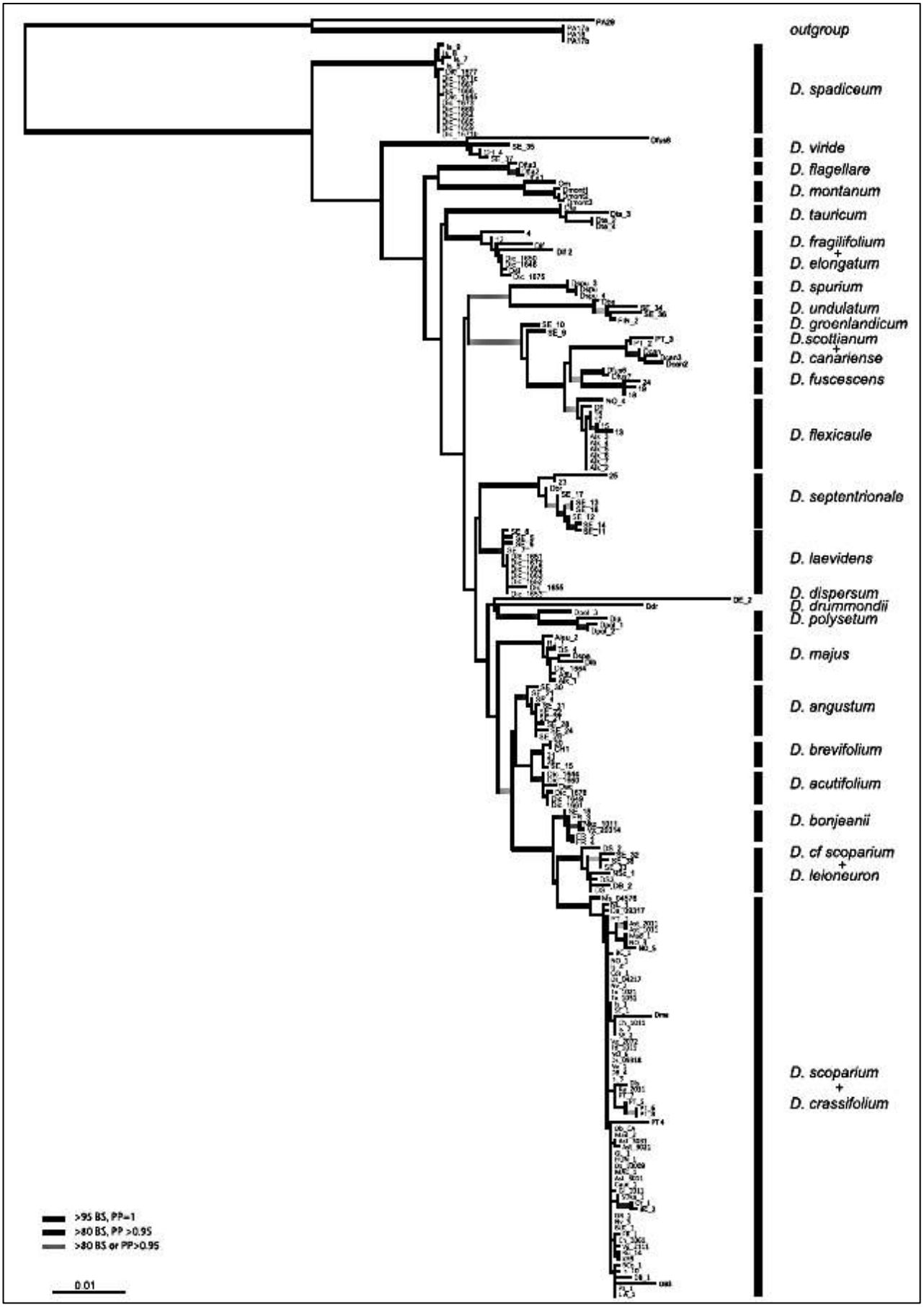


Рисунок 3.11 Реконструкция филогенетического дерева 27 европейских видов *Dicranum* на основе 6 маркеров (по: Lang et al., 2015).

синонимизирован с *D. scottianum* (Price et al., 2019). Под вопросом остается морфология пары таксонов *D. leioneuron* и *D.* cf. *scoparium* (образцы из Северной Америки), а остальные виды рода имеют морфологические признаки, отличающие их друг от друга. И, возможно, молекулярно-генетический анализ других локусов ДНК может изменить картину реконструкции филогенетических взаимоотношений этих видов.

Показано, что *Dicranum groenlandicum* не монофилетичен (Lang et al., 2015), что подтверждается также результатами наших молекулярно-генетических исследований этого вида на довольно большой выборке образцов и подтверждено существование 2 гаплотипов, морфология гаметофитов которых не отличима друг друга (Tubanova et al., 2016). Сравнение признаков этого вида с близкими видами *D. elongatum* и *D. laevidens* дано ниже.

В последние годы активно проводятся молекулярно-генетические исследования рода *Dicranum* в Китае. Опубликованы описания 3 новых видов: *D. hengduanensis* W.Z.Huang & R.L.Zhu, *D. shennongjiaense* W.Z.Huang & R.L.Zhu по результатам молекулярно-генетических исследований и *D. annapurnaense* W.Z.Huang, T.X.Zheng & Y.Huan Wu по результатам морфологических исследований образцов японских исследователей (Huang et al., 2023; Huang et al., 2024b; 2024c; 2024d). Приводится новый синопсис видов рода для Китая (Huang et al., 2024a), включающий 39 видов, из которых 5 видов новые для флоры мхов Китая выявлены по результатам молекулярно-генетического анализа, и только эти новые виды приводятся с описанием морфологических признаков и иллюстрацией. Это *D. spadiceum*, *D. dispersum* и описанные нами из России 3 вида: *D. bardunovii*, *D. schljakovii*, *D. baicalense*. Один из них, *D. dispersum,* был опубликован ранее для Китая (Tubanova, Badmaeva, 2012). Несмотря на то, что в работе приведены качественные фотографии анатомо-морфологических признаков новых видов и их подробное описание, на мой взгляд, работа носит предварительный характер, поскольку в этой работе нет ни молекулярно-генетических данных, ни иллюстративного материала по эндемичным видам рода *Dicranum* Китая, а также приводятся не подтвержденные литературные данные по видам рода,

распространенным в Европе. Нами совместно опубликован четвертый новый для науки вид рода с ломкими листьями из центрального Китая – *Dicranum motuoense* W.Z. Huang, Tubanova & Y.Huan Wu на основе интегративного подхода (Huang et al., 2025).

Третья реконструкция филогении видов рода *Dicranum* проведена нами путем сочетания данных нуклеотидных последовательностей ядерного локуса ITS1-2, хлоропластных локусов rps4 и rtnL-F, и митохондриального локуса nad5 (Рисунок 3.12). В общей сложности в анализ включены 110 образцов из семейства Dicranaceae, из которых 92 принадлежат 44 видам рода *Dicranum*, 41 вид собран в местонахождениях в России, 2 вида из Америки (*D. condensatum, D. ontariense*), и 1 из Китая (*D. motuoense*.). Также использованы в анализе 11 видов / 14 образцов из 8 родов семейства Dicranaceae (*Mesotus* (1/1)*, Chorisodontium* (2/2)*, Dicranoloma* (1/2), *Holomitrium* (1/1)*, Braunfelsia* (1/1)*, Wardia* (1/1)*, Parisia* (1/1) *и Paraleucobryum* (3/5)), по которым имелись собственные данные или были извлечены из базы данных GenBank (Приложение А; Таблица 3.1; 3.2). Четыре вида из семейства Rhabdoweisiaceae (*Arctoa fulvella, Cynodontium asperifolium, Eucamptodon perichaetialis, Oncophorus virens*) были выбраны в качестве внешней группы. Не включены в анализ виды, по которым в базе GenBank не имеется около половины или более нуклеотидных последовательностей, поскольку это не позволяет генерировать филогенетическое дерево в программе. Таковыми были американские, европейские и китайские виды рода *Dicranum*: *D. crassifolium, D. crispifolium, D. hengduanensis, D. howellii, D. leioneuron, D. scottianum, D. shennongjiaenense*.

Общая длина 110 последовательностей составляет 3189 пар нуклеотидов. Из них 2393 (75,0%) сайта были константными, 510 (16,0%) – парсимонийно-информативными, 286 (9,0%) – одиночными (синглтонными). Число уникальных нуклеотидных паттернов составило 1234. Высокая доля константных сайтов обусловлена включением медленно эволюционирующего митохондриального гена nad5, что согласуется с данными литературы о его консервативности у мхов. Несмотря на это, 510 парсимонийно-информативных сайтов обеспечивают

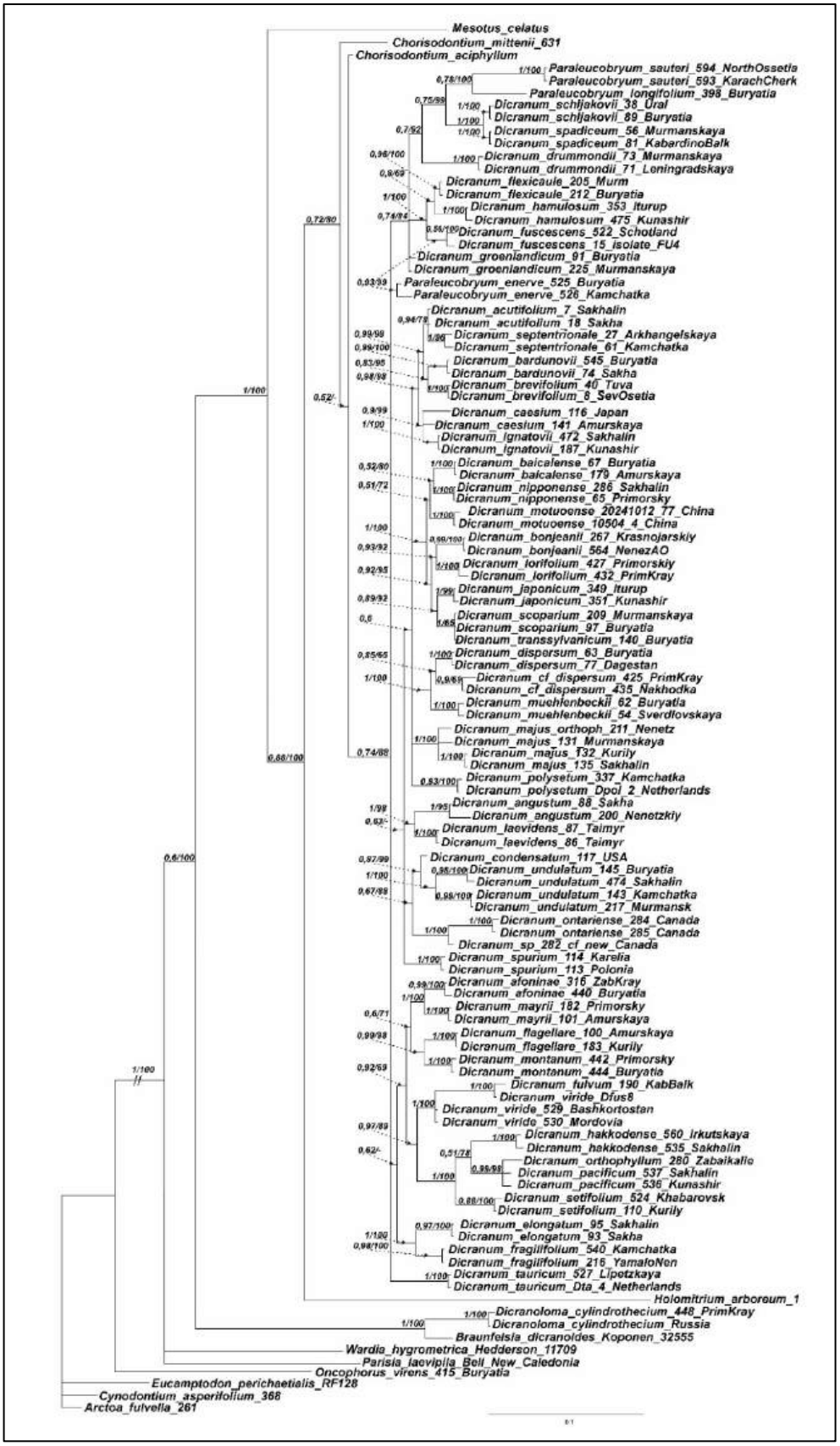


Рисунок 3.12 Реконструкция филогенетического дерева рода *Dicranum*, полученного из сцепленных последовательностей ядерного (ITS1-2), хлоропластного (trnL-F и rps4) и митохондриального (nad5) локусов ДНК. Апостериорная вероятность / ML поддержка показаны на ветвях.

достаточный филогенетический сигнал для реконструкции отношений как на видовом, так и на родовом уровне.

Два вида без жилки на листе, *Wardia hygrometrica* из Южной Африки и *Parisa laevipila* – эндемик Новой Каледонии, образуют параллельные, без образования клады структуры в базальной кладе семейства Dicranaceae. Далее группирующиеся виды все имеют жилку на листе. Два вида из разных родов, но морфологически довольно близкие *Dicranoloma cylindrothecium* и *Braunfelsia dicranoides* образуют высоко поддерживаемую кладу (1/100). Эти 4 вида из 4 родов образуют слабую поддержку с последующими видами семейства на реконструкции филогении Dicranaceae (0.6/-). *Mesotus celatus* образует сестринскую кладу видам *Chorisodontium*, которые парафилетичны, но со слабой поддержкой (0.52/-).

На филогенетическом дереве показана политомия видов 2 родов *Paraleucobryum* и *Dicranum* с довольно слабой поддержкой (0.74/88), с 3 узлами со слабой поддержкой и 2 одновидовых клад *Dicranum tauricum* с высокой поддержкой (1/100) и *Paraleucobryum enerve* с умеренно высокой поддержкой (0.93/99). При этом виды рода *Paraleucobryum* парафилетичны.

(1) Первая клада этой политомии включает 9 видов и состоит из 2 образцов *Dicranum groenlandicum,* которая не образует группировку, как было показано выше, этот вид по молекулярно-генетическим исследованиям неоднороден (Lang et al., 2015; Tubanova et al., 2016). Имеется подклада с высокой поддержкой, состоящая из морфологически близких видов: *D. hamulosum*, *D. flexicaule* и *D. fuscescens* (1/100). При этом, *D. hamulosum* морфологически гораздо ближе к *D. fuscescens,* но группируется с *D. flexicaule*, что позволяет предполагать его гибридное происхождение. Это довольно сложная группа, в которой у видов морфологические признаки очень вариабельны. Следующая группа из 5 видов с уровнем поддержки ниже среднего – это *D. drummondii, D. spadiceum, D. schljakovii, Paraleucobryum longifolium* и *P. sauterii* (0.7/92) – в целом морфологически разнородная группа, кроме 2 пар *D. spadiceum* и *D. schljakovii, P. longifolium* и *P. sauterii.* Но у видов *Dicranum* имеется вентральный эпидермис на жилке, что приблизительно похоже на увеличенные клетки в том же месте у видов

Paraleucobryum, и у всех округлый срез верхней части листа. Возможно, эти морфологические признаки имеют родственное происхождение.

(2) Вторая клада видов рода *Dicranum* – самая многочисленная и включает 25 видов с низкой поддержкой (0.63/-). Среди них подавляющее большинство видов с килеватыми в верхней части листьями, кроме *D. motuoense, D. muehlenbeckii, D. angustum* и *D. laevidens,* листья у которых трубчатые. На мой взгляд, это достаточно важный признак, который свидетельствует о разном развитии стенок клеток на внутренней и внешней стороне листа: у килеватых листьев идет равномерное развитие клеточных стенок как на внутренней, так и на внешней сторонах. А у трубчатых листьев стенки клеток на внутренней стороне развиваются «несколько слабее», чем на внешней. Вероятно, это обусловлено генетическими факторами.

Вторая клада показана с 4 узлами политомии, 2 из которых имеют высокие поддержки и 2 со слабой поддержкой. Первый узел этой политомии образует большая группа из 19 видов, состоящая из 5 сестринских клад с высокой или средневысокой поддержками.

1. Группа из 6 видов с высокой поддержкой (0.99/98): виды с килеватыми в верхней части листьями и имеющие большей частью паренхиматические клетки в верхней части пластинки листа – это *D. acutifolium*, *D. septentrionale*, *D. bardunovii*, *D. brevifolium*, *D. caesium* и *D. ignatovii.* Половина видов из них недавно описанные с применением молекулярно-генетических методов. Два вида *D. acutifolium* и *D. caesium* не образуют группировки. Первый вид очень вариабельный и возможно выявление полускрытых видов в его составе. Но анализ комплекса *D. acutifolium* показал, что морфологические различия внутри комплекса непрерывны (Lang et al., 2014a) и поэтому будет достаточно сложным выявить конкретно очерченные морфологически таксоны. Второй вид, *D. caesium,* выявленный впервые в России из Амурской области (Тубанова, 2013), близок с *D. ignatovii,* от которого отличается верхушкой и формой листа, наличием выводковых веточек. По поводу таксономии *D. caesium* имеются некоторые вопросы, поскольку соседство японского и амурского образцов на филогенетическом дереве указывает на их близкое родство. В то же время у них имеются молекулярно-генетические и

морфологические различия, требующие дальнейших исследований, которые следует начать с расширения семплинга и изучения типового образца *D. caesium.*

2. Семь видов, имеющих килеватые листья с продольными пластинками на дорсальной стороне жилки и удлиненные пористые клетки в верхней части пластинки листа, – это *Dicranum baicalense*, *D. nipponense*, *D. bonjeanii*, D. *lorifolium*, *D. japonicum, D. scoparium*, *D. transsylvanicum*, объединяются с *D. motuoense*, имеющим трубчатые ломкие листья с высокой поддержкой (1/100) Внутри группы все одновидовые подклады имеют высокие поддержки около (1/100), кроме *D. scoparium* и *D. transsylvanicum,* которые при морфологических отличиях имеют идентичные молекулярно-генетические данные. Считается, что отклонения в морфологии часто встречаются у мохообразных, растущих в неблагоприятных экологических условиях и что локальная адаптация может частично объяснить морфологические различия генетически схожих таксонов (Lang et al., 2015).

3. Два близких вида *Dicranum dispersum* и *D. muehlenbeckii* с высокой поддержкой (1/100) хорошо различающиеся морфологически и экологически, но похожие по наличию четкого вентрального эпидермиса на жилке (заметно на поперечном срезе) и укороченных клеток в верхней части пластинки листа образуют одну кладу. Первый вид образует две подклады, с довольно слабой поддержкой (0.85/65) и выделяет группу из 2 образцов с Дальнего Востока России, которые по морфологическим признакам гаметофита (строения листа) не отличаются от остальных типичных образцов *D. dispersum*.

4. Высокая поддержка полиморфного вида *Dicranum majus* (1/100), клада которого включает подкладу из дальневосточных образцов вида с вентральным эпидермисом на жилке (иногда полным, но чаще прерывистым) с высокой поддержкой (1/100) в отличие от европейских образцов вида. В свое время на большом фактическом материале были изучены европейские образцы *D. majus,* и авторы пришли к выводу, что растения этого вида различаются географически, и типичные растения имеют более южное распространение в Европе, а северный морфотип принадлежит разновидности *D. majus* var. *orthophyllum* (Hedenäs et al.,

2006). В данном филогенетическом анализе прямолистные образцы *D. majus* принимаемые за разновидность *D. majus* var. *orthophyllum,* генетически идентичны образцам типовой разновидности этого вида с односторонне серповидно согнутыми листьями. Тем не менее, в составе *D. majus*, с высокой долей вероятности, существует больше таксонов, чем принято считать в данное время. И для окончательного решения, необходимы дальнейшие исследования этого вида.

5. Образцы вида *Dicranum polysetum,* достаточно легко идентифицируемого морфологически даже в полевых условиях, группируются с достаточно высокой поддержкой (0.93/100).

Второй узел второй клады объединяет с высокой поддержкой (1/98) арктомонтанные виды с трубчатыми листьями и узкой жилкой: *Dicranum laevidens* и *D. angustum*, но у последнего вида наблюдается некоторая вариабельность в нуклеотидных последовательностях без различий в морфологических признаках. Тем не менее, поддержки одновидовых субклад этих видов высокие.

Третий узел второй клады – это слабо поддерживаемая клада (0.67/88), которая объединяет три вида с поперечно-волнистыми в разной степени, шероховатыми на дорсальной стороне и килеватыми листьями с паренхиматическими клетками в верхней части листа виды: *Dicranum condensatum*, *D. undulatum, D. ontariense* (0.67/88). Среди них *D. undulatum,* наиболее широко распространенный в северном полушарии, морфологически вариабельный и молекулярно-генетически довольно гетерогенный вид, что частично подтверждают результаты исследования Hedenäs (2019), который из анализа ITS и rpl16 локусов выявил для этого вида 18 гаплотипов, без четких морфологических различий. Остальные 2 вида распространены в Северной Америке. Высока вероятность наличия нового вида (таксона) среди североамериканских образцов *D. ontariense*, который группируется в одной кладе с ним с высокой поддержкой (1/100). Необходим дополнительный анализ образцов этой клады.

Европейский вид *Dicranum spurium* на филогенетической реконструкции отделяется от этой группы видов с б. м. схожими морфологическими признаками,

и образует отдельную кладу с высокой поддержкой (1/100), образуя четвертый узел второй клады.

(3) В третьей кладе политомии образуются 2 узла с высокой и средней поддержкой. В группе со средней поддержкой (0.92/69) объединены 12 видов рода *Dicranum*: *D. afoninae, D. mayrii, D. flagellare, D. montanum, D. fulvum, D. viride, D. hakkodense, D. pacificum, D. setifolium, D. elongatum, D. fragilifolium* с трубчатыми листьями и *D. orthophyllum,* у которого листья килеватые. С одной стороны, виды с флагелловидными веточками, близкие друг к другу по морфологическим признакам, образуют сестринские подклады с низкой поддержкой (0.6/71). Но все виды показывают высокую одновидовую поддержку, при этом *Dicranum montanum*, имеющий несколько отличные от других видов выводковые веточки с опадающими листьями, группируется с *D. flagellare*, а *D. mayrii* с *D. afoninae*. Уникальные морфологические особенности этих видов рассмотрены в статье (Tubanova et al., 2024).

С другой стороны, клада с более высокой поддержкой (0.97/89) включает виды с б. м. разнородными морфологическими признаками: с ломкими листьями – *D. hakkodense*, *D. pacificum*, *D. viride*; со слабо ломкими листьями – *D. fulvum*; с не ломкими листьями – *D. setifolium*; вид, совершенно отличный по морфологии от предыдущих видов – *D. orthophyllum*, относящийся к типовой секции *Dicranum*. Подклада *D. viride*, включающая *D. fulvum* (1/100), как было описано выше по анализу пластидных маркеров, группируется вместе с высокой поддержкой (1/99) (Рисунок 3.6). Хотя по данным ядерного локуса ITS1-2 эти виды не являются близкими (Рисунок 3.7), но совмещенный анализ показывает их родство. Западноевропейский образец «*D. viride* Dfus8», использованный в нашем анализе из GenBank, определенный ранее как *D. fuscescens* (Lang, Stech, 2014), группируется с нашими образцами *D. fulvum* по данным ядерного локуса ITS1-2. Также в этой статье приводится еще один образец *D. viride* CH_4, который по морфологии был определен как *D. muehlenbeckii* (Lang, Stech, 2014). Очевидно, необходимы дальнейшие исследования этих двух видов. Выявленные нами морфологические отличия, возможно уменьшат долю ошибок в определении

видов, но использование молекулярно-генетического анализа по ядерному локусу ITS1-2 явно могут помочь в детерминации видов (Тубанова, Игнатова, 2025).

Довольно разнородная группа объединяется с высокой поддержкой (1/100), что вполне ожидаемо для морфологически близких видов *Dicranum hakkodense*, *D. pacificum*, *D. setifolium,* но довольно сомнительно, на наш взгляд, для *D. orthophyllum*. Необходимо провести ревизию молекулярно-генетических данных последнего вида, поскольку не исключена ошибка. Сомнения появились при обширном анализе данных, а при анализе отдельных групп ранее эта ошибка не была замечена. Все 3 вида с трубчатыми листьями показывают высокую и умеренно высокую поддержки.

Несколько отличны показатели, полученные в этой реконструкции филогении видов с трубчатыми листьями (Рисунок 3.12), от предыдущих анализов (Рисунок 3.6; 3.7; 3.11), как наших, так и других исследователей (Lang, Stech, 2014). *Dicranum elongatum* (0.97/100) и *D. fragilifolium* (0.98/100) показывают высокую поддержку, в то же время эти виды образуют высоко поддерживаемую сестринскую кладу (1/100). При этом, *D. elongatum* по морфологии чаще всего рассматривается в группе с *D. groenlandicum,* а второй – в группе с *D. tauricum*, но в действительности они находятся на достаточно далекой генетической дистанции.

Необходимо отметить, что комбинированный анализ всех 4 маркеров повысил статистические поддержки кластеров на уровне видов, по сравнению с анализами 3 маркеров (trnL-F, rps4, nad5) и 1 маркера (ITS1-2), что было отмечено ранее при анализе 6 маркеров видов рода *Dicranum* (Lang, Stech, 2014). В том числе и все виды рода *Dicranum,* описанные нами с применением интегративного подхода, имеют высокую статистическую поддержку на реконструкции филогенетического дерева с привлечением 4 локусов ДНК (*D. schljakovii* (1/100), *D. septentrionale* (1/96), *D. bardunovii* (0.99/100), *D. ignatovii* (1/100), *D. baicalense* (1/100), *D. motuoense* (1/100), *D. afoninae* (0.99/100)) и подтверждают соответствие концепции морфологического вида молекулярно-генетическим представлениям о них.

3.5.2 Новые виды рода *Dicranum*

***Dicranum septentrionale* Tubanova & Ignatova**

Для выяснения статуса *Dicranum pseudacutifolium* Otnyukova (Otnyukova, 2007) и его взаимосвязи с таксонами, которые известны как сложный комплекс видов: *D. acutifolium*, *D. brevifolium*, *D. flexicaule* и *D. fuscescens*, нами использовался интегративный подход (Tubanova et al., 2010). Морфологические исследования были основаны на коллекциях MHA, MW, KRF, UUH, LE, IRK. Три «наиболее типичных» образца *D. acutifolium* были включены в исследование, а также 7 образцов *D. brevifolium* из разных регионов. Предпочтение было отдано морфотипам, которые несколько отличались друг от друга по анатомической структуре. Данные об образцах и номера из Genbank приведены в Приложении А. Видовые названия на рисунке 3.13 даны так, как они были определены по морфологии. Для молекулярно-генетического анализа использован маркер ядерной ДНК (ITS1-2).

В результате филогенетического анализа было получено бутстреп дерево (Рисунок 3.13), на котором *Dicranum fuscescens*, *D. flexicaule* и три образца *D. pseudacutifolium* (включая части изотипа и голотипа) оказались в терминальной группе.

Родственным этому терминальному виду является таксон, образованный тремя северными образцами *D. brevifolium*. Базальная политомия включает *Dicranum acutifolium*, три образца, идентифицированные нами как *D.* cf. *pseudacutifolium*, и кладу из четырех образцов *D. brevifolium*. Была обнаружена высокая поддержка для всей терминальной клады, образованной *D. flexicaule*, *D. pseudacutifolium* и *D. fuscescens* (99), а внутри него также для клады *D. fuscescens* (87). Клады *D. flexicaule* и *D. pseudacutifolium* получили низкую поддержку (64) несмотря на то, что визуальный анализ выравнивания не выявил ни одной информативной замены в этой группе из 6 образцов. Кроме того, высокая поддержка (82) была обнаружена для клады, состоящей из трех северных образцов *D. brevifolium*.

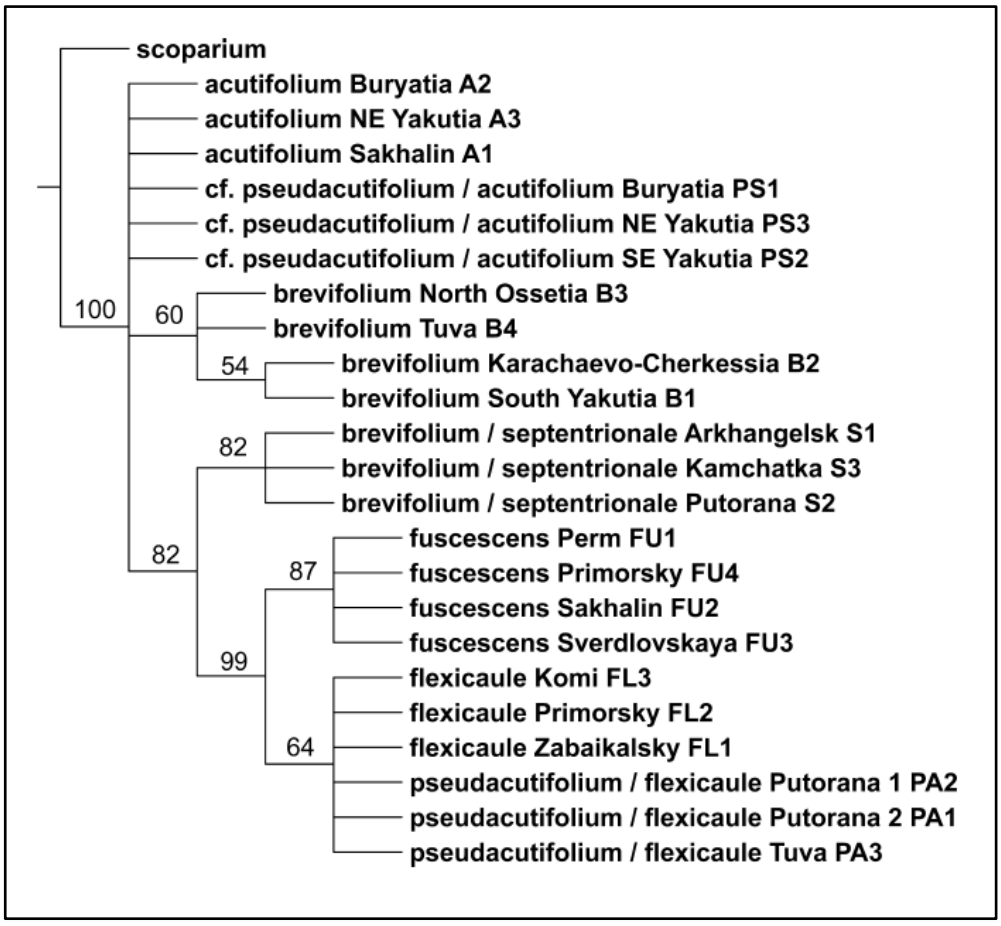


Рисунок 3.13 Бутстреп дерево для видов *Dicranum acutifolium* и *D. fuscescens*, укоренное на *D. scoparium*. С поддержкой выше 50, рассчитанное 3000 повторением циклов в программе Nona.

В результате данного исследования сделаны следующие заключения.

1. Настоящий анализ не подтверждает ни отдельного положения типовых экземпляров *Dicranum pseudacutifolium* от ранее описанного и широко распространенного *D. flexicaule*, ни однородности первого вида. Экземпляры, идентифицированные как *D. pseudacutifolium*, встречаются в двух кладах, вместе с *D. flexicaule* и *D. acutifolium*, видами, которые были признаны Т.Н. Отнюковой (Otnyukova, 2007) наиболее похожими на *D. pseudacutifolium*. Согласно оригинальному описанию, отличия *D. pseudacutifolium* от *D. flexicaule* заключаются в прямых и тонких клеточных стенках пластинки против «непрямых» и утолщенных клеточных стенок пластинки (что, по нашим наблюдениям, у *D. flexicaule* не является стабильным признаком). Кроме того, у *D. flexicaule* «килевидно-желобчатые, похожие на щипцы листья в поперечном сечении» и «килевидно-трубчатые листья». Другие отличительные признаки, перечисленные в

таблице цитированной статьи, многочисленны и еще более изменчивы, так что любой из них может встречаться у *D. flexicaule*. Хотя клада, образованная тремя экземплярами *D. pseudacutifolium* и тремя экземплярами *D. flexicaule*, имеет лишь умеренную поддержку (64), отсутствие различий в нуклеотидной последовательности указывает на то, что эти шесть экземпляров более похожи друг на друга, чем, например, *D. flexicaule* и *D. fuscescens*. Два последних вида последовательно отличаются 3 заменами (Рисунок 3.14), несмотря на то, что: (1) *D. flexicaule* и *D. fuscescens* часто считаются очень близкородственными и иногда рассматриваются как внутривидовые таксоны одного вида; (2) оба вида были представлены в анализе образцами из Европейской части России и Дальнего Востока России, причем расстояние между местонахождениями свыше 5 тыс. км.

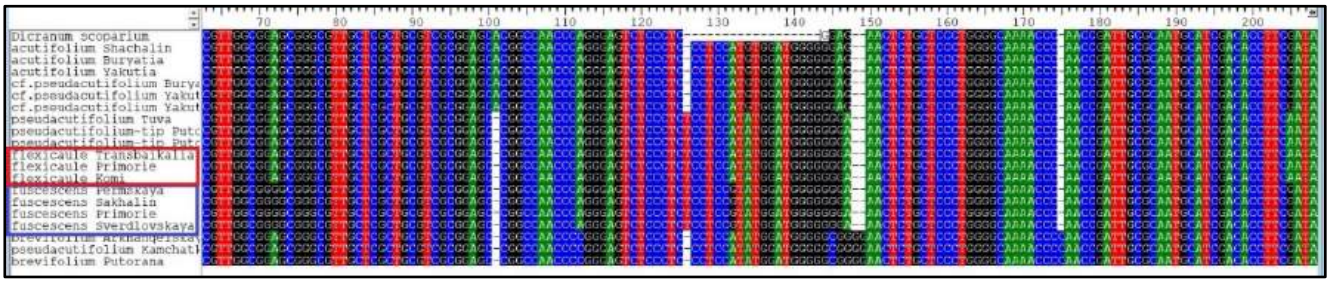


Рисунок 3.14 Участок выравнивания ITS1. У образцов *Dicranum flexicaule* и *D. fuscescens,* замены в позициях 72, 132 и 205.

Анализ морфологии показал, что типовой образец *Dicranum pseudacutifolium* был выбран среди не очень типичных растений *D. flexicaule* с довольно тонкими клеточными стенками и менее изогнутыми листьями. Поэтому *D. pseudacutifolium* здесь должен быть отнесен к *D. flexicaule*.

2. Семь образцов *Dicranum brevifolium*, включенные в анализ, разделились на 2 группы: (группа 1) имеет высокую поддержку (82) и образует кладу к 2 видам *D. fuscescens–D. flexicaule,* в то время как вторая (группа 2) имеет довольно слабую поддержку (60) и появилась в неразрешенной кладе с *D. acutifolium* (Рисунок 3.13). Первоначально все эти растения были идентифицированы как *D. brevifolium*, поскольку в сухом состоянии их листья б. м. сильно скрученные, клетки верхней части пластинки листа расположены продольными рядами, имеют умеренно утолщенную стенку и отчетливые балджинги на продольных стенках клеток, что

заметно на поперечном срезе листа. Однако растения обладают признаками, характерными для каждой из этих двух групп. Но клетки основания листа постепенно переходят от удлиненных до более коротких прямоугольных срединных клеток в группе 1 по сравнению с резко отличающимися от более коротких квадратных клеток середины листа в группе 2. Растения группы 2 соответствуют описанию *D. brevifolium* и согласуются с голотипом по всем существенным признакам. Поэтому название *D. brevifolium* применено к группе 2, а группа 1 описана нами как новый вид – *D. septentrionale* (Tubanova et al., 2010).

Dicranum septentrionale был обнаружен в горах Австрии и Швейцарии и исследован с помощью молекулярно-генетического анализа, поскольку криптические виды представляют собой значительную часть биоразнообразия, особенно среди мхов (Kiebacher, Szövényi, 2024). Авторами проведен параллельный анализ филогенетических деревьев по отдельным хлоропластному (trnL-F) и ядерному (ITS1-2) маркерам и обнаружено их несоответствие друг с другом, что позволило им сделать вывод, что *D. brevifolium* и *D. septentrionale* филогенетически лишь отдаленно связаны друг с другом. При анализе многих морфологических признаков измерялись размеры клеток верхней части и основания листа, размеры листа, шероховатость жилки и т.д. На основании данного исследования они заключили, что морфологическое сходство этих видов настолько велико, что для их идентификации предлагают использовать молекулярно-генетический анализ. Далее, авторы предполагают, что эти два вида отличаются условиями местообитания, и что *D. septentrionale* распространен только на карбонатных породах (Kiebacher, Szövényi, 2024).

Действительно клетки верхней части листа довольно сильно варьируют в размерах и их значения у этих двух видов могут перекрываться. Нами выявлено, что все-таки морфологически эти виды различать возможно и одним из основных признаков являются размеры клеток средней части листа: у *Dicranum brevifolium* укороченные до коротко прямоугольных, (6–)10–18(–28) μm, и удлиненные у *D. septentrionale*, (11–)16.5–31(–52) μm (Тубанова, Игнатова, 2025). Поскольку этот

вид вызывает дискуссии, в будущем необходимо провести еще больше морфометрических исследований близких видов группы *D. acutifolium.*

Таким образом, молекулярно-генетический анализ не подтверждает обособленности типовых экземпляров *Dicranum pseudacutifolium* от ранее описанного и широко распространенного *D. flexicaule*, поэтому название *D. pseudacutifolium* следует считать синонимом *D. flexicaule.* Вместе с тем, проведенные исследования в этой группе позволили выявить новый полускрытый вид *D. septentrionale.*

***Dicranum bardunovii* Tubanova & Ignatova**

В ходе исследования рода *Dicranum* в гербариях были обнаружены образцы с необычным сочетанием признаков. Форма листьев и поперечный срез листа были сходны с таковыми у *D. acutifolium*, в то время как поперечно-волнистая пластинка листа с острыми мамиллами на дорсальной стороне жилки и в верхней части листа напоминали отчасти *D. drummondii*. Такие экземпляры были изучены нами с применением интегративного подхода и результаты этих исследований обсуждаются в статье (Tubanova, Ignatova, 2011).

Для молекулярно-генетического анализа были использованы 2 образца предположительно нового вида из Якутии и 1 образец из Бурятии. Был изучен локус ядерной ДНК (ITS1-2), и для сравнения были использованы ее последовательности из наших предыдущих исследований (Приложение А), а также данные сайта Genbank. Разница в нуклеотидных последовательностях ITS1-2 между *Dicranum acutifolium* и этими образцами была небольшой и заключалась всего в одной замене ITS1, но в ходе дальнейших исследований были выявлены дополнительные различия по хлоропластному маркеру (trnL-F) (Рисунок 3.15). В то же время, *D. drummondii* продемонстрировал значительные отличия от этой группы в нуклеотидных последовательностях ITS1-2 и на филогенетическом дереве он занимает базальное положение по отношению к кладе, образованной ломколистными видами *D. viride*, *D. hakkodense* и *D. pacificum* (Рисунок 3.16).

На филогенетическом дереве, основанном на анализе локуса ядерной ДНК (ITS1-2), 3 экземпляра предположительно нового вида образовали довольно слабо поддерживаемую кладу в пределах базальной клады (Рисунок 3.16). Эта клада включает также несколько экземпляров *Dicranum acutifolium* и кладу 3 образцов *D. brevifolium*. Это соответствует близкому морфологическому сходству этих видов, например, на поперечном срезе листья килеватые в верхней части листа. Однако некоторые устойчивые морфологические различия в сочетании с небольшими различиями в последовательностях подтверждали их видовой статус, в том числе как нового вида, который и был описан нами как *Dicranum bardunovii*.



Рисунок 3.16 Фрагменты выравнивания видов *Dicranum* ITS1 (верхняя часть рисунка) (180 замена) и trnL-F (нижняя часть) (вставка 402–408).

Dicranum bardunovii растет обычно на почве и гнилой древесине, иногда также на основаниях стволов деревьев в лиственничных и еловых лесах, а также в смешанных, березовых и осиновых лесах, в зарослях ольхи на склонах речных долин, между камнями курумовых полей в субальпийском поясе; однажды его собрали между камнями по берегу ручья недалеко от границы леса.

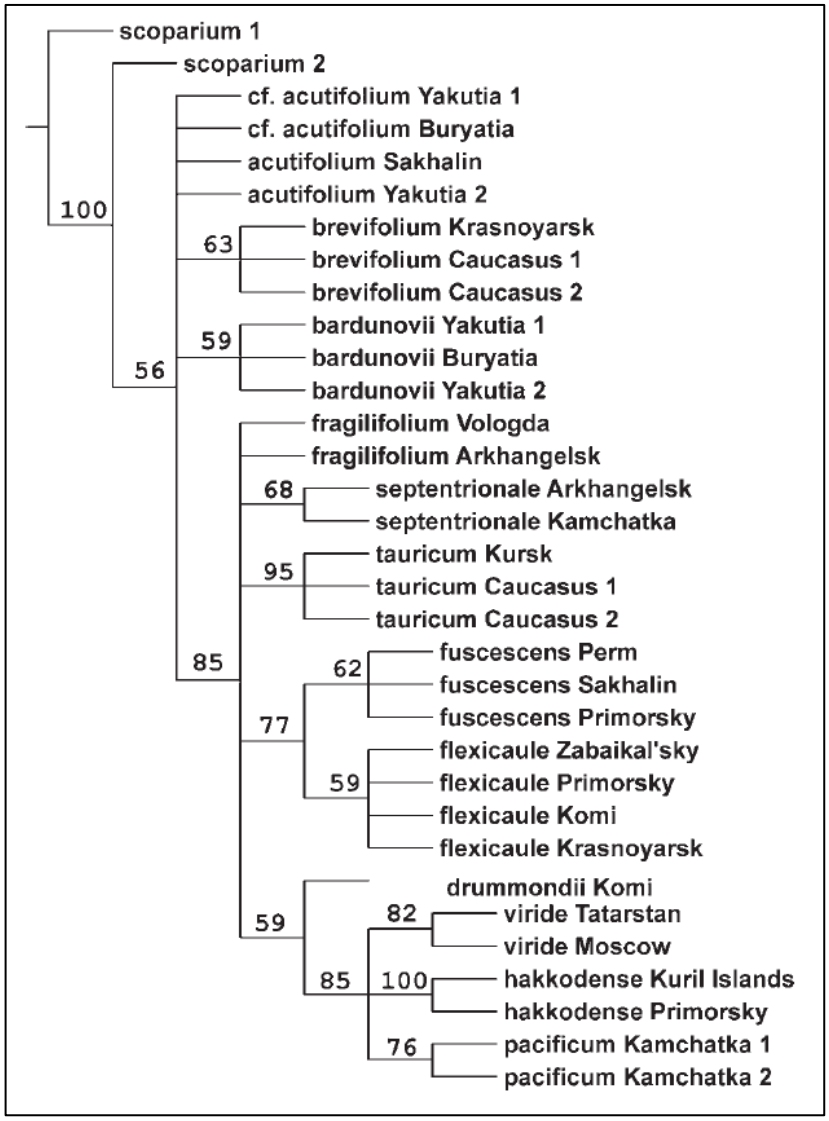


Рисунок 3.16 Максимально экономичное бутстреп дерево видов *Dicranum* укорененное на *D. scoparium*. Поддержки выше 50%, на основе 1000 повторений в программе Winclada with Nona, показаны на ветвях.

Dicranum bardunovii был обнаружен в некоторых гербарных коллекциях под названием *D. drummondii*. Это не означает их большого внешнего сходства, скорее, эти виды имеют общие признаки, используемые в определителях, например, поперечно-волнистые листья и проратные клетки. Однако они различаются следующими признаками: 1) «растения стройные, среднего размера, с б. м прямоотстоящими листьями», против «растения крупные с односторонне серповидно согнутыми листьями»; 2) у *D. bardunovii* листья постепенно сужаются, в верхней части килеватые, тогда как у *D. drummondii* листья из яйцевидного основания резко сужаются и в верхней части трубчатые; 3) «на поперечном срезе

листа на жилке вентральный эпидермис отсутствует», против «вентральный эпидермис хорошо дифференцирован, до фрагментарного». Между *D. bardunovii* и *D. acutifolium* больше общего: внешний вид растений, поперечный срез листа, структура жилки, клетки основания листа линейные и пористые. Однако эти 2 вида различаются шероховатой дорсальной стороной пластинки листа и жилки в верхней части листа у *D. bardunovii,* по сравнению с гладкой пластинкой листа и с гладкой либо мелкошероховатой жилкой на дорсальной стороне у *D. acutifolium*. Кроме того, у *D. bardunovii* листья в сухом состоянии извилистые, немного длиннее и более узко и длинно заостренные, у них более сильно зазубренные края в верхней части листа. В сухом состоянии листья *D. bardunovii* обычно поперечно волнистые, и небольшая волнистость сохраняется даже при увлажнении растений, что не характерно для *D. acutifolium*. В свою очередь, у *D. fuscescens* также известна шероховатая дорсальная поверхность верхней части листа и жилки, иногда в сочетании с поперечно-волнистой пластинкой листа. Различия же у них следующие: односторонне серповидно-согнутые листья у *D. fuscescens* в сухом и влажном состоянии, в отличие от прямых б. м. прижатых до прямоотстоящих листьев во влажном состоянии, прямоотстоящих от б. м. слабо до сильно извилистых в сухом состоянии у *D. bardunovii*. *Dicranum flexicaule* также отличается от *D. bardunovii* односторонне серповидно-согнутыми листьями, которые обычно гладкие или слабо мамиллозные на дорсальной стороне жилки.

Филогенетический анализ, проведенный нами на основании одного маркера ядерной ДНК (ITS1-2), показал довольно низкие поддержки новых описанных видов *Dicranum bardunovii* (59) (Рисунок 3.16) и *D. septentrionale* (68-82) (Рисунок 3.13, 3.16). Поэтому было проведено дополнительное молекулярно-генетическое исследование с привлечением 5 хлоропластных маркеров (trnT-rps4, trnL-F, psbA-trnH, rps19-rpl2, rpoB), результаты которых отражены в нашей статье (Lang et al., 2014b).

Различия в нуклеотидных последовательностях по хлоропластным маркерам у *Dicranum bardunovii* с близким видом *D. acutifolium*, а также *D. septentrionale* с *D. brevifolium* и *D. acutifolium*, обусловливают более высокое, чем было получено

ранее, значение поддержек на реконструкции филогенетического дерева (Рисунок 3.17), полученного путем анализа объединенного набора данных по хлоропластной и ядерной ДНК в программе MrBayes: *Dicranum bardunovii* (70/0.99), *D. acutifolium* (71/-), *D. septentrionale* (78/1.00), *D. brevifolium* (88/1.00).

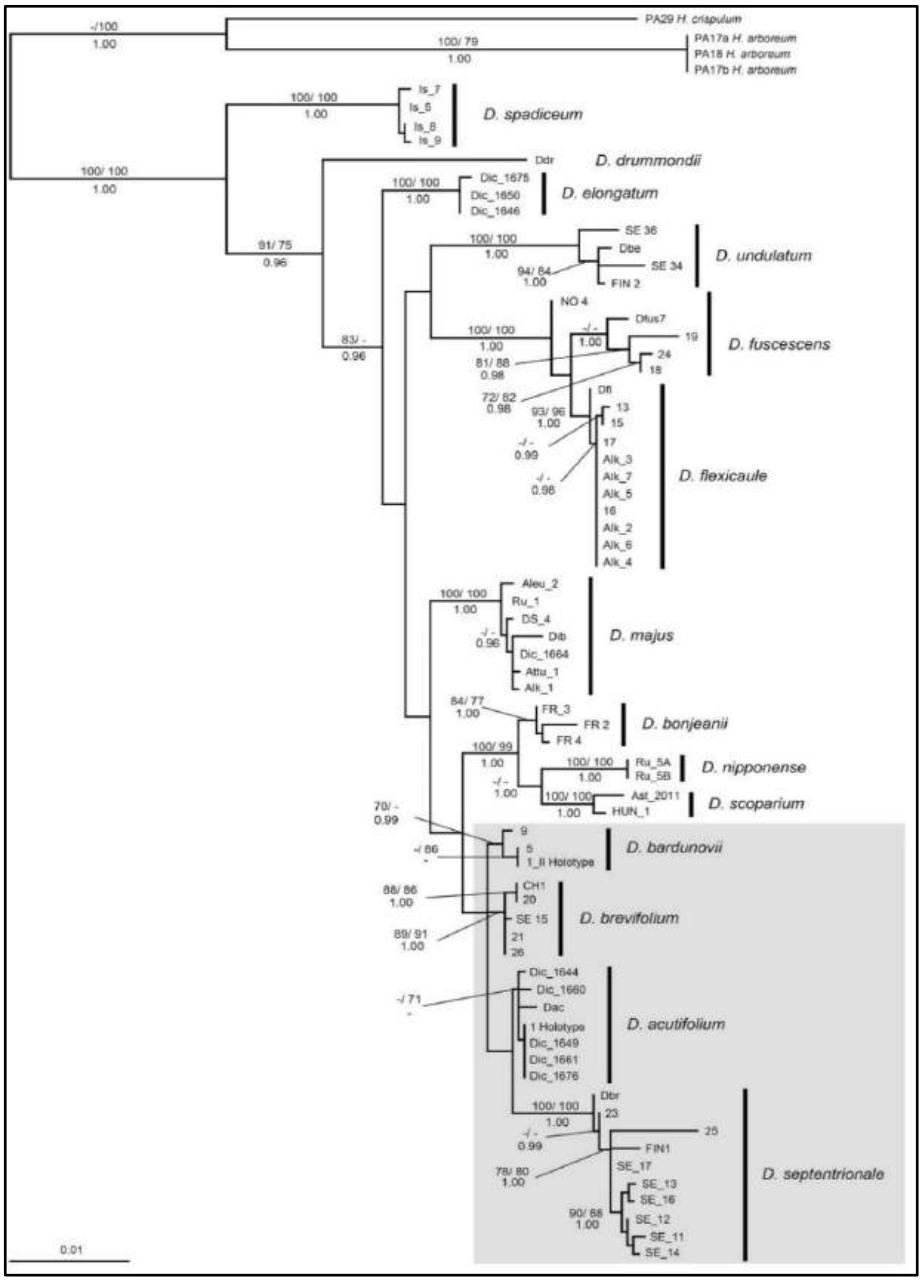


Рисунок 3.17 Дерево филогенетической реконструкции видов *Dicranum* на основе объединенного набора данных по некодируемой хлоропластной ДНК trnT-rps4, trnL-F, psbA-trnH, rps19-rpl2, кодируемого региона rpoB и ITS (по: Lang et al., 2014b).

Молекулярно-генетический анализ на основании 4 маркеров, полученных нами, показал (Рисунок 3.12) высокие поддержки этих двух видов на реконструкции филогенетического дерева: *D. septentrionale* (1/96), *D. bardunovii*

(0.99/100). Но *D. acutifolium* не образует одновидовой группировки, представляет собой очень вариабельный вид, и как показал анализ комплекса этого вида, морфологические различия внутри комплекса непрерывны (Lang et al., 2014a). Вероятно, морфологически ограниченные от этого вида таксоны будет сложно выявить даже и с помощью дополнительных исследований. Тем не менее, небольшие, но стабильные различия по ядерному маркеру ITS1-2 и устойчивые морфологические признаки позволили нам описать новые виды *Dicranum bardunovii* и *D. septentrionale,* обоснованность выделения которых была подтверждена анализом с привлечением 5 дополнительных хлоропластных маркеров.

***Dicranum schljakovii* Ignatova & Tubanova**

На основе молекулярно-генетических исследований мы попытались проверить таксономическую обособленность разновидности *Dicranum spadiceum* var. *subscabrifolium* Schljakov, описанной из России Р.Н. Шляковым (1951), уточнить морфологические признаки, отличающие её от типовой разновидности, и распространение обеих разновидностей. Однако уже предварительные результаты заставили нас применить более широкий подход к выборке образцов и родственных таксонов, поскольку оказалось, что эта задача представляет собой более масштабную таксономическую проблему. В итоге, проведенный разносторонний анализ позволил описать новый для науки вид *Dicranum schljakovii* Ignatova & Tubanova (Ignatova et al., 2015).

Bellolio-Trucco, Ireland (1990) в своем таксономическом исследовании рода *Dicranum* в Онтарио и Квебеке синонимизировали *D. angustum* с *D. spadiceum* потому, что типовые экземпляры этих видов на их взгляд были идентичны. В то же время они указали на предполагаемую самостоятельность *D. laevidens* (описанного с территории Юкон в Канаде). Позже Ireland (2007) в работе о флоре мхов Северной Америки последовал за этой публикацией и включил *D. angustum* в *D. spadiceum,* а также добавил *D. laevidens* в синонимию последнего вида. Такая концепция этого вида была принята в базе данных Tropicos (http://www.tropicos.org) и проекте The

Plant List (http://www.theplantlist.org). В то же время, в европейских флорах и других таксономических обработках и списках эти три вида признаны самостоятельными (Nyholm, 1986; Hedenäs, Bizang, 2004; Hill et al., 2006).

Ранее, в российских определителях мхов *Dicranum spadiceum* рассматривался как отдельный вид, в то время как *D. laevidens* был включен в синонимы *D. angustum* (Абрамова и др., 1961; Савич-Любицкая, Смирнова, 1970). Е.А. Игнатова (2005), исследуя гербарные коллекции, установила, что *D. laevidens* гораздо более распространен в России, чем *D. angustum*, особенно в Арктических и Субарктических регионах. Все эти таксоны были включены в «Список мхов Восточной Европы и Северной Азии» в качестве самостоятельных видов (Ignatov et al., 2006). Молекулярно-генетические различия между *D. spadiceum*, *D. angustum* и *D. laevidens* были продемонстрированы Lang et al. (2014b) на основании анализа пяти локусов хлоропластной и одного локуса ядерной ДНК. Кроме того, в российские определители включен *D. spadiceum* var. *subscabrifolium* Schljakov (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970) и указывалось на его возможное положение в более высоком таксономическом ранге (Игнатов, Игнатова, 2003). Р.Н. Шляков (1951), отметил, что некоторые образцы из его коллекций в Хибинах, похожие на *D. spadiceum*, не могут быть идентифицированы по европейским признакам вида, поскольку у образцов были зубчатые верхние края листьев (описанные как почти цельные для *D. spadiceum* в большинстве «Флор»), а также шероховатая дорсальная поверхность верхней части листа и жилки (в то время как гладкая или слабо шероховатая жилка и гладкая пластинка листа обычно упоминались для *D. spadiceum*). В описаниях этого вида в «Определителях мхов» и флористических справочниках того времени не упоминалась разновидность *D. spadiceum* с такими признаками. Таким образом, Р.Н. Шляков описал var. *subscabrifolium* для обозначения этих образцов и, по его мнению, эти образцы определенно подпадают под концепцию вида *D. spadiceum*. Но этот таксон не был включен в «Список мхов Восточной Европы и Северной Азии» как отдельный (Ignatov et al., 2006) по причине недостаточной изученности его распространения.

Для исследования данного таксона нами были получены новые нуклеотидные последовательности по ядерному локусу ITS1-2: *Dicranum angustum* (3), *D. caesium* (2), *D. dispersum* (9), *D. drummondii* (4), *D. flexicaule* (1), *D. laevidens* (3), *D. muehlenbeckii* (4), *D. spadiceum* (17) и *D. schljakovii* (12, ранее выбранный как *D. spadiceum*). Также были использованы данные из наших предыдущих исследований и из GenBank: *D. acutifolium* (8), *D. angustum* (5), *D. bardunovii* (4), *D. brevifolium* (6), *D. laevidens* (7), *D. septentrionale* (5), *D. spadiceum* (14) и *D. viride* (2). Молекулярно-генетические данные, полученные нами, даны в Приложении А. Образцы для молекулярно-генетического исследования были отобраны из географически удаленных популяций (12 из Европейской части России, 25 из Сибири и 5 с Дальнего Востока России). Байесовское дерево (Рисунок 3.18) представляет собой политомию, образованную экземплярами *Dicranum laevidens* и кладой, вложенной в него вместе со всеми другими видами. Эта клада также включает в себя политомию из пяти хорошо изученных клад, образованных (1) *D. viride*, PP=1.0; (2) *D. septentrionale*, PP=1.0; (3) *D. dispersum*, PP=1.00; (4) политомия из 6 видов: *D. acutifolium* (неразрешенная), *D. angustum* (PP=1.0), *D. bardunovii* (PP=0.96), *D. brevifolium* (PP=0.98), *D. muehlenbeckii* (PP=0.99) и умеренно поддерживаемую кладу из двух образцов *D. caesium* (PP=0.88); (5) клада из трех поддерживаемых субклад *D. drummondii* (PP=1.0), *D. flexicaule* + *D. fuscescens* (PP=1.0) и терминальной подклады (PP=1.00), образованной экземплярами, ранее идентифицированными как *D. spadiceum* (*D. spadiceum* s.l.-клада).

Последняя группа представляет собой разнотипную группу представителей *D. spadiceum* и группу с высокой степенью достоверности (PP=0.99), содержащую образцы из Азиатской части России и Урала, которая соответствует новому виду, описанному нами как *D. schljakovii* sp. nov.

Морфологические исследования были основаны на гербарных коллекциях из H, IRK, KPABG, KRF, LE, MHA, MW, S, SASY, UUH. Для растений, отобранных

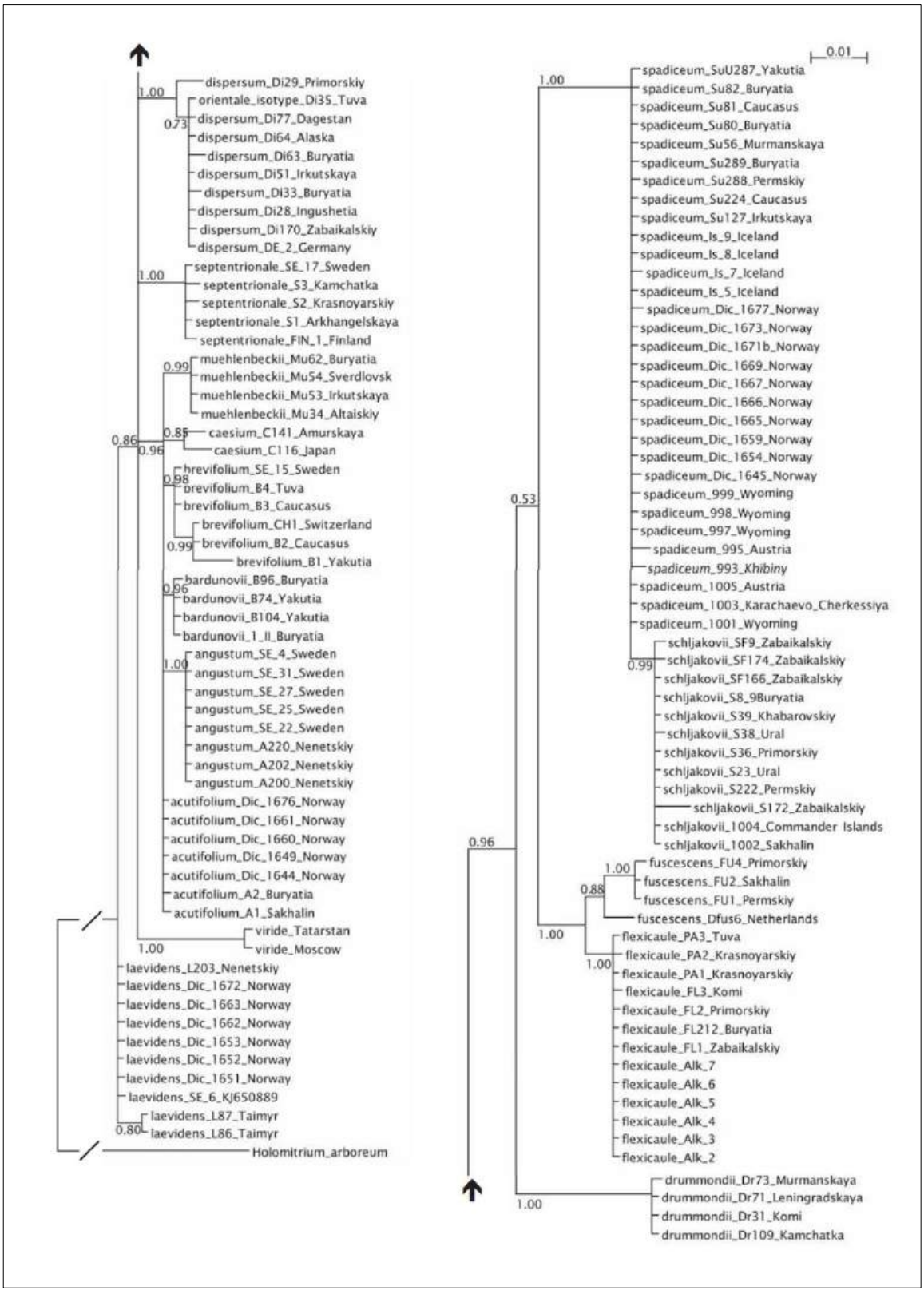


Рисунок 3.18 Филогенетическое дерево *Dicranum*, полученное в программе Bayes, основанное на сиквенсах ядерной ДНК (nrITS1-2). Апостериорные вероятности показаны на ветвях.

как *D. spadiceum*, были проведены измерения длины и ширины листьев. У каждого образца были отобраны три хорошо развитых растения; пять самых крупных

листьев были взяты со средней части каждого побега. Измерения проводились под стереомикроскопом CarlZeiss Stemi 2000-C в программе AxioVision, версия 4.8. Всего было измерено 570 листьев. Данные были проанализированы в программе Microsoft Excel. Были проведены поиски морфологических отличий растений от двух видов, представляющих экземпляры *Dicranum schljakovii* и *D. spadiceum*, но ничего более надежного, чем показатели длины и ширины листьев, найдено не было.

Эти различия накладываются друг на друга (таблица 3.3), но в целом позволяют определить большинство образцов, хотя некоторые образцы может быть трудно или даже невозможно назвать, основываясь исключительно на морфологии.

Ширина жилки по отношению к ширине листа в основании листа также может рассматриваться в качестве дифференцирующего морфологического признака, но этот признак скорее “вторичный”. Несмотря на то, что показатели ширины жилки этих видов немного перекрываются и её относительная ширина всё-таки зависит от длины листа, но у *D. schljakovii* жилка всё же немного у́же (60–90 μm), чем у *D. spadiceum* (90–120 μm). Было обнаружено, что размеры клеток еще более изменчивы и наименее полезны для практического определения образцов.

Таблица 3.3 – Показатели длины и ширины листьев *Dicranum spadiceum* и *D. schljakovii*

	Dicranum spadiceum		*Dicranum schljakovii*	
Число измерений	300	300	270	270
	Длина листа, мм	Ширина листа, мм	Длина листа, мм	Ширина листа, мм
Размеры	5,7851	1,05998	3,80901	0,62428
Стандартное отклонение	1,23932	0,164124	0,681404	0,117687
Минимум	3,095	0,586	2,576	0,407
Максимум	9,946	1,462	6,015	0,956

Также было обнаружено, что признаки клеток углов основания и эпидермиса малопригодны для дифференцирования таксонов. Зубчатость и извилистость листьев имеют слабую тенденцию быть более выраженными у *Dicranum spadiceum*, чем у *D. schljakovii*, но вариабельность по этим признакам значительная.

Несмотря на неразрешенные взаимоотношения между некоторыми группами видов, настоящий филогенетический анализ позволяет подтвердить или опровергнуть, по крайней мере, некоторые из предыдущих таксономических выводов.

1. Девять экземпляров *Dicranum dispersum* из Европы, Азии и Северной Америки образуют хорошо поддерживаемую кладу (PP=0.93). Среди прочего, в анализ был включен изотип *D. orientale* Otnyukova, являющийся синонимом *D. dispersum*. Результаты подтверждают таксономическую идентичность этих таксонов (Otnyukova, Ochyra, 2003). Морфологически этот вид близок к *D. muehlenbeckii* и *D. caesium*, но, согласно полученной нами филогении, он не особенно тесно связан ни с одним из этих видов.

2. Сомнительность статуса *Dicranum spadiceum*, который не был признан в качестве вида рода (Corley et al., 1981), не имеет под собой никаких оснований. Аналогичным образом, включение *D. angustum* и *D. laevidens* в синонимию к *D. spadiceum* (Ireland, 2007) не может быть принято. Настоящее исследование показывает, что на филогенетическом дереве эти два вида далеки от *D. spadiceum*, а также друг от друга. Наши данные подтверждают вывод Lang et al. (2014b) о самостоятельности этих видов. У этих 3 видов имеются общие признаки, такие как трубчатые листья и довольно узкая жилка, что иногда затрудняет их определение. Однако поперечный срез жилки листа отличается у всех трех видов. Вентральный и дорсальный эпидермисы, а также стереидные пучки хорошо развиты у *D. spadiceum,* в то время как у двух других видов, *D. angustum* и *D. laevidens,* вентральный эпидермис отсутствует (Рисунок 3.19). У этих видов слабые стереидные пучки, а у *D. angustum* наиболее слабая и узкая жилка, по сравнению с остальными видами.

3. Не было обнаружено молекулярно-генетических различий между растениями с морфологией *Dicranum spadiceum* var. *subscabrifolium*, собранных вблизи locus classicus в горах Хибин, и растений *D. spadiceum* var. *spadiceum*, собранные в Центральной Европе, откуда описан вид. При более широком подходе к отбору образцов была получена топология, в которой растения с цельными краями листьев и гладкими листьями, а также растения с зубчатыми и шероховатыми листьями были сильно перемешаны. Таким образом, различия *D. spadiceum* var. *subscabrifolium* не имеет поддержки со стороны изученных молекулярных маркеров.

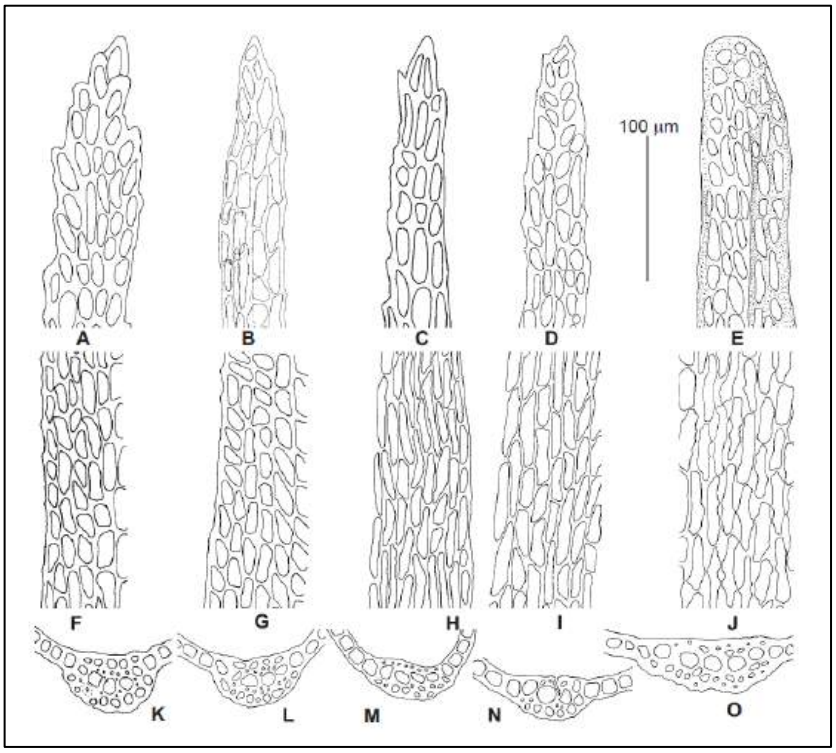


Рисунок 3.19 Сравнение клеток пластинки листа и структуры жилки 5 видов *Dicranum*: A, F, K – *D. spadiceum*; B, G, L – *D. schljakovii*; C-D, H-I, M-N – *D. angustum*; E, J, O – *D. laevidens.* A-E – клетки верхушки листа; F-J – клетки верхней части листа; K-O – поперечный срез жилки.

4. В то время как *Dicranum spadiceum* var. *subscabrifolium* – это синоним *D. spadiceum* var. *spadiceum*, исследование этих образцов позволило выделить новую сущность в составе *D. spadiceum*, которая ранее не была замечена. Полученная топология выявила кладу, вложенную в базальную (Рисунок 3.18). Морфологическое сравнение растений из этих двух групп показало, что они

действительно обладают наиболее существенными морфологическими признаками *D. spadiceum*, а именно трубчатыми листьями, жилкой с дифференцированным вентральным эпидермисом и сходным расположением листьев. Однако представители этого вида и вложенной клады различаются только по размеру растений. Результаты измерений, приведенные в таблице 3.3, демонстрируют различия в длине и ширине листьев между двумя группами образцов. Есть также некоторые различия в форме их листьев: листья более постепенно сужаются к верхушке у растений меньшего размера, чем у других растений. У более крупных, по крайней мере у хорошо развитых растений, они б. м. резко сужаются от основания до узкой верхушки. Это позволяет делать вывод о разнице в соотношении ширины жилки листа к ширине пластинки листа в его основании.

Таким образом, принимая крупные растения как *D. spadiceum*, мы выделили мелкие растения в новый, полускрытый вид – *D. schljakovii*. Конечно, довольно необычно, что меньший размер растения оказывается столь ценным с таксономической точки зрения, являясь практически единственным диагностическим признаком нового вида. Естественно, количественные признаки обычно имеют некоторые вариации, и, конечно, в случае с *D. schljakovii*. Имеются гербарные образцы с промежуточными размерами, но их немного, и в большинстве случаев растения можно определить наверняка. Либо подвергнуть молекулярно-генетическому анализу, как например вид был выявлен во флоре мхов Китая (Huang et al., 2024a).

***Dicranum ignatovii* Tubanova & Fedosov**

Впервые в России необычный экземпляр *Dicranum* был собран М.С. Игнатовым, который провел обширные бриофлористические исследования острова Кунашир. Этот образец сочетал в себе такие специфические черты, как изогнутые листья на верхушке, слегка отогнутые края листьев, клетки верхней части листа от прямоугольных до поперечно-прямоугольных и довольно резкий переход от удлиненных клеток основания листа к коротким верхним. Сочетание этих признаков является уникальным в пределах рода и образец был непохож на другие

виды этого рода. Поскольку последовательность ITS1-2, полученная из этого образца, не позволяла отнести его ни к одному из известных видов, он был сохранен до тех пор, пока не появились новые образцы. Дальнейшие полевые работы на островах Итуруп и Сахалин, а также проверка образцов *Dicranum* из гербариев VGBI и SAK выявили дополнительные экземпляры с таким же сочетанием морфологических признаков. У некоторых из этих образцов в пазухах верхних листьев имелись выводковые веточки. Этот признак встречается у нескольких видов рода *Dicranum*, в основном принадлежащих к секции *Orthocarpa*, а именно к *D. flagellare*, *D. montanum* и *D. mayrii*. Морфологически все вышеупомянутые виды явно отличались от выявленных образцов. Хотя комбинация выявленных признаков уникальна в пределах рода и достаточно характерна, чтобы отнести несколько собранных образцов к новому виду, нами было решено проверить его статус и определить его родство, используя молекулярно-филогенетический метод (Tubanova et al., 2018).

В общей сложности в анализе был задействован 61 образец, относящийся к 22 видам *Dicranum*, включая 26 последовательностей, полученных *de novo.* Целевой таксон был представлен тремя последовательностями, полученными из разных образцов (Приложение А). Две последовательности *Paraleucobryum longifolium* были получены и включены в качестве внешней группы. В филогенетической реконструкции, полученной на основе нуклеотидных последовательностей ядерной ДНК (ITS1-2) (Рисунок 3.20), род *Dicranum* образует высоко поддерживаемую кладу с кладой *D. viride,* которая признана сестринской по отношению к остальным представителям рода. Следующий узел представляет политомию, которая включает (1) высоко поддерживаемую кладу *D. mayrii* (1/100), (2) умеренно поддерживаемую кладу (*D. flagellare* + *D. montanum*, 1/87) и (3) слабо поддерживаемую политомию, включающую другие рассматриваемые виды рода *Dicranum*. Эта политомия включает 2 слабо поддерживаемые клады и 5 от умеренно до сильно поддерживаемых клад, соответствующих (1) *D. septentrionale* (0.99/92), (2) *D. polysetum* (1/100), (3) *D. dispersum* (0.97/93), (4) *D. laevidens* (1/90) и (5) *D. undulatum* (0.99/97), являются вложенными. Первая из двух клад включает в

себя подкладу *D. groenlandicum* (1/93), *D. drummondii* (1/100) и *D. flexicaule* плюс *D. fuscescens* (0.95/93). Вторая клада представляет собой слабо обоснованную политомию, в которую входят некоторые вложенные односпецифические подклады, а также экземпляры *D. acutifolium*, *D. bonjeanii* и *D. scoparium*, которые не образуют дальнейших группировок.

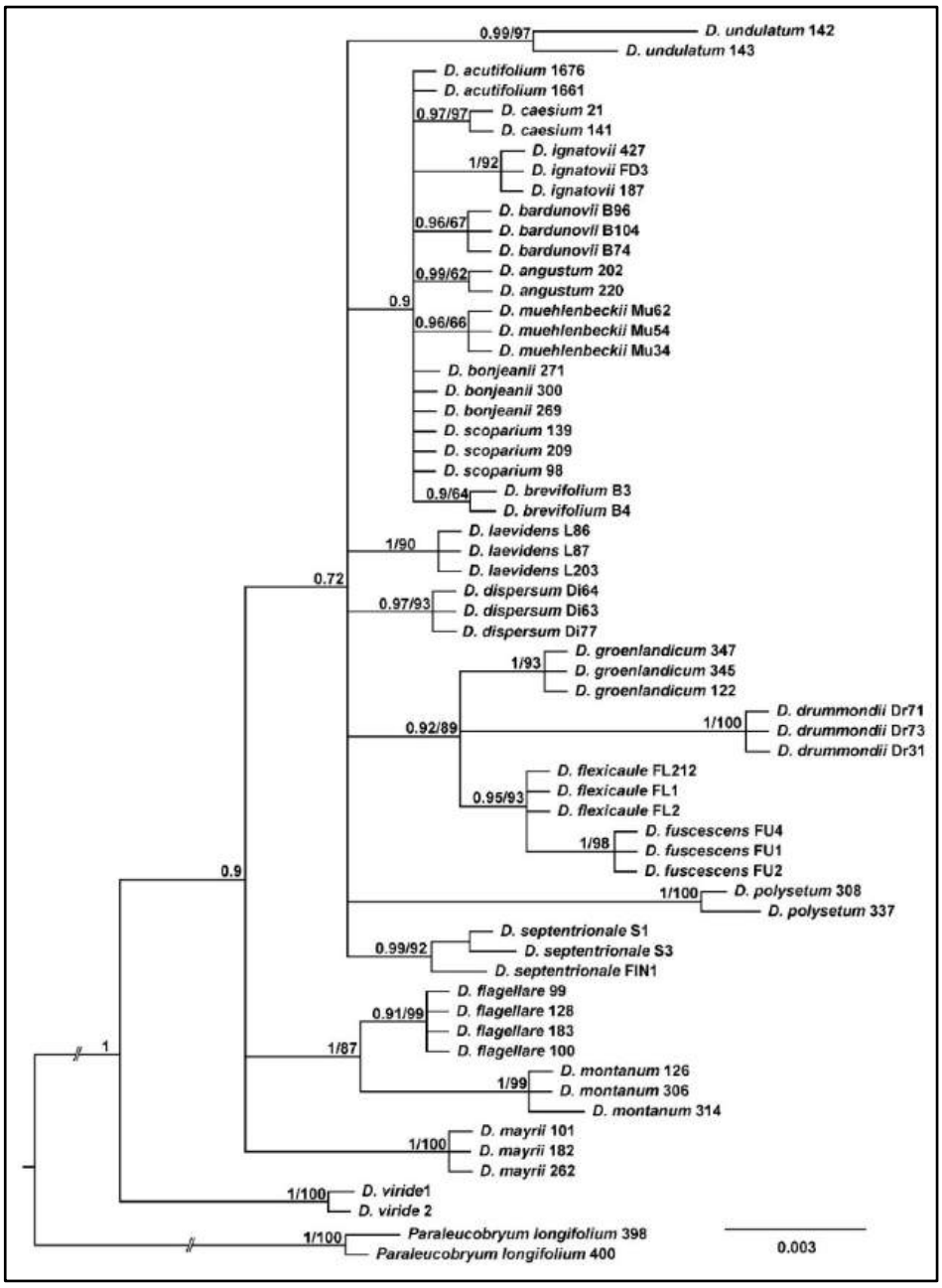


Рисунок 3.20 Реконструкция филогенетического дерева, полученная из анализа локуса ядерной ДНК (ITS1-2) и построенная в программе Bayes. Апостериорная вероятность (>70) / Байесовская поддержка (>50) показаны на ветвях.

Среди вложенных одновидовых клад, соответствующих *D. caesium* (0.97/97), *D. bardunovii* (0.96/97), *D. angustum* (0.99/62), *D. muehlenbeckii* (0.96/66) и *D. brevifolium* (0.90/64), образцы целевого таксона образуют отдельную кладу с высокой степенью поддержки (1/92).

Согласно полученной молекулярно-филогенетической реконструкции, *Dicranum acutifolium*, *D. caesium* и *D. bardunovii* тесно связаны с *D. ignatovii*. Эти виды отличаются от *D. ignatovii* (1) более удлиненными клетками верхней части листа, которые постепенно укорачиваются дистально (у *D. ignatovii* этот переход довольно резкий); (2) заостренными листьями с переходящими в короткое острие (туповатые, с жилкой, заканчивающейся ниже верхушки листа у *D. ignatovii*); и (3) края прямые или в форме «щипцов» в верхней части листа (у *D. ignatovii* отогнутые). У *Dicranum laevidens* и *D. angustum* трубчатые листья, в то время как у *D. ignatovii* килеватые. У *Dicranum bonjeanii* и *D. scoparium* клетки верхней части листа удлиненные, пористые, и на дорсальной стороне жилки имеются пластинки, чего никогда не бывает у *D. ignatovii*.

Первое морфологическое описание этого вида проводилось без описания генеративных органов этого вида. У видов рода *Dicranum* часто наблюдается филлодиозия (Ireland, 2007; Hedenäs, Bisang, 2015), а образование спорофитов у многих из них носит спорадический или редкий характер. Образцы с необычным сочетанием признаков гаметофита с выводковыми веточками были найдены в кладах с *D. scoparium, D. bonjeanii, D. bardunovii* и др. с высокой статистической достоверностью. Однако, несмотря на наличие 6 коллекций из разных регионов, в образцах не было спорофитов. Последующие исследования гербарных коллекций позволили нам выявить 2 экземпляра *D. ignatovii* со спорофитами; оба они были собраны на острове Кунашир (Дальний Восток России): (1) Леонидом Малышевым, 28.IX.1964 (IRK), и (2) Татьяной Нюшко-Коротеевой, 13.VIII.2015 (SAK) (Tubanova et al., 2019).

Dicranum ignatovii имеет своеобразное сочетание признаков гаметофита, и некоторые из выявленных признаков спорофита также необычны для *Dicranum* (Рисунок 3.21; 3.22).

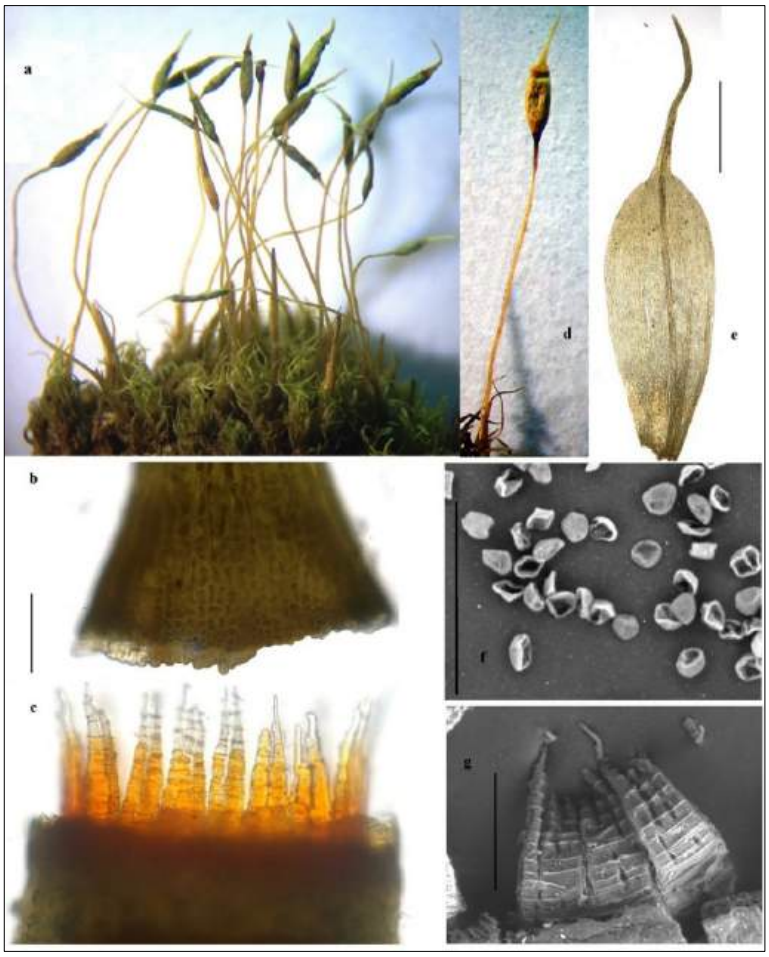


Рисунок 3.21 *Dicranum ignatovii*: a – дерновинка, сухие растения со спорофитами; b – крышечка с колечком на устье; c, g – зубцы перистома; d – зрелый спорофит с крышечкой; e – внутренний перихециальный лист; f – споры.

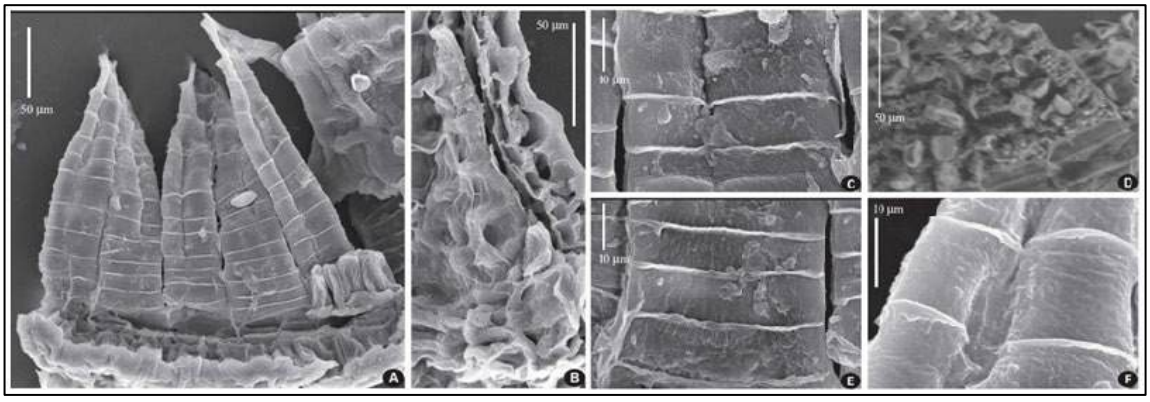


Рисунок 3.22 СЭМ-фотография перистома *Dicranum ignatovii* (по: Tubanova et al., 2019). A, C, E, F: зубцы перистома с внешней стороны; B, D: зубцы перистома с внутренней стороны.

Наружная поверхность зубцов перистома у видов рода *Dicranum* описана в различных источниках как продольно исчерченная в основании зубцов и папиллозная в верхней части, кроме *D. laevidens*, зубцы перистома которого

гладкие (Crum, Anderson, 1981; Nyholm, 1986; Ireland Jr., 2007; Smith, 2004; и др.). Этот тип поверхности перистома проиллюстрирован СЭМ-изображениями в работах (Игнатов, Игнатова, 2003; Флора мхов России, 2025). Однако у некоторых видов с прямыми, прямостоячими коробочками этот рисунок не представлен; например, наружная поверхность зубцов перистома *D. tauricum* не испещрена вертикальными бороздками, а наклонно испещрена в нижней части. Перистомы, похожие на типичный перистом *Dicranum*, также известны у Leucobryaceae, но только у *Leucobryum*, в то время как для других родов, например, *Octoblepharum*, характерна менее регулярная орнаментация перистома (Robinson, 1990). Прямые коробочки с модифицированными перистомами характерны для эпифитных линий многих семейств мхов (Huttunen et al., 2004; Hedenäs, 2012).

Прямые коробочки, короткие и слабо орнаментированные зубцы перистома *Dicranum ignatovii* (Рисунок 3.21; 3.22) возможно свидетельствуют об его эпифитном росте. Среди видов *Dicranum* некоторые имеют сходные, но не идентичные выводковые веточки. Прежде всего, это некоторые виды подрода *Orthodicranum*, а именно *D. flagellare*, *D. mayrii* и *D. montanum*. *Dicranum ignatovii* отличается от них тем, что листья килеватые в верхней части, широко заостренные на верхушке в отличие от трубчатых, острые, остроконечные; жилка у него заканчивается обычно ниже верхушки листа, в отличие от выбегающих и заканчивающихся в верхушке листа в подроде *Orthodicranum*.

В роде *Dicranum* количество эпифитов ограничено; к их числу можно отнести *D. viride*, но морфологически его нельзя спутать с *D. ignatovii*. Так, у *D. viride* листья трубчатые и ломкие, а на жилке имеется вентральный эпидермис, в то время как у *D. ignatovii* листья килеватые и не ломкие, а на жилке нет вентрального эпидермиса.

Тем не менее, некоторые виды *Dicranum* иногда обитают на основании стволов деревьев, и их можно спутать с *D. ignatovii*. Туповатые верхушки листьев и жилка, заканчивающаяся ниже верхушки листа, а также отогнутые края листьев *D. ignatovii* сходны с *D. undulatum*, но он отличается от последнего вида меньшим размером, поперечно прямоугольными клетками верхней части листа и выводковыми веточками. По форме клеток верхней части листа и довольно резкому

переходу между клетками основания и верхними клетками листа *D. ignatovii* напоминает *D. brevifolium*, но отличается от последнего вида отогнутыми краями листа (у *D. brevifolium* они плоские), и не выпуклыми продольными клеточными стенками, а также наличием флагелл (у *D. brevifolium* они никогда не встречаются).

По гаметофитным признакам *Dicranum ignatovii*, возможно, близок к *D. linzianum* C. Gao, эндемиком Сицзяна, Китай (Gao et al., 1999). У последнего вида листья схожей формы (яйцевидно-ланцетные, постепенно суживающиеся к короткой, острой верхушке), с тонкой жилкой, заканчивающейся ниже верхушки и занимающей небольшую часть ширины верхушки листа, сверху шероховатые на спинке, и короткие клетки верхней части листа (от овальных до округло-ромбических, толстостенных, несколько пористых). Однако его описания и иллюстрации недостаточны для достоверного сравнения: не показан переход от клеток срединной части листа к базальным клеткам, а также форма поперечного среза листа, и не описаны спорофиты (зрелые спорофиты неизвестны). Этот вид произрастает на гумусированной почве на лугах (Gao et al., 1999), в то время как все образцы *D. ignatovii* собраны с живых или мертвых деревьев. Родство между этими двумя видами нуждается в дальнейшем исследовании, предпочтительно с использованием молекулярных маркеров в дополнение к детальному морфологическому сравнению. В новом Списке видов *Dicranum* в Китае авторы (Huang et al., 2024a) не приводят молекулярно-генетические данные для *D. linzianum*, а по морфологическим признакам считают близким видом *D. spurium*, отличая их только по клеткам верхней части листа. Присутствие в Китае *D. spurium*, как нам видится, довольно сомнительно. В России вид довольно редок и имеет местонахождения лишь на северо-востоке страны (указания вида с Дальнего Востока были переопределены), а в мире распространен в Западной Европе и в Северной Америке.

Таким образом, уникальное сочетание морфологических признаков в обнаруженных образцах подтверждается молекулярно-генетическими данными, и на этом основании образцы описаны как новый вид – *Dicranum ignatovii* (Tubanova et al., 2018).

***Dicranum baicalense* Tubanova**

В 2010 г. нами были собраны образцы *Dicranum* в южных районах Бурятии (Южная Сибирь) и предварительно идентифицированы как *D. japonicum*. Большинство морфологических характеристик этих образцов хорошо соответствовали описанию вида и иллюстрациям (Takaki, 1964; Савич-Любицкая, Смирнова, 1970); у них килеватые листья с 2–3 пластинками на дорсальной стороне жилки, длинные, неправильной формы маммиллозные клетки листа в верхней части и 2-слойные клетки углов основания листа. Однако у этих образцов прямые простертые односторонние листья, несколько похожие на листья *D. scoparium* (но не серповидно согнутые), тогда как у образцов *D. japonicum* с Дальнего Востока России и из Японии листья оттопыренные, что делало их несколько похожими на *D. polysetum*. Но у наших образцов листья не были поперечно волнистыми. Впоследствии, растения, похожие на образцы из Бурятии, были собраны в Забайкальском крае, Амурской области, Приморском крае и найдены в некоторых коллекциях гербариев. Сравнение с типом *D. japonicum* (снимки с высоким разрешением из гербария в Нью-Йорке (NY) и образцы изосинтипа из Парижского гербария (PC)) показало, что *D. japonicum* – заметно более крупное растение с оттопыренными листьями, чего нет у образцов из Бурятии, первоначально определенных как «*D. japonicum*» (Рисунок 3.23).

Таким образом, таксономический статус последнего оставался под вопросом. Мы применили молекулярно-генетический метод, который в конечном итоге разрешил эту таксономическую проблему у образцов *Dicranum* из азиатской части России, как и другие, более ранние исследования (Tubanova, Ignatova, 2011; Tubanova et al., 2010; 2016; и др.).

Были проанализированы образцы из Южной Сибири и Дальнего Востока России. Был изучен типовой материал *Dicranum japonicum* из Парижа (PC). Микроскопические исследования и измерения проводились с помощью световой микроскопии Carl Zeiss Axiostar plus. Были проиллюстрированы внешний вид, анатомические и морфологические детали. Фотографии анатомо-морфологических признаков растений были получены с помощью цифровой камеры Sony α5000. Для

молекулярно-филогенетического исследования были использованы хлоропластные участки ДНК (trnL-F, rps4) и ядерный участок ДНК (ITS1-2). В анализ были включены некоторые последовательности из наших предыдущих исследований *Dicranum* (Tubanova et al., 2010; 2016; 2018; Tubanova, Ignatova, 2011; Ignatova et al., 2015). Было получено 89 новых последовательностей из 42 образцов (28 trnL-F, 36 rps4 и 25 ITS1-2) (Приложение А).

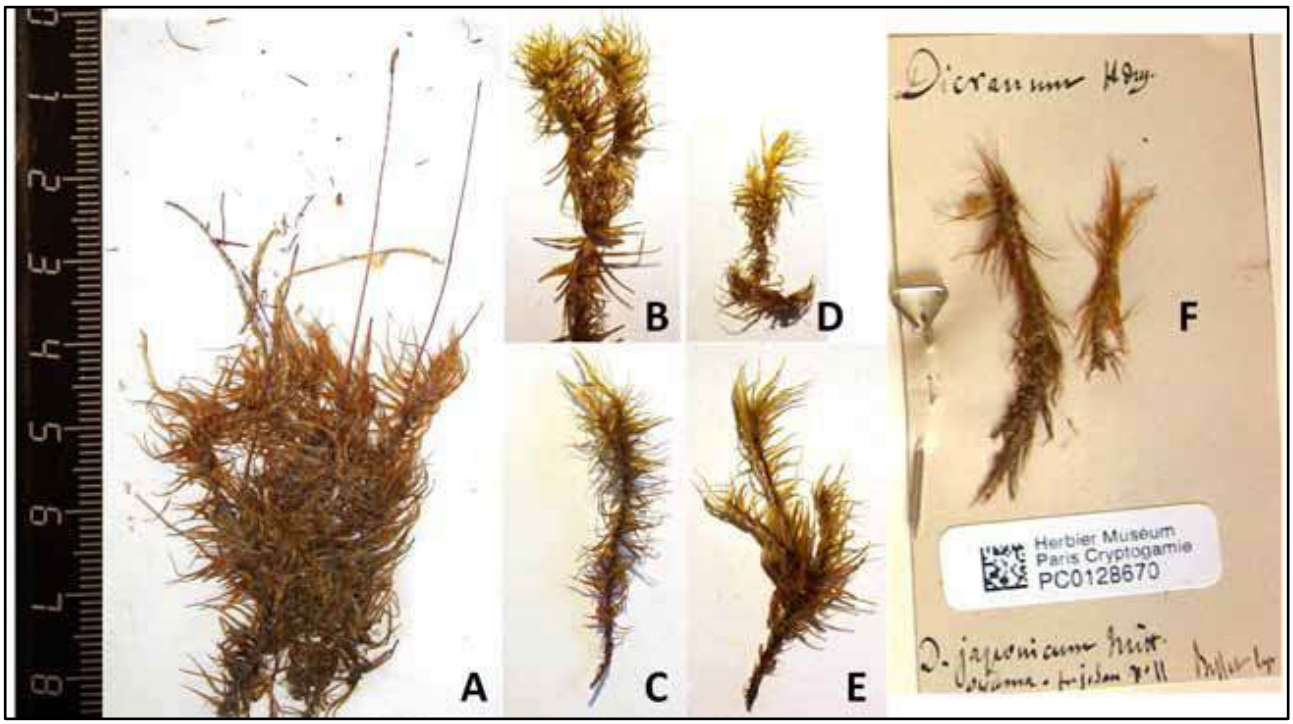


Рисунок 3.23 Сухие растения *Dicranum japonicum*: A, F, изосинтип; B, Кунашир, Коротеева #15-9/3-3, DNA351; C, Приморский край, Бардунов и др.; D, Приморский край, Игнатов #07-373, DNA66; E, Итуруп, Коротеева #15-15/2-1, DNA349.

Молекулярно-филогенетическое дерево (Рисунок 3.24), полученное на основе совмещенного анализа ядерного (nrITS1-2) и 2 хлоропластных маркеров (trnL-F, rps4), похожи на многие ранее опубликованные деревья, где клады видов с короткими клетками верхней части листа образуют базальную парафилетическую группу, тогда как виды с удлиненными клетками образуют терминальную, хотя и неподдерживаемую кладу. Эта терминальная клада включает в себя две подклады: (1) *Dicranum majus* с низкой поддержкой + кладу *D. polysetum* и (2) кладу с высокой/умеренной поддержкой (0,98/64) – все остальные виды с удлиненными клетками. Последняя клада далее подразделяется на три подклады: (1) *D. howelii* (1/85); (2) *D. orthophyllum* + образцы из Южной Сибири, предварительно названные

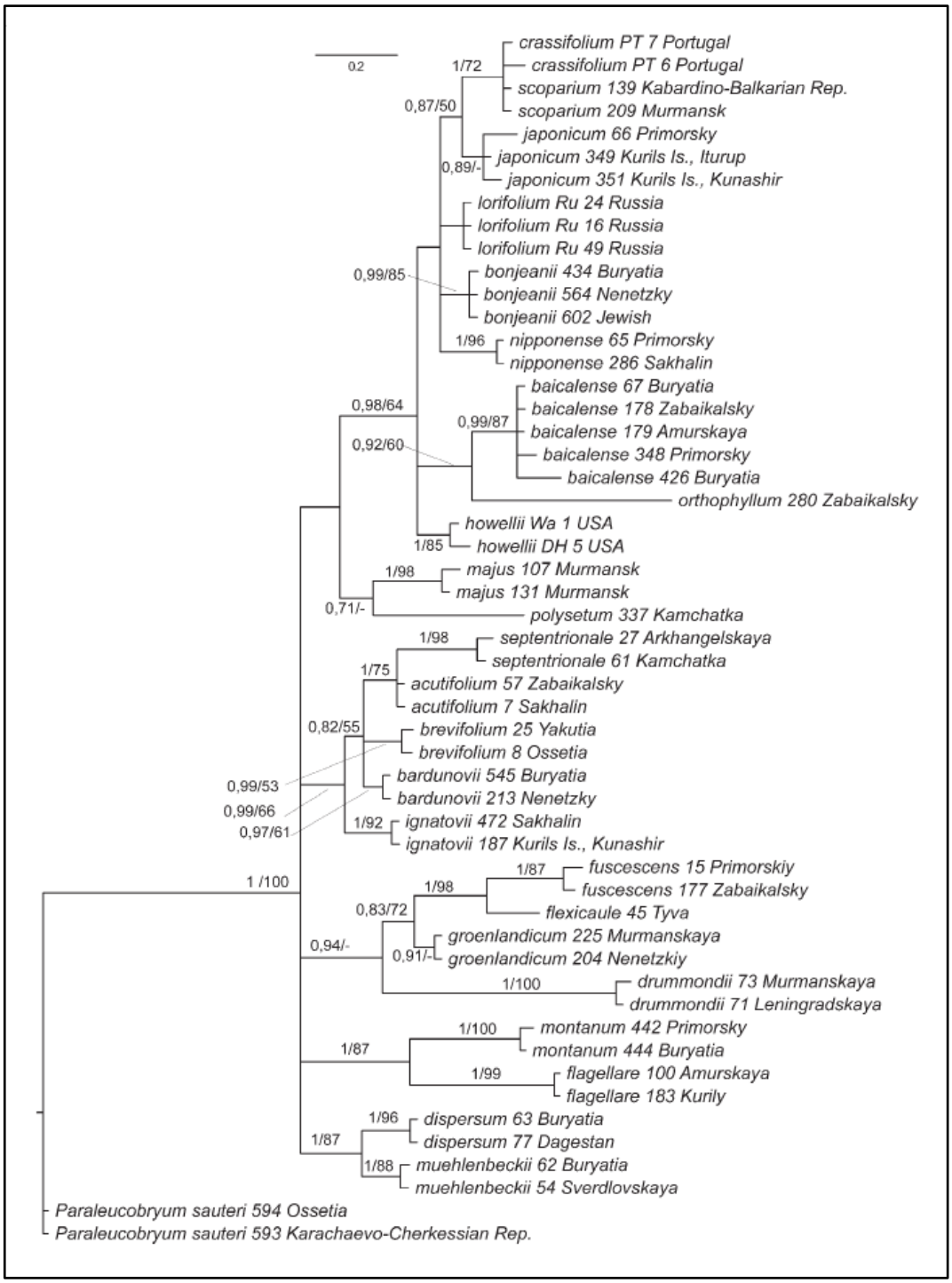


Рисунок 3.24 Байесовское дерево рода *Dicranum* полученное совмещением последовательностей хлоропластных маркеров trnL-F и rps4, и ядерного маркера ITS1-2. Апостериорная вероятность / бутстреп поддержка показаны на ветвях. Дерево укоренено на видах близкого рода *Paraleucobryum.*

как ‘*D. japonicum’* (0,92/60, клада ‘*D. japonicum*’ 0,99/87). (3) политомия из отдельных видов: *D. nipponense* (1/96), *D. bonjeanii* (0,99/85), *D. lorifolium* (без поддержки) и трех образцов с низкой поддержкой (PP=0,87, BS=50), состоящая из *D. japonicum* (0,89/–), в то время как другая клада (1/72) объединяет по два образца

D. scoparium и *D. crassifolium* – два близкородственных вида, которые не имеют генетических различий в изученных областях. Никаких существующих названий для образцов ‘*D. japonicum*’ из Бурятии нами найдено не было, поэтому мы описали его как новый вид *Dicranum baicalense* (Tubanova, Dugarova, 2022).

Dicranum baicalense известен из Южной Сибири (Республика Бурятия и Забайкальский край) и южной части Дальнего Востока России (Амурская область и Приморский край). Вне России отмечен в Монголии и Китае (Ellis et al., 2025; Huang et al., 2024b). Он растет на гнилой древесине, основаниях деревьев, почве и подстилке в различных типах лесов. Его также собирали на гранитных обнажениях, покрытых гумусом.

В отличие от *Dicranum baicalense, D. japonicum* был известен в Японии, Китае и Корее (Takaki, 1964; Gao et al., 1999; Huang et al., 2024a). В России этот вид встречается не часто – только в муссонном климате Дальнего Востока: на полуострове Камчатка, Курильских островах и в Приморском крае. Растет на почве, камнях, покрытых перегноем и лесной подстилкой, на открытых участках и в смешанных лесах. В Японии “этот вид чаще всего растет на богатой гумусом почве в умеренно влажных и затененных местах, где иногда образует широкие чистые ковры, как *D. scoparium*” (Takaki, 1964, с. 117).

Таким образом, нами описан новый вид рода *Dicranum baicalense* и выявлены его отличия от видов типовой секции *Dicranum* (см ниже).

***Dicranum afoninae* Tubanova**

В начале 2010-х годов образцы с флагеллоносными веточками из семейства Dicranaceae, найденные в Бурятии, были подвергнуты молекулярно-генетическому анализу, что позволило констатировать новый вид из азиатской России. Но поскольку этот новый вид под предварительным названием «*D. asiaticum*» (в некоторых гербариях России, особенно LE, IRK, MW, MHA, можно встретить образцы *Dicranum* с флагеллами подписанные автором этим названием) принадлежал к группе видов из рода *Orthodicranum,* имеющего нестабильный таксономический статус (его рассматривали то в составе рода *Dicranum*, то

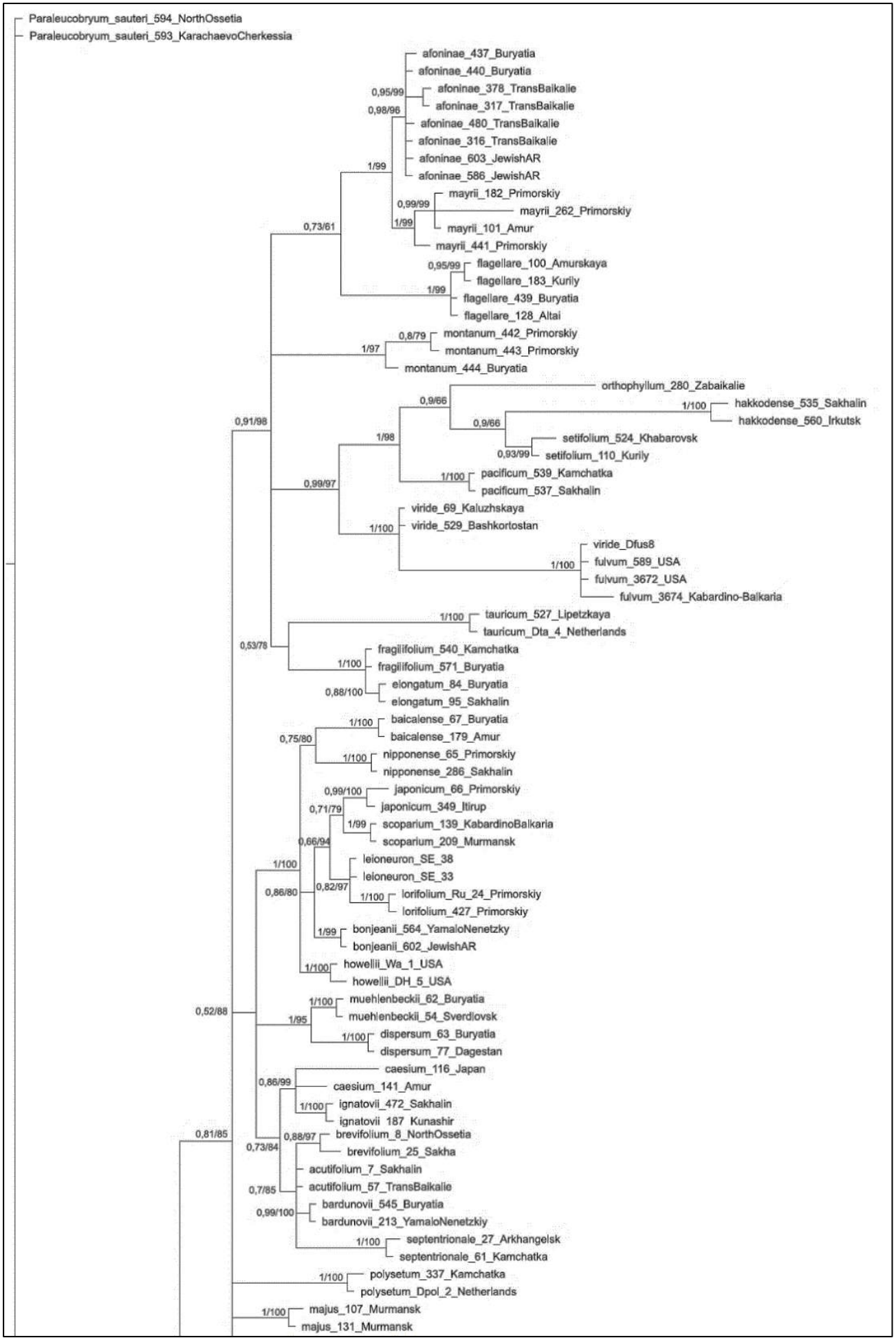
самостоятельно), то описание этого вида затянулось на 15 лет. Было желательно генетически доказать справедливость выделения этого рода, но полученные данные пока не однозначны. И за это время, название «asiaticum» стало нелегитимным, поскольку оно было неосторожно опубликовано в материалах конференции *nomen nudum* (Тубанова, Дугарова, 2023).

Тем не менее, новый вид с флагелловидными веточками, в отличие от других видов с гладкими зубцами перистома на внешней поверхности, острыми, слегка отогнутыми листочками флагелловидных веточек, квадратными и поперечно прямоугольными клетками верхней части листа, курчавыми листьями в сухом состоянии, а также прямыми светлыми коробочками, слегка морщинистыми или слабо ребристыми в сухом состоянии, был описан нами в составе рода *Dicranum*: *D. afoninae* sp. nova (Tubanova et al., 2024).

В общей сложности для анализа были использованы нуклеотидные последовательности 99 образцов из 44 видов рода *Dicranum*. В качестве внешней группы были выбраны 2 образца *Paraleucobryum sauteri*. Для 40 видов подтверждено распространение на территории России и использованы большей частью данные собственных анализов (Приложение А).

На филогенетической реконструкции (Рисунок 3.25), полученной по объединенным нуклеотидным последовательностям 2-х хлоропластных локусов (rps4 и trnL-F) и ядерного локуса (ITS1-2) ДНК, показана высокая поддержка у базальной клады *Dicranum spadiceum* и *D. schljakovii* (1/100), которая образует высоко поддерживаемую кладу с остальной группой видов рода *Dicranum*. Следующий слабо поддерживаемый узел образуют полностью поддерживаемая клада *D. drummondii* и политомия клад *Dicranum* (0.75/90). Следующий слабо поддерживаемый узел политомии включает сильнее поддерживаемые клады:

(1) Группа из 4 видов со средневысокой поддержкой – это *Dicranum groenlandicum*, *D. hamulosum*, *D. flexicaule*, *D. fuscescens* (0.92/97), внутри которой 3 последних вида являются морфологически наиболее близкими видами и полностью поддерживаются (1/100). При этом, *D. hamulosum* морфологически


Paraleucobryum_sauteri_594_NorthOssetia
Paraleucobryum_sauteri_593_KarachaevoCherkessia
afoninae_437_Buryatia
afoninae_440_Buryatia
0,95/99
afoninae_378_TransBaikalie
afoninae_317_TransBaikalie
0,98/96
afoninae_480_TransBaikalie
afoninae_316_TransBaikalie
afoninae_603_JewishAR
1/99
afoninae_586_JewishAR
mayrii_182_Primorskiy
0,99/99
mayrii_262_Primorskiy
1/99
mayrii_101_Amur
0,73/61
mayrii_441_Primorskiy
0,95/99
flagellare_100_Amurskaya
flagellare_183_Kurily
1/99
flagellare_439_Buryatia
flagellare_128_Altai
0,8/79
montanum_442_Primorskiy
1/97
montanum_443_Primorskiy
montanum_444_Buryatia
orthophyllum_280_Zabaikalie
0,9/66
1/100
hakkodense_535_Sakhalin
hakkodense_560_Irkutsk
0,91/98
0,9/66
setifolium_524_Khabarovsk
1/98
0,93/99
setifolium_110_Kurily
1/100
pacificum_539_Kamchatka
0,99/97
pacificum_537_Sakhalin
viride_69_Kaluzhskaya
1/100
viride_529_Bashkortostan
viride_Dfus8
1/100
fulvum_589_USA
fulvum_3672_USA
fulvum_3674_Kabardino-Balkaria
1/100
tauricum_527_Lipetzkaya
tauricum_Dta_4_Netherlands
0,53/78
fragilifolium_540_Kamchatka
1/100
fragilifolium_571_Buryatia
elongatum_84_Buryatia
0,88/100
elongatum_95_Sakhalin
1/100
baicalense_67_Buryatia
0,75/80
baicalense_179_Amur
1/100
nipponense_65_Primorskiy
nipponense_286_Sakhalin
0,99/100
japonicum_66_Primorskiy
0,71/79
japonicum_349_Itirup
1/99
scoparium_139_KabardinoBalkaria
0,66/94
scoparium_209_Murmansk
1/100
leioneuron_SE_38
leioneuron_SE_33
0,86/80
0,82/97
1/100
lorifolium_Ru_24_Primorskiy
lorifolium_427_Primorskiy
1/99
bonjeanii_564_YamaloNenetzky
bonjeanii_602_JewishAR
1/100
howellii_Wa_1_USA
howellii_DH_5_USA
1/100
muehlenbeckii_62_Buryatia
0,52/88
1/95
muehlenbeckii_54_Sverdlovsk
1/100
dispersum_63_Buryatia
dispersum_77_Dagestan
caesium_116_Japan
0,86/99
caesium_141_Amur
1/100
ignatovii_472_Sakhalin
ignatovii_187_Kunashir
0,81/85
0,88/97
brevifolium_8_NorthOssetia
0,73/84
brevifolium_25_Sakha
acutifolium_7_Sakhalin
0,7/85
acutifolium_57_TransBaikalie
bardunovii_545_Buryatia
0,99/100
bardunovii_213_YamaloNenetzkiy
1/100
septentrionale_27_Arkhangelsk
septentrionale_61_Kamchatka
1/100
polysetum_337_Kamchatka
polysetum_Dpol_2_Netherlands
1/100
majus_107_Murmansk
majus_131_Murmansk

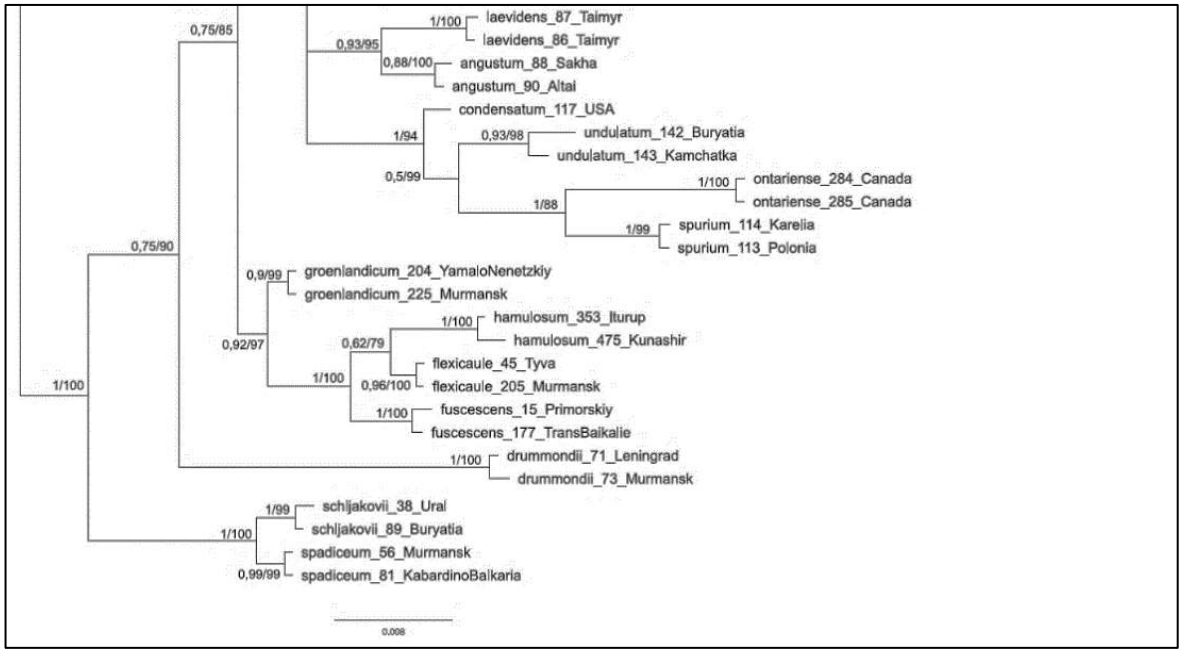


Рисунок 3.25 Реконструкция филогенетического дерева рода *Dicranum*, полученная из сцепленных последовательностей пластидных локусов trnL-F и rps4, и ядерного локуса ITS1-2 в программе Bayes. Апостериорная вероятность / ML поддержка показаны на ветвях.

гораздо ближе к *D. fuscescens,* но группируется с *D. flexicaule*, возможно, этот вид имеет гибридное происхождение.

(2) средняя поддержка у широкой политомии из 6 узлов (0.81/85) с разной поддержкой клад от слабой до умеренно высокой и высокой.

Закономерна высокая поддержка у одновидовых клад *Dicranum majus* и *D. polysetum* (1/100). Первый из них довольно своеобразный вид, слабо группирующийся морфологически с другими видами рода, широко распространенный и очень вариабельный, имеющий в своем составе, по всей видимости, несколько морфотипов, которые не имеют молекулярно-генетических различий по 3 изученным маркерам и требует дальнейших исследований, а *D. polysetum* – широко распространенный и легко узнаваемый в природе вид.

Не менее высокая поддержка у четырех видов в разной степени с поперечно-волнистыми, шероховатыми на дорсальной стороне и б. м. прямоотстоящими листьями – *Dicranum condensatum, D. ontariense, D. spurium, D. undulatum* (1/94), которые принадлежат одной секции *Spurium*. Два первых вида – североамериканские и в России не встречаются, третий отмечен только в

европейской части страны, а последний вид из этой группы наиболее широко распространен в России.

Умеренно высокая поддержка у арктомонтанных видов с трубчатыми листьями, удлиненными клетками и слабой жилкой – *Dicranum angustum* и *D. laevidens* (0.93/95).

Слабая поддержка (0.52/88) следующего узла из 16 видов, образующих политомию из видов типовой секции *Dicranum* с высокой поддержкой (1/100) (D. *baicalense, D. nipponense, D. japonicum, D. scoparium, D. leioneuron, D. lorifolium, D. bonjeanii, D. howellii*), 2 видов (1/95) с высокой поддержкой с вентральным эпидермисом и укороченными клетками верхней части листа, но четко отличающимися срезом листа и экологией – *D. muehlenbeckii* и *D. dispersum,* и группой видов с довольно низкой поддержкой (0.73/84) с короткими клетками в верхней части листа и килеватыми листьями: *D. caesium, D. ignatovii, D. brevifolium, D. acutifolium, D. bardunovii, D. septentrionale*, причем из них 2 вида *D. caesium* и *D. acutifolium* не образуют группировок. *Dicranum caesium,* выявленный впервые в России из Амурской области (Тубанова, 2013), близок на дереве с *D. ignatovii,* от которого отличается верхушкой и формой листа, наличием выводковых веточек. Наблюдается несовпадение японского и амурского образцов *D. caesium*, имеющих некоторые молекулярно-генетические и морфологические различия, что требует дальнейших исследований, которые следует начать с расширения семплинга и изучения типового образца этого вида.

Умеренно высокая поддержка (0.91/98) узла политомии из 13 видов, содержащей виды с трубчатыми листьями (*Dicranum afoninae* образцы целевого таксона, *D. mayrii*, *D. flagellare*, *D. montanum*, *D. hakkodense*, *D. setifolium*, *D. pacificum*, *D. tauricum* и 2 подклады – *D. viride*, включающие *D. fulvum,* и *D. fragilifolium*, включающей *D. elongatum*), и вида из типовой секции – *D. orthophyllum.* С одной стороны, по морфологическим признакам это довольно разнородная группа, включающая виды большей частью с ломкими (слабо ломкими) листьями (*D. hakkodense*, *D. fragilifolium*, *D. tauricum*, *D. pacificum*, *D. viride*, *D. fulvum*), и 2 отличающихся от них вида (*D. elongatum*, *D. setifolium*).

Dicranum elongatum, вид по морфологии чаще всего рассматриваемый в группе с *D. groenlandicum* и с которым в действительности они находятся на достаточно далекой генетической дистанции, образует одну кладу с *D. fragilifolium*, что поддерживает вывод предыдущих исследователей (Lang et al., 2015). Молекулярно-генетическим анализом подтверждена самостоятельность *D. orthophyllum*, найденного в двух точках в России, но эта самостоятельность нуждается в дополнительной проверке (Тубанова, Афонина, 2016; Ellis et al., 2019).

Вид *Dicranum montanum*, имеющий несколько отличные от других видов выводковые веточки с опадающими листьями, образует самостоятельную кладу с высокой поддержкой (1/97). А 3 вида со схожими флагелловидными веточками образуют сестринские клады со слабой поддержкой (0.73/61), которые состоят из отдельных субклад с высокой поддержкой: из 5 образцов *D. flagellare* (1/99), 3 образцов *D. mayrii* (1/99) и 8 образцов предполагавшегося нового вида (0.98/96). Такая топология в сочетании с уникальными морфологическими особенностями позволила присвоить этим 8 образцам отдельный таксономический статус как нового вида – *Dicranum afoninae* (Tubanova et al., 2024).

***Dicranum motuoense* W.Z.Huang, Tubanova & Y.Huan Wu**

В рамках изучения рода *Dicranum* совместно с бриологами из Китая нами был описан новый ломколистный вид рода на основе интегративного подхода (Рисунок 3.26), имеющий 2 местонахождения в Китае (Huang et al., 2025).

От других ломколистных видов отличается пильчатыми верхушками листьев, удлиненными клетками листа с б. м. утолщенными пористыми стенками, частично или полностью 2-слойной пластинкой листа в верхней части, на поперечном срезе жилки в нижней части имеются небольшие слои стереид с двух сторон от клеток указателей, переходящие в верхней части в субстереиды, дорсальный и вентральный эпидермисы отсутствуют (Рисунок 3.26; 3.27).

Возможно, этот новый вид по морфологии близок к виду *Dicranum tauricum* с пильчатыми листьями, но клетки у этого вида с более тонкими стенками и без пор, в верхней части листа более короткие (16–29 μm против 40–90 μm), также у *D.*



Рисунок 3.26 Поперечный срез листа *Dicranum motuoense* (образец из провинции Хубэй, Китай, фото W.Z. Huang).

tauricum не встречается 2-слойность, ни в верхней части, ни у клеток углов основания листа. От видов с 2-слойными пластинками листа в верхней части *D. fulvum*, *D. viride* отличается очень слабой жилкой и длинными клетками листа.

В молекулярно-генетический анализ были включены 5 образцов *Dicranum fulvum* (Кабардино-Балкария, Россия; Пенсильвания, Вирджиния, США), имеющего двуслойные в верхней части (иногда местами) пластинки листа. Они довольно закономерно образовали сестринскую кладу с *D. viride* с хорошей поддержкой, поскольку морфологические различия этих двух видов небольшие и есть некоторые трудности в разграничении этих видов. Отличия заключаются в слабой ломкости листа первого вида и в форме жилки: у первого вида жилка постепенно переходит в пластинку листа, что большей частью заметно в нижней части листа, тогда как у второго вида жилка на всем протяжении более выпуклая, более четко отграничена от листовой пластинки (Тубанова, Игнатова, 2025).

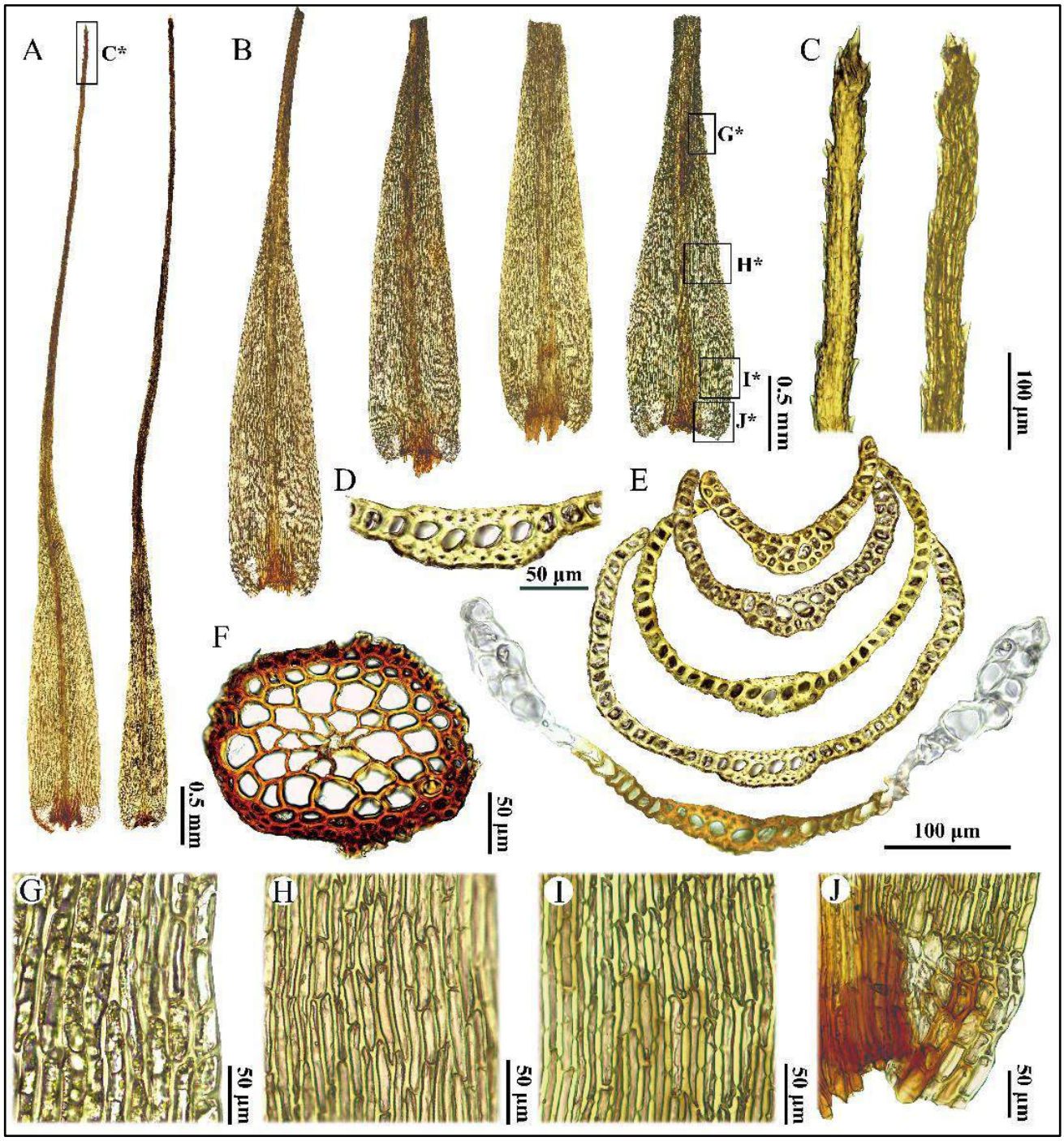


Рисунок 3.27 *Dicranum motuoense* (Голотип: HTC!, Тибет, фото W.Z. Huang). A: листья; B: ломкие листья; C: верхушки листьев; D: поперечный срез жилки в нижней части листа; E: поперечный срез листа; F: поперечный срез стебля; G: клетки верхней части листа; H: клетки средней части листа; I: клетки основания листа; J: клетки углов основания листа.

На филогенетическом дереве (Рисунок 3.28) *Dicranum motuoense* соседствует с недавно описанным из Китая ломколистным видом *D. hengduanensis* (Huang et al., 2023), но у последнего вида края и верхушка листа цельные, пластинка листа

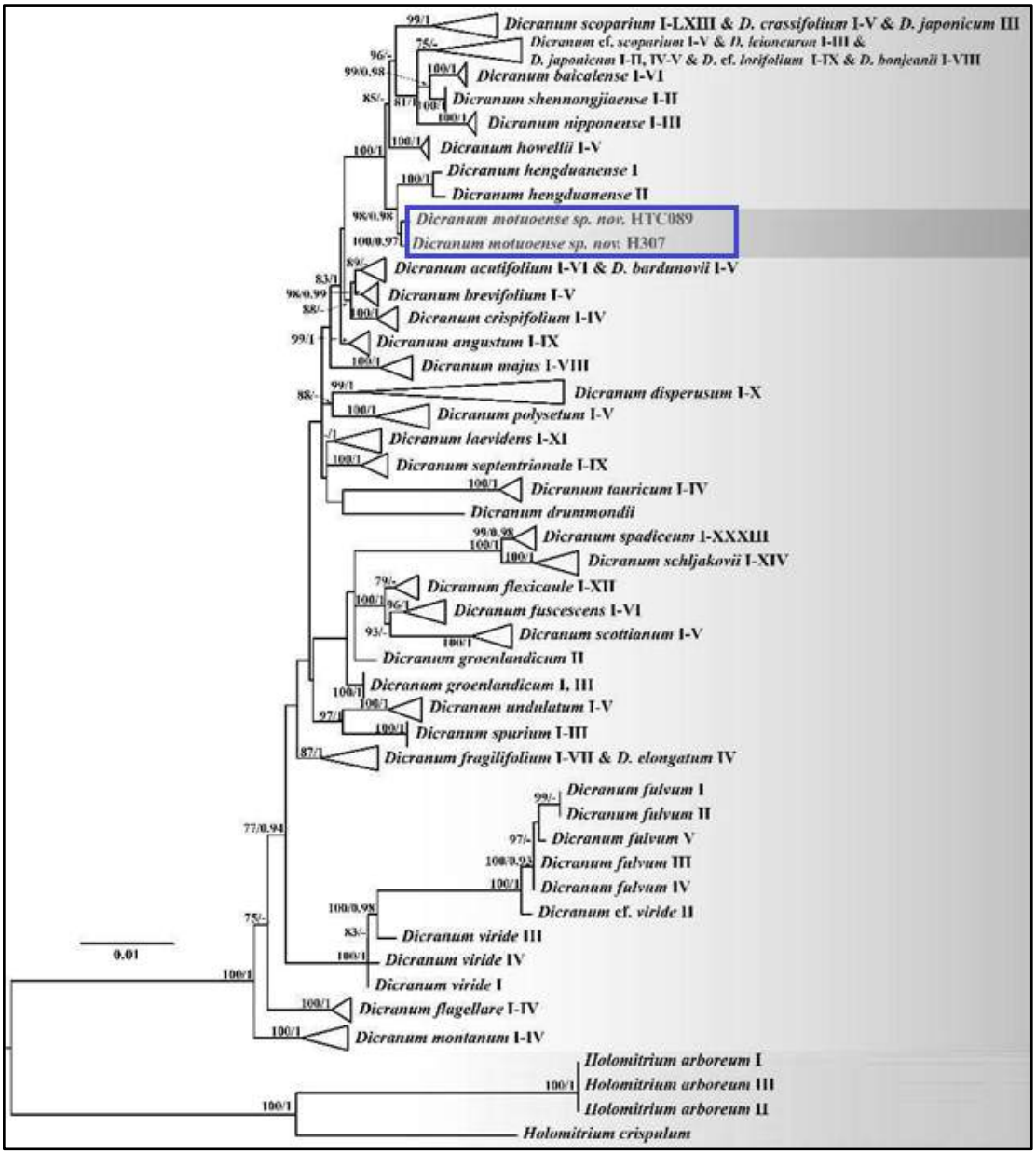


Рисунок 3.28 Филогенетическое дерево видов рода *Dicranum* на основе объединенного датасета (*trn*H-*psb*A, *rps*4-*trn*T, *trn*L-*trn*F, *rps*19-*rpl*2, *rpo*B, ITS1-2) (по: Huang et al., 2025).

1-слойная и клетки верхней части листа несколько короче (27–60 μm), чем у *D. motuoense* (40–90 μm), стереидные клетки на поперечном срезе жилки очень слабые, до отсутствующих. К тому же, *D. hengduanensis* растет на почве, а новый вид, *D. motuoense,* является эпифитом. Остальные ломколистные виды (*D. fragilifolium, D. tauricum, D. viride*) на филогенетическом дереве находятся на значительной генетической дистанции от нового вида.

Таким образом, нами кратко рассмотрены история исследования, молекулярно-филогенетические взаимосвязи, морфологические различия с

близкими видами, позволившие описать новые для науки виды рода – *Dicranum schljakovii*, *D. septentrionale, D. bardunovii*, *D. ignatovii*, *D. baicalense*, *D. afoninae, D. motuoense*. Полное описание морфологии первых 6 видов, их экология, распространение даны в главе 5, дополнительные сведения в Приложениях.

3.5.3 Комплексы видов рода *Dicranum*

Определение ряда видов мхов, имеющих четкие различия в морфологии, не составляет большого труда, но определение морфологически близких видов, имеющих вариабельные признаки, перекрывающиеся по показателям, представляет значительные трудности для бриологов из-за ограниченного набора морфологических признаков в целом. Это касается не только мхов, но и печеночников, обладающих мелкими размерами тела. И мы согласны с мнением, что для правильной идентификации вида необходимо учитывать совокупность признаков в их взаимосвязи (Konstantinova et al., 2025). В этом отношении виды рода *Dicranum* не составляют исключения.

Об изменчивости *Dicranum elongatum* и *D. groenlandicum*

Два вида, широко распространенных в растительных ценозах Голарктики – *Dicranum elongatum* и *D. groenlandicum*, являются морфологически довольно близкими: они образуют сходные очень плотные дерновинки, имеют трубчатые и прижатые листья. В связи с таким сходством их довольно часто путают. С целью уточнения основных морфологических признаков этих видов, их распространения, нами были проведены исследования с применением молекулярно-генетических и анатомо-морфологических методов (Tubanova et al., 2016).

Dicranum elongatum и *D. groenlandicum* приводились для России в конце 19 века (Lindberg, Arnell, 1890; Brotherus, Saelan, 1890). Однако первой всеобъемлющей таксономической публикацией, в которой были описаны и сопоставлены оба вида, стала работа Бротеруса (1918) в серии «Флора Азиатской России», опубликованная Федченко как для семенных, так и для споровых растений. В этой публикации *D. elongatum* был представлен вместе с 4 близкими

видами: *D. tundrae* Lindb. & Arnell, *D. atratum* Geh., *D. groenlandicum* и *D. angustum*. Два из них, *D. tundrae* и *D. atratum*, были охарактеризованы с использованием переводов оригинальных описаний, с краткими комментариями о том, что они очень близки к *D. elongatum* и не являются отдельными видами. Однако Бротерус (1918) предпочел сохранить их, не синонимизируя до тех пор, пока не будут доступны дополнительные данные. Последующие обработки флор мхов (Абрамова и др., 1961; Савич-Любицкая, Смирнова, 1970) включали в эту группу 3 вида: *D. elongatum*, *D. groenlandicum* и *D. angustum*, в то время как *D. tundrae* был отнесен в синонимы к *D. elongatum,* а *D. atratum* не был рассмотрен. Несмотря на то, что в целом результаты совпадали, две последующие обработки отличались по оценке признаков. Например, *D. elongatum* var. *sphagni* T. Jensen, отличающийся от типичного *D. elongatum* прежде всего узкой жилкой, был отнесен к синонимам *D. elongatum* (Абрамова и др., 1961) вслед за Бротерус (1918) и многими другими авторами. Однако в последующем Савич-Любицкая, Смирнова (1970) отнесли *D. elongatum* var. *sphagni* к *D. groenlandicum*. Во флоре мхов Китая *D. elongatum* var. *sphagni* также включен в синонимику к *D. groenlandicum* (Gao et al., 1999). Разночтения в оценках отличительных признаков этих видов привели некоторых авторов к выводу, что различия между *Dicranum elongatum* и *D. groenlandicum* не являются значительными, поэтому *D. groenladicum* был принят только как подвид *D. elongatum* (Mönkemeyer, 1927; Podpěra, 1954).

В современных «Флорах мхов» и списках видов эти таксоны приняты на уровне самостоятельных видов (Ireland, 2007; Hallingbäck et al., 2006; Noguchi, Iwatsuki, 1987; Ignatov et al., 2006; и др.), однако все еще сохраняется несоответствие в трактовке наиболее важных диагностических признаков, что вызывает проблемы с их идентификацией. Молекулярно-генетические данные указывают на значительные различия между этими двумя видами (Lang et al., 2014b), но они основаны на очень малой выборке: в это исследование был включен только один экземпляр, относящийся к *D. groenlandicum*, и, к тому же, авторы подробно не обсуждали морфологические различия между этими двумя видами. Таким образом, цель нашей работы заключалась в том, чтобы проверить,

соответствуют ли молекулярные маркеры морфологическим признакам, используемым для разграничения *D. elongatum* и *D. groenlandicum*, а также выяснить, какие признаки этих видов стабильны, а какие изменчивы в случаях слаборазвитых особей и маргинальных фенотипов. Кроме того, были задействованы образцы с морфотипом *D. atratum* (из местности, где находится *locus classicus*) и *D. tundrae*, поскольку рассматривалась возможность их отличия от *D. elongatum* и распознавания, по крайней мере, на внутривидовом уровне (Игнатова, 2005). Еще одной задачей данного исследования являлось выяснение распространения *D. groenlandicum*. Не было никаких сомнений в его распространении в Арктике, но его присутствие в южных регионах азиатской части России оставалось под вопросом. Бардунов Л.В. (1974) цитирует одно местонахождение, приведенное Бротерусом (1918) из Западного Саяна, а в более восточных регионах этот вид не отмечает (Бардунов, 1969). Нами были изучены ряд образцов из Южной Сибири (UUH, MHA, MW), которые соответствовали описанию *D. groenlandicum*, а не *D. elongatum*.

Для этого исследования были получены нуклеотидные последовательности 8 образцов *Dicranum elongatum* из 7 регионов России (Мурманская область, Архангельская область, Ямало-Ненецкий АО, Красноярский край, Бурятия, Якутия, Сахалин), 11 образцов *D. groenlandicum* из 8 регионов (Камчатка, Карелия, Мурманская область, Ямало-Ненецкий АО, Бурятия, Красноярский край, Сахалин, Якутия) и 1 образец из США. Остальные последовательности были взяты из более ранних собственных исследований видов рода *Dicranum* и данных GenBank (Ignatova, Fedosov, 2008; Tubanova et al., 2010; Tubanova, Ignatova, 2011; Ignatova et al., 2015; Lang et al., 2014a, b). Все последовательности зарегистрированы на сайте GenBank и данные по исследованным видам приведены в Приложении А. В молекулярно-генетическом анализе был использован маркер ядерной ДНК (ITS1-2) и хлоропластной ДНК (trnL-F), наиболее вариабельные и используемые в филогенетических исследованиях мхов. Анатомо-морфологические исследования были основаны на гербарных коллекциях из многих гербариев России (IRK, KPABG, LE, MHA, MW, NSK, UUH).

Полученное нами байесовское дерево укоренено на *Dicranum nipponense*, из типовой секции *Dicranum* (Рисунок 3.29). Два других представителя этой же

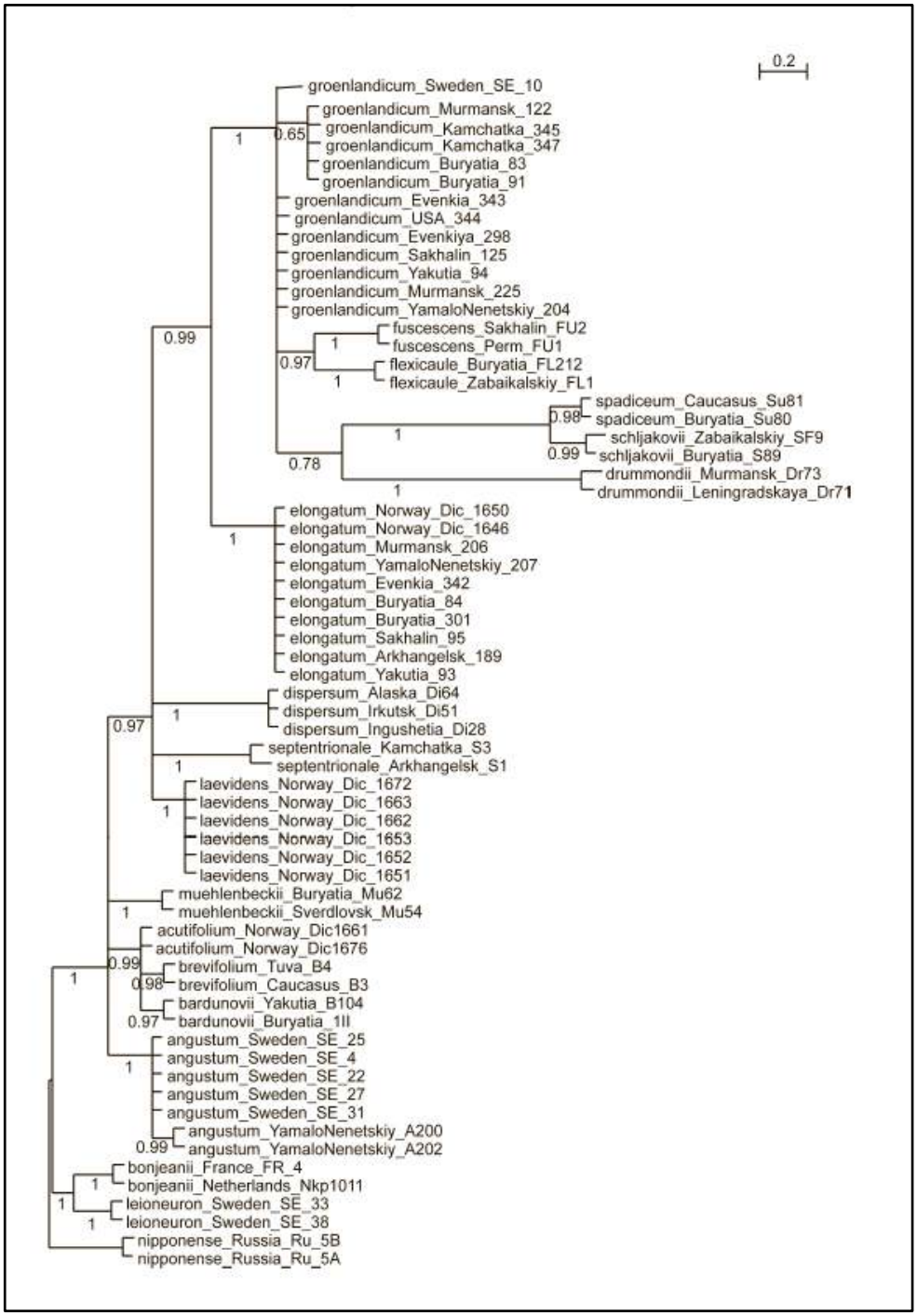


Рисунок 3.29 Дерево, полученное из объединенных данных хлоропластной (trnL-F) и ядерной (ITS1-2) ДНК в программе Bayes. (Поддержка бутстреп указана на ветвях).

секции, *D. bonjeanii* и *D. leioneuron*, образуют кладу, родственную всем другим видам, включенным в анализ. Филогенетическое дерево состоит из двух политомий и двух терминальных клад: (1-ая политомия) *D. acutifolium*, *D. angustum*, *D. bardunovii*, *D. brevifolium*, *D. muehlenbeckii*; (2-ая политомия) *D. laevidens*, *D.*

septentrionale, *D. dispersum*; (3 клада) только образцы *D. elongatum*; (4 клада) *D. drummondii*, *D. flexicaule*, *D. fuscescens*, *D. spadiceum*, *D. schljakovii*, *D. groenlandicum*. Клада *D. elongatum* имеет максимальную поддержку, и такую же поддержку имеет 4-ая клада. Последнее включает политомию *Dicranum groenlandicum* с вложенной (1) кладой *D. flexicaule* + *D. fuscescens* (PP=0.97), где обе субклады отдельных видов имеют PP=1.0; (2) клады *D. drummondii* , *D. spadiceum*, *D. schljakovii* (PP=0.78), с субкладами *D. drummondii* (PP=1.0) и субкладами двух других видов (PP=1.0); (3) клады из нескольких экземпляров *D. groenlandicum*, со слабой поддержкой (PP=0.65).

Dicranum groenlandicum был признан парафилетическим видом в исследованиях Lang et al., (2015), с использованием 6 маркеров ДНК, но без существенной статистической поддержки, хотя оба образца образовали кладу на дереве (Рисунок 3.11).

Dicranum elongatum и *D. groenlandicum* обычно выделялись на видовом уровне в большинстве современных флор Европы, Азии и Северной Америки; в то же время большинство авторов подчеркивали, что типичные экземпляры легко различимы, в то время как "промежуточные" экземпляры, которые трудно идентифицировать, не редки. Среди отличительных признаков обычно использовали длину клеток в верхней части и в основании листа, наличие или отсутствие пор в клеточных стенках, цельные или зубчатые края листьев, форму верхушки листа, ширину жилки и форму коробочки. Характеристики *D. elongatum* и *D. groenlandicum* из ряда определителей и таксономических исследований обобщены в таблице 3.4; они дополнены нашими данными, полученными из анализа отсеквенированных образцов. Некоторые признаки по-разному трактуются разными авторами, однако большинство из них сходятся во мнении, что клетки *D. groenlandicum* длиннее и более пористые, чем у *D. elongatum*, и что жилка у первого вида у́же, чем у второго, и что у *D. elongatum* листья часто имеют острые верхушки и зубчатые края, в то время как у *D. groenlandicum* края листьев всегда цельные, верхушки листьев всегда слегка тупые. По нашим наблюдениям, клетки в верхней части листа у *D. groenlandicum* в основном удлиненные и пористые (Рисунок 3.30:

7, 11, 12), однако у некоторых экземпляров, так же как у *D. elongatum,* короткие клетки смешиваются с удлиненными (Рисунок 3.30: 8–10), и стенки клеток не пористые или слабо пористые. Клетки верхней части листа у *D. elongatum* в основном короткие и не пористые (Рисунок 3.31: 5), однако у некоторых экземпляров короткие клетки смешиваются с удлиненными (Рисунок 3.31: 2, 8, 11) и иногда преобладают удлиненные клетки, но их стенки обычно не пористые.

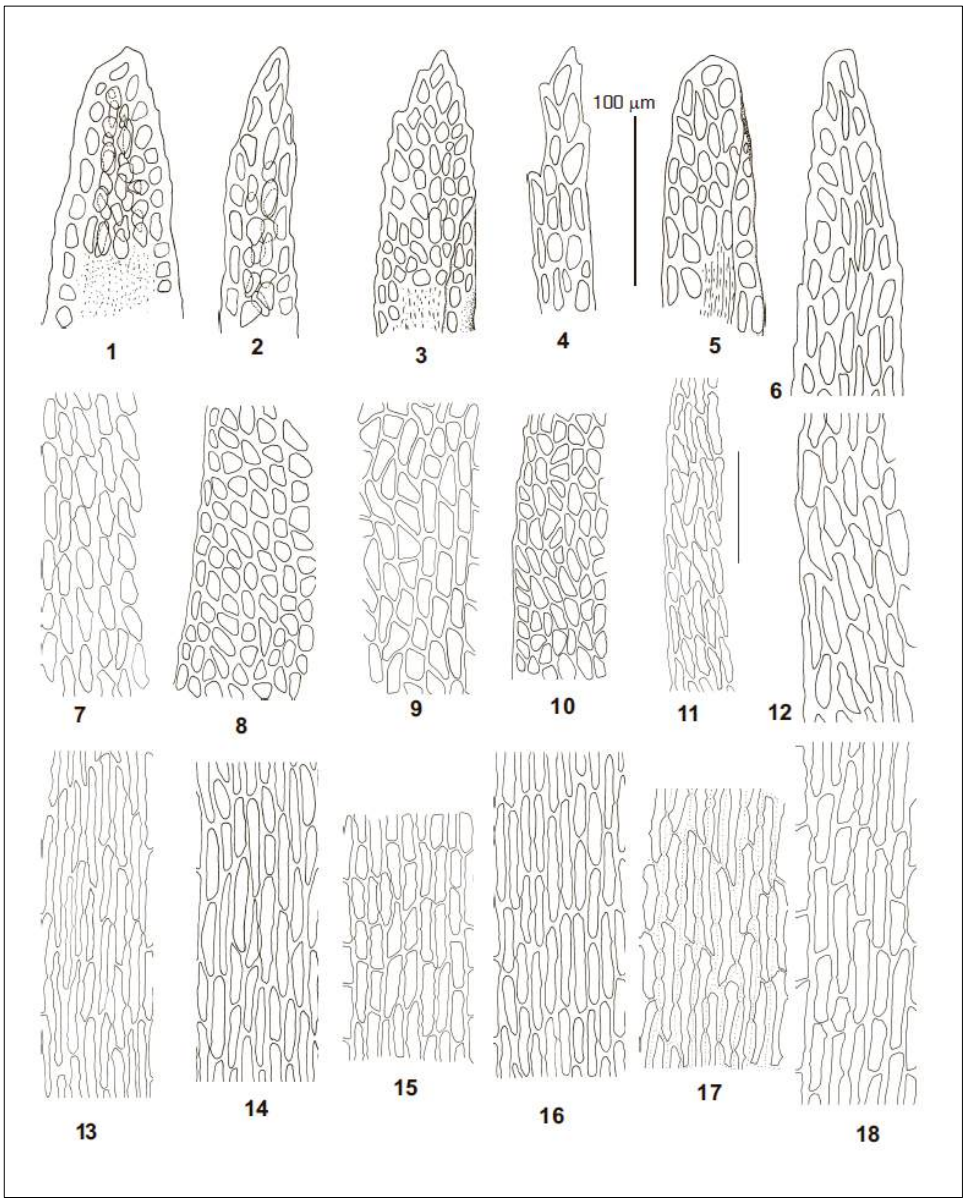


Рисунок 3.30 *Dicranum groenlandicum* (1, 7, 13: север Бурятии; 2, 8, 14: юг Бурятии; 3, 9, 15: Мурманская область; 4,10, 16: Саха (Якутия); 5, 11, 17: Сахалин; 6, 12, 18: Эвенкия. 1–6 – верхушка листа; 7–12 – клетки верхней части листа; 13–18 – клетки основания листа. Шкала: 100 мкм для 1–18.

Среди наиболее важных признаков *Dicranum groenlandicum* во всех таксономических исследованиях использовались такие признаки как тупые верхушки и цельные края листьев. Многие авторы также отмечали, что клетки верхней части листа у этого вида часто удлиненные и пористые. Такие экземпляры встречаются в коллекциях из России, и некоторые из них были включены в настоящий набор секвенированных растений; в то же время ряд образцов с острыми и зубчатыми верхушками (Рисунок 3.30: 1–4, 6) были обнаружены в кладе *D. groenlandicum* вместе с ее "типичными" экземплярами на молекулярно-филогенетическом дереве (Рисунок 3.30: 5). Такие растения, а также растения с цельными тупыми верхушками могут иметь короткие, непористые клетки в верхней части листа.

Во флоре мхов Северной Америки *D. groenlandicum* по ключу определяется по двум ветвям, разделяющим виды с короткими и удлиненными клетками. Считалось, что этот признак у *D. groenlandicum* варьирует, и пористые клетки выше середины листа считаются важными для его определения.

Наши данные не подтверждают, что этот признак между *Dicranum groenlandicum* и *D. elongatum* стабилен, как и разница в длине клеток пластинки листа в его верхней части (см. таблицу 3.4). Листья *D. elongatum* заостренные, узкие, острые, на верхушке зубчатые, с б. м. выступающей жилкой. У него также сравнительно широкая жилка и узкие пластинки у основания листа, так что жилки занимают 1/6–1/3 ширины листа (Рисунок 3.32: 6, 8, 10, 12). Таким образом, наше описание морфологических характеристик, основанное на секвенированных образцах *D. elongatum*, не противоречит концепции этого вида, применяемой в большинстве таксономических трактовок.

Листовая пластинка и жилка в верхней части листа у *Dicranum elongatum* в основном гладкие с дорсальной стороны, хотя также не редки экземпляры с более или менее отчетливой шероховатой дистальной частью листовой пластинки и жилки. Листья с шероховатой поверхностью были отнесены к *D. tundrae*. Этот вид был описан в окрестностях пос. Дудинка в нижнем течении Енисея (Lindberg,

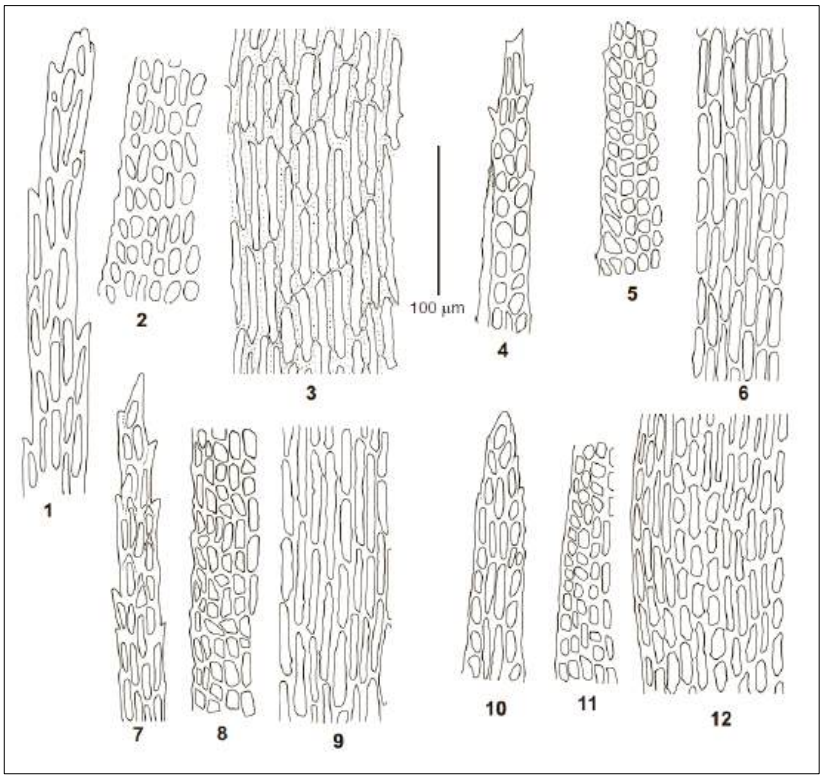


Рисунок 3.31 *Dicranum elongatum* – 1–3: север Бурятии; 4–6: Архангельская область; 7–9: Эвенкия; 10–12: Сахалин. 1, 4, 7, 10 – верхушка листа; 2, 5. 8. 11 – клетки верхней части листа; 3, 6, 9. 12 – клетки основания листа. Шкала: 100 мкм для 1–12.

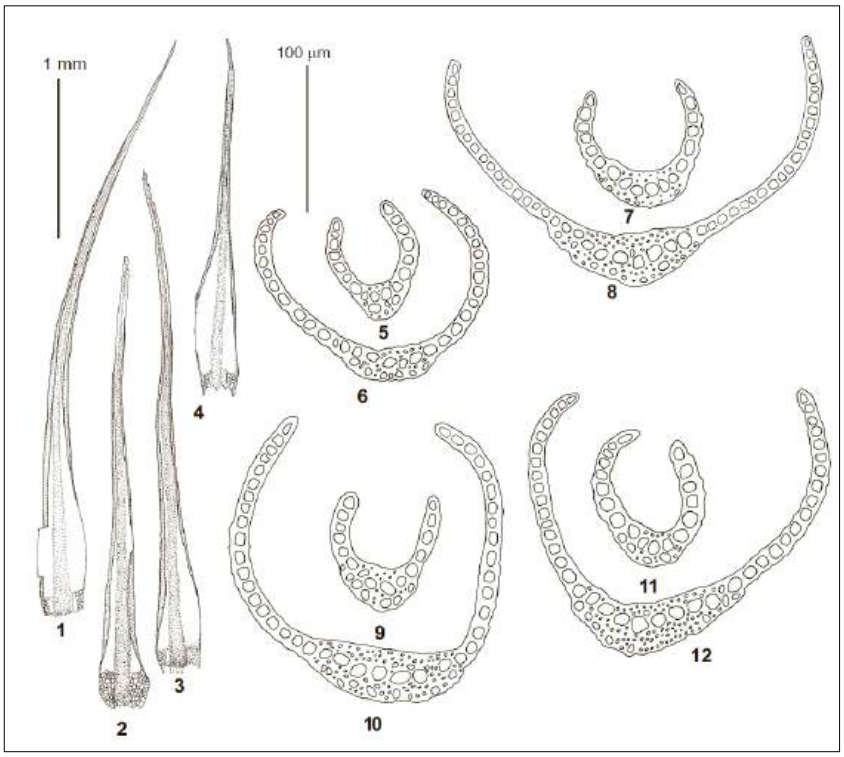


Рисунок 3.32 *Dicranum elongatum* – 1, 9–10: север Бурятии; 2, 7–8: Архангельская область; 3, 11–12: Эвенкия; 4–6: Сахалин. 1–4 – листья; 5–12 – поперечный срез листьев. Шкала: 1 мм для 1–4; 100 мкм для 5–12.

Таблица 3.4 – Сравнительная характеристика признаков *Dicranum elongatum* (**E**) и *D. groenlandicum* (**G**) на основе литературных данных и собственных исследований

		Северная Америка (Bellolio-Trucco, Ireland, 1990; Ireland, 2007)	Европа (Nyholm, 1986; Hedenäs, Bisang, 2004)	Китай (Gao et al., 1999)	Россия (Абрамова и др., 1961, Савич-Любицкая, Смирнова, 1970)	Россия (Tubanova et al., 2016)
Листья	**E**	(2.5-)3-4.5(-6)×0.3-0.5 мм основание листа ланцетное	Основание листа ланцетное	3-5×0.4-0.5 мм, ланцетное из овального основания	3-3.5×0.4-0.5 мм, основание листа ланцетное	(2.5-)3–4.5(-6)×0.3–0.6 мм, основание листа ланцетное до узко овально-ланцетного
	G	(2.5-)3-4(-6.5)×0.3-0.5 мм Основание листа овально-ланцетное	Основание листа овально-ланцетное	3.0 × 0.6-0.8 мм, овально-ланцетные	3 × 0.6-0.8 мм, основание листа продолговатое	(1,5-)2,5–5×(0,3-)0,4–0,7 мм, основание листа овально-ланцетное
Клетки основания листа	**E**	(14-)24-36(-49)×(2-)4-6(-9) µm Обычно удлиненные, пористые	Постепенно удлиненные, сильно утолщенные стенки, гладкие до слегка пористые	Удлиненные с утолщенными и пористыми стенками	Утолщенными стенками, удлиненные и узкие, пористые до не пористых	(14-)20–58(-100)×(3-)5–10(-12) µm, Удлиненные, пористые с утолщенными стенками,
	G	(36-)54-65(-98)×(2-)5-6(-9) µm Удлиненно-выямчатые, сильно пористые, с утолщенными стенками	Удлиненные с утолщенными и пористыми стенками	Удлиненные с утолщенными и сильно пористыми стенками	С сильно утолщенными стенками, пористые, линейные с продолговатым просветом	Удлиненные, пористые (23-)33–59(-96)×(6-)8–11(-12) µm, с утолщенными стенками

Клетки верхней части листа	**E**	(5-)12-17(-23)×(4-)6-8(-9) µm, коротко прямоугольные, квадратные, округлые, с утолщенными стенками, не пористые,	Коротко прямоугольные, квадратные, до овальных, с утолщенными стенками, не пористые	округло квадратные или коротко прямоугольные до слабо удлиненных, толстостенные, гладкие, слегка пористые	Толстостенные, округло прямоугольные до частично округло квадратные	(8-)13–23(-34)×(7-)8–10(-13) µm, толстостенные, не пористые
	G	Удлиненные, толстостенные, пористые, (11-)17-26(-42) × (2-)5-6(-12) µm	Коротко прямоугольные до прямоугольных, с сильно утолщенными стенками, пористые, 8-10 µm шир.	Округло ромбоидальные, толстостенные, иногда пористые	Квадратные, треугольные до ромбоидальных, закругленные, сильно утолщенными стенками, пористые до не пористых, 10-12 µm	(13-)18–35(-57)×(7-)9–12(-14) µm, удлиненные, толстостенные и пористые или укороченные не пористые
Верхушка листа	**E**	Гладкая, обычно заостренные, иногда туповатые	Заостренная до туповатой	Заостренная или туповатая	Слегка мелкопильчатая	Заостренная, зубчатая до гладкой
	G	Узкая и тупая, редко заостренная	Тупая (закругленная)	Тупая без заостренной верхушки	Тупая и гладкая	Тупая, гладкая или зубчатая
Жилка	**E**	1/6-1/4 ширины листа в основании	Сильная, широкая	1/5–1/4 ширины листа в основании	1/5–1/3 ширины листа в основании	1/3–1/6 (1/7) ширины листа в основании
	G	1/10-1/6 ширины листа в основании	–	1/10–1/8 ширины листа в основании	1/10–1/8 (1/7) ширины листа в основании	1/7–1/11 ширины листа в основании
Края листа	**E**	Гладкие, редко слегка зубчатые на верхушке	Гладкие	Слегка мелкопильчатые на верхушке	Гладкие или слегка пильчатые на верхушке	Гладкие и слегка зубчатые на верхушке

	G	Гладкие	Гладкие или с несколькими туповатыми зубчиками на верхушке	Гладкие почти по всей длине	Гладкие	Гладкие или зубчатые на верхушке
Коробочка	**E**	1.2–1.8 мм, слегка прямые до слегка согнутых, сухие прямые, желтовато коричневые	согнутый	1.5–2.0 мм, прямая коротко цилиндрическая часто слегка изогнутая сухая бороздчатая	Слегка изогнутая, маленькая, овальная с высокой спинкой, полосатая	1–1.8 мм, согнутая до слегка согнутой, слегка выпуклая на спинке
	G	1.5–2 мм, прямая до слегка согнутой, ± сухая полосатая, желтовато коричневая	Слегка согнутая	Прямая или сухая слегка согнутая, коротко цилиндрическая	Прямая, короткая до 4 мм дл., почти цилиндрическая, со слегка выпуклой спинкой, сухая слегка бороздчатая	1.4–2 мм дл., прямая, короткая, овально-цилиндрическая, сухая бороздчатая, коричневатая

Arnell, 1890). Савич-Любицкая, Смирнова (1970) отмечали несколько иную форму клеток верхней части пластинки листа у *D. tundrae* (с квадратными, треугольными и короткими прямоугольными просветами вместо округлых и яйцевидных), и рассматривали его как синоним *D. elongatum*. Мы также изучили образец в гербарии Хельсинки (H), собранный Арнеллем (Arnell) в Дудинке и упомянутый в протологе, и полностью согласны с тем, что он не противоречит *D. elongatum* по всем существенным признакам. Нам не встречались виды или какие-либо другие экземпляры *D. atratum*, но его отличительные признаки, упомянутые автором (Geheeb, 1879), а именно резко зазубренные верхушки листьев, сильная жилка и черноватая окраска растений, согласуются с видовой концепцией *D. elongatum*, как ее рассматривали Савич-Любицкая, Смирнова (1970).

В то же время нами установлено, что ширина жилки является наиболее важным признаком, отличающим эти виды (Рисунок 3.32; 3.33). У *D. groenlandicum* основание листа всегда сравнительно широкое, яйцевидно-ланцетной формы, а жилка занимает 1/11–1/7 ширины листа.

В случае, если растения типа *Dicranum elongatum*/*groenlandicum* имеют острые верхушки листьев и короткие, не пористые клетки верхней части листа и, в то же время, более узкую жилку, их следует идентифицировать как *D. elongatum*. Ранее считалось, что наиболее важным признаком *D. groenlandicum* являются цельные края листьев, а другие признаки рассматривались как вариабельные. Результаты наших исследований указывают на то, что наиболее устойчивым отличительным признаком этого вида является ширина жилки, в то время как другие упомянутые признаки могут варьировать. Несмотря на сходство зубчатости края листа у верхушки между этими двумя видами, существует разница в длине жилки: у *D. groenlandicum* она обычно заканчивается на несколько клеток ниже верхушки (Рисунок 3.33: 1–6), а у *D. elongatum* она заканчивается в верхушке или слегка выбегает из нее (Рисунок 3.32: 1, 4, 7, 10).

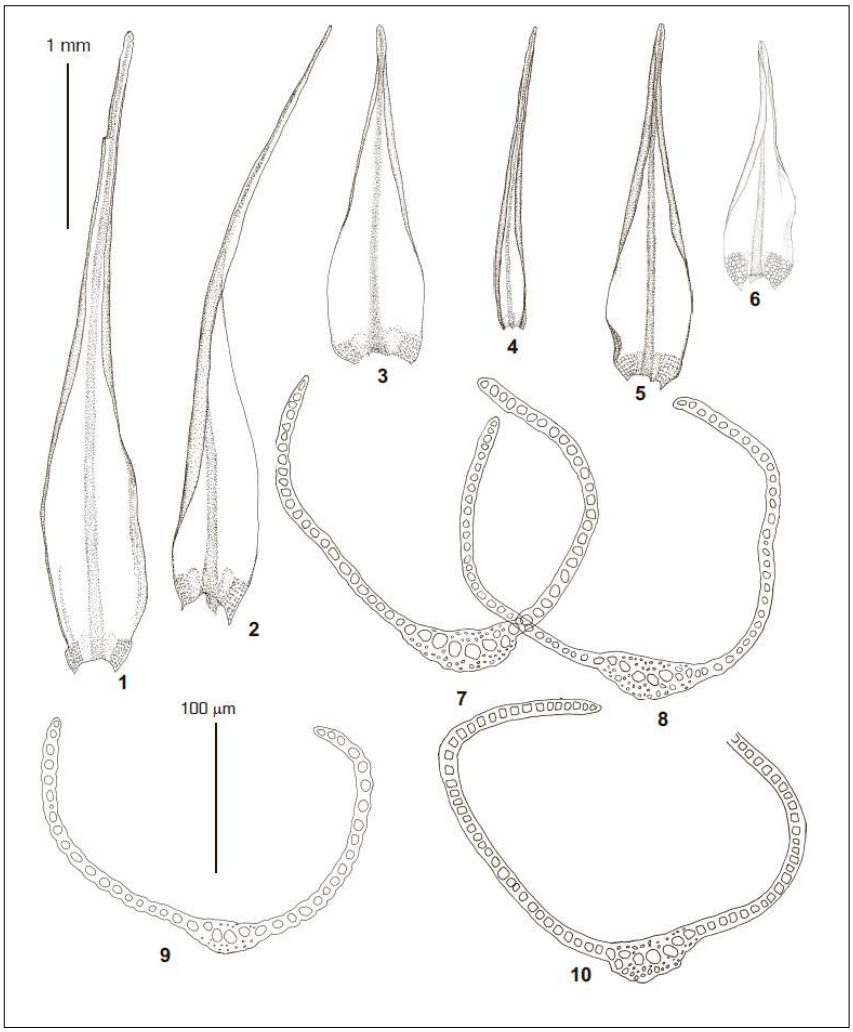


Рисунок 3.33 *Dicranum groenlandicum* – 1: север Бурятии; 2, 8: Саха (Якутия); 3, 10: Мурманская область; 4, 9: Эвенкия; 5: Сахалин; 6–7: юг Бурятии. 1–6 – листья; 7–10 – поперечный срез листа. Шкала: 1 мм для 1–6; 100 мкм для 7–10.

Имеются расхождения в описаниях спорофитов обоих видов разными авторами (см. таблицу 3.4). Спорофиты *Dicranum elongatum* не часто встречаются в коллекциях из России, и гораздо чаще встречаются у *D. groenlandicum*. Коробочки у *D. elongatum* б. м. согнутые, в то время как у *D. groenlandicum* они прямые, короткие, яйцевидно-цилиндрические, слегка ребристые при высыхании и довольно многочисленны у спороносящих особей (Рисунок 3.34).

Дерновинки *Dicranum groenlandicum*, похожи в основном на дерновинки *D. elongatum*, довольно плотные, но в большинстве случаев особи б. м. легко отделяются, в отличие от очень плотных дерновинок у *D. elongatum*. Высота растений у обоих видов варьирует; у *D. groenlandicum* они часто достигают 20 см в высоту, но обычно они среднего размера, около 4 см в высоту.

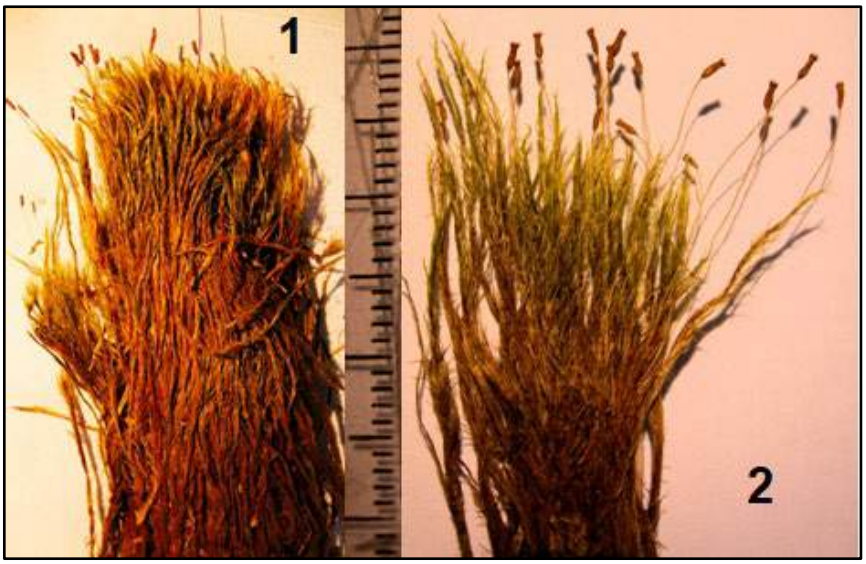


Рисунок 3.34 *Dicranum groenlandicum* со спорофитами: 1. Якутия, Ленские столбы, 18.VIII.2000, Игнатов М.С. *#00-83* (MHA); 2. Ямало-Ненецкий АО, Тазовский р-н, 31.VII.2013, Безгодов А.Г. №533 (MHA).

Как *Dicranum elongatum*, так и *D. groenlandicum* можно спутать с другими видами рода, которые имеют трубчатые листья, например, с *D. angustum*, *D. laevidens*, *D. spadiceum* и *D. schljakovii*. Однако у всех четырех последних видов листья более прямоостоящие до оттопыренных, а их дерновинки гораздо более рыхлые. Листья у *D. angustum* и *D. laevidens* не прижатые, а прямостоячие до оттопыренных как в сухом, так и влажном состоянии. Листья обоих этих видов короче, жилка, как правило, со слабыми стереидными пучками. В случае с *D. spadiceum* и *D. schljakovii*, жилка у них с хорошо дифференцированными вентральными и дорсальными эпидермисами, имеющими более широкие просветы, и это наиболее хороший признак, отличающий их от *D. elongatum* и *D. groenlandicum*. Наши молекулярно-генетические исследования близких видов с применением 2-х маркеров на реконструкции филогенетического дерева (Рисунок 3.28) показывают высокую видовую поддержку для всех 6 видов. Кроме того, они согласуются с данными молекулярно-генетического анализа европейских и арктических видов рода *Dicranum* (Lang et al., 2014a; Lang et al, 2015). Эти авторы считают, что *D. groenlandicum* морфологически очень похож на *D. laevidens* и в отсутствие спорофитов оба вида можно различить только по форме роста.

В результате изучения гербарных образцов было выяснено, что ареал *Dicranum groenlandicum* в Сибири гораздо шире, чем ранее предполагалось, и он имеют б. м. сходное распространение с *D. elongatum*. В Европейской части России эти виды встречаются в основном в северной её части и на Кавказе, а в азиатской России широко распространены от северных до южных границ.

Таким образом, в результате исследования этих двух видов с помощью интегративного подхода, подтверждена видовая самостоятельность близких видов, показано, что одним из наиболее устойчивых морфологических признаков, разграничивающих эти виды, является ширина жилки, остальные признаки довольно вариабельны. Образцы с признаками *Dicranum tundrae* и *D. atratum*, согласуются с видовой концепцией *D. elongatum.*

Комплекс *Dicranum fuscescens*: морфологические признаки, молекулярно-генетические данные и сравнение с близкими видами

Выше было описано, что для выяснения статуса *Dicranum pseudacutifolium* Otnyukova (Otnyukova, 2007) и его взаимосвязи с таксонами, известными как сложный комплекс видов: *D. acutifolium*, *D. brevifolium*, *D. flexicaule* и *D. fuscescens*, нами использовался интегративный подход (Tubanova et al., 2010). В результате анализа *D. pseudacutifolium* был рассмотрен в составе *D. flexicaule* и описан новый полускрытый вид *D. septentrionale*. К тому же *D. flexicaule* и *D. fuscescens* не всегда рассматривались как самостоятельные. Так, некоторые авторы, например Hedenäs, Bisang (2004), выражают сомнение в том, что они действительно являются хорошими видами, даже если их крайние фенотипы легко узнаваемы. Bellolio-Trucco, Ireland (1990) и Ireland (2007) рассматривают *D. flexicaule* как разновидность *D. fuscescens*.

По результатам молекулярно-генетического анализа на реконструкциях филогенетического дерева на основе 6 маркеров (Рисунок 3.11) наиболее близкими видами этого комплекса по морфологическим признакам являются 3 вида *Dicranum flexicaule, D. fuscescens* и распространенный в Европе *D. scottianum* (Lang et al., 2015). В результате совмещенного анализа 4 маркеров видов рода *Dicranum* в

России (Рисунок 3.12) наиболее близкими видами этого комплекса показаны 3 вида *Dicranum flexicaule, D. fuscescens* и азиатский вид *D. hamulosum*. Эти 4 вида имеют довольно близкие морфологические признаки (в верхней части листья килеватые и имеют паренхиматические клетки), являются двудомными в отличие от группы видов *D. acutifolium* и *D. brevifolium*, которые являются ложнооднодомными. И на филогенетических реконструкциях эти группы имеют более отдаленные родственные отношения, чем внутри групп.

Считается, что *Dicranum flexicaule* и *D. fuscescens* трудно отличить друг от друга из-за многочисленных экземпляров с промежуточными признаками, которые невозможно определить однозначно. Среди отличительных признаков этих видов важно соотношение ширины жилки к ширине пластинки в основании листа, которая у *D. flexicaule* 1/10–1/7 по сравнению с 1/7–1/5 у *D. fuscescens* (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970; Игнатов, Игнатова, 2003). Как выше отмечалось, анализ последовательностей ITS1-2 видов *D. fuscescens* и *D. flexicaule* выявил только 3 замены между ними (Рисунок 3.14), и это различие остается стабильным в широком географическом диапазоне и последовательно связано с морфологией этих видов. Поэтому самостоятельный видовой статус *D. flexicaule* более вероятен, чем просто как внутривидового образования в составе *D. fuscescens*.

Близкие виды *Dicranum fuscescens* и дальневосточный вид *D. hamulosum* более сходны по внешнему облику, чем предыдущие два вида, характеризуясь такими признаками как в верхней части килеватые листья, 2-слойные края листа в верхней части – двоякозубчатые, жилка у них сильная, на дорсальной стороне обычно шероховатая, составляет около 1/6 ширины основания листа. Для уточнения границ этих видов, нами были проведены исследования с выявлением молекулярно-генетических и анатомических различий (Тубанова, 2015).

Dicranum hamulosum был описан Вильямом Миттеном (William Mitten) по материалам экспедиции «Challenger» 1875 г. в Японию и по образцам, собранным Джеймсом Биссетом в 1879, 1888–1889 гг. в Японии (Mitten, 1891). Первоописание довольно краткое, указаны основные признаки: «листья односторонне согнутые, постепенно суженные, 5–8 мм, края листа от середины до верхушки зубчатые,

жилка составляет 1/5 часть пластинки листа, на спинной стороне зубчато-шероховатая, коробочка продолговато овальная, прямая, полосатая, крышечка шиловидно заостренная. Коробочка с крышкой до 4 мм длиной. Колечко однорядное» (перевод Д.Я. Тубановой). Отмечено, что вид размерами и внешним видом напоминает *Paraleucobryum sauteri* (Bruch, Schimp & W. Gümbel) Loeske [*Dicranum sauteri* Bruch, Schimp & W. Gümbel], но отличается узкой, более плотной жилкой, клетками углов основания, а также полосатой коробочкой. Согласно Mitten (1891) растения этого вида также похожи на *Dicranum montanum* Hedw., но более крупные.

Brotherus (1924) перевел *Dicranum hamulosum* в род *Orthodicranum* из-за прямой коробочки. Затем, *D. hamulosum* некоторое время оставался предметом обсуждения японских бриологов. В ревизии видов рода для Японии Takaki (1964) рассматривает *Orthodicranum* в составе рода *Dicranum* и дает более подробное иллюстрированное описание *D. hamulosum* с указанием других признаков: однослойная пластинка листа, изредка двуслойные клетки углов основания листа и двурядное колечко. Приводит новые синонимы вида – *Dicranum fauriei* Broth. & Paris, *D. perindutum* Cardot, *D. crispo-falcatum* Schimp. ex Besch. Сравнивает *D. hamulosum* с *D. fuscescens*, которые крайне трудно отличить в стерильном состоянии, поскольку главный признак, по которому они различаются – это прямая коробочка у *D. hamulosum,* и согнутая у *D. fuscescens*. Причем, как отмечает Takaki (1964), коробочка прямая в стадии формирования, а в зрелом состоянии может быть согнутой. Из отличительных признаков гаметофита он считает наиболее важным слойность клеток углов основания: однослойные у *D. hamulosum* и двуслойные у *D. fuscescens.* Вслед за Brotherus (1924) советские бриологи, рассматривая *D. hamulosum* в роде *Orthodicranum* (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970), приводят его распространение на Сахалине, оригинальный рисунок и описание вида с учетом данных по первоописанию вида Mitten (1891) и обсуждения Takaki (1964) о схожести с *D. fuscescens*. Кроме Японии и России, *D. hamulosum* также имеет распространение в Китае. В описании вида в определителе мхов Китая указано, что у спорогона нет колечка (Gao et al., 1999).

Анатомо-морфологический анализ образцов *Dicranum hamulosum* показал, что вид довольно вариабельный: листья могут быть в сухом состоянии не только серповидно односторонне согнутые, но и отстоящие слегка извилистые; на дорсальной поверхности в верхней части листа от сильно до слабо шероховатой; клетки углов основания также часто двуслойные, как и однослойные, особенно у более хорошо развитых растений; коробочка прямая цилиндрическая, но часто бывает слегка согнутая. Вариабельность морфологических признаков наводит на мысль о неоднородности этого таксона, и что возможно у *D. hamulosum* имеется полускрытый вид. К тому же высокая частота встречаемости двух разных форм коробочки у этого вида, дополнительный признак – высокая вариабельность верхушки внутреннего перихециального листа и наличие в нуклеотидных последовательностях одной замены по митохондриальному маркеру (nad5). Вероятно, дальнейшие исследования, связанные большей частью с изучением типовых образцов *D. hamulosum* и видов, сведенных в синонимы, с увеличением семплинга образцов для молекулярно-генетического анализа и привлечением дополнительных маркеров, позволят выявить полускрытый таксон.

При анализе среза жилки листа был выявлен дополнительный признак, который, на наш взгляд, позволяет в стерильном состоянии отличать *Dicranum hamulosum* от *D. fuscescens,* а *D. fuscescens* от *D. flexicaule*.

Жилка у *Dicranum hamulosum* мощная, на срезе имеются дорсальный эпидермис, 1 ряд указателей и два крупных стереидных пучка, которые состоят из очень толстостенных клеток с очень маленьким просветом, который распространяется достаточно далеко вверх по жилке, в самой верхней части переходя в более тонкостенные клетки (Рисунок 3.35: а).

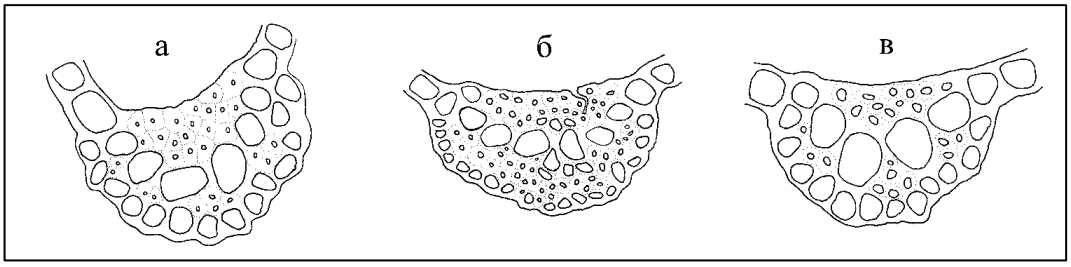


Рисунок 3.35 Поперечный срез жилки листа: а) *Dicranum hamulosum*; б) *D. fuscescens;* в) *D. flexicaule*

У *Dicranum fuscescens* жилка состоит из дорсального эпидермиса, 1 ряда указателей и 2 стереидных пучков. Но стереидные пучки *D. fuscescens* не однородны. Основную массу составляют клетки с утолщенными стенками и с маленьким просветом, протягивающиеся продольно примерно выше середины листа. Кроме толстостенных клеток, в центре жилки по обе стороны от указателей, особенно ниже средней части листа, присутствуют стереиды с более тонкими стенками и более широким просветом, одиночные или группами, иногда только на одной стороне от указателей (Рисунок 3.3: б).

По литературным данным, сопроводители локализуются строго на спинной стороне указателей, они звездчатой формы и больше напоминают межклеточное образование. Тем не менее, нами этот признак, характерный для *Dicranum fuscescens*, обозначен как «сопроводители», хотя возможно это разные по морфологии и происхождению структуры. Этот признак так же прорисован в монографии Takaki (1964) по обе стороны от указателей у *D. fuscescens*, но не был прокомментирован в работе.

Жилка на срезе у *Dicranum flexicaule* с дорсальным эпидермисом, 1 рядом указателей и двумя стереидными пучками (Рисунок 3.35: в), которые немного отличаются своим строением от предыдущих видов. Стереидные пучки сложены из менее толстостенных клеток с более широким просветом, нежели у *D. hamulosum,* что на первый взгляд ближе к субстереидам. Основные дифференцирующие признаки видов, согласно нашим данным, изложены в таблице 3.5.

Таблица 3.5 – Сравнение анатомо-морфологических признаков *Dicranum hamulosum*, *D. flexicaule*, *D. fuscescens*

	D. hamulosum	*D. fuscescens*	*D. flexicaule*
Стебель	Густо облиственный	Густо облиственный	Рыхло облиственный
Листья	Односторонне серповидно согнутые, сухие скрученные	Односторонне серповидно согнутые, сухие скрученные	Односторонне серповидно согнутые

Срез листа в верхней части	V-образный	V-образный	V-образный, с направленными внутрь краями
Край листа в верхней части	2-слойный, двоякозубчатый	2-слойный, двоякозубчатый	1-слойный, местами в 2 слоя, слабо зубчатый
Клетки углов основания листа	1-слойные, изредка двуслойные.	2-слойные	2-слойные
Жилка	1/5–1/6, на дорсальной стороне сильно шероховатая до слабо шероховатой	1/5-1/7, на дорсальной стороне сильно шероховатая до слабо шероховатой	1/7-1/10, на дорсальной стороне гладкая до слабо шероховатой
Стереиды	Мощные пучки, клетки с сильно утолщенной стенкой с маленьким просветом	Клетки с сильно утолщенной стенкой с небольшим просветом, с обеих сторон указателей несколько клеток сопроводителей	Клетки со слабо утолщенной стенкой, с б. м. широким просветом
Коробочка	Прямая, продолговатая или слегка согнутая, сухая – слабо бороздчатая,	Согнутая, продолговатая, часто с небольшим зобиком, сухая – продольно бороздчатая	Согнутая, продолговатая, часто с небольшим зобиком, сухая – почти гладкая

В ходе молекулярного-генетического анализа *Dicranum hamulosum* нами были получены нуклеотидные последовательности, выравнивание которых выявило на межгенном спейсере ITS1 только одну уникальную замену тимидина на цитозин в позиции 277 (Рисунок 3.36), тогда как 3 другие замены сопряжены с заменами в этом месте у *D. flexicaule* (1) и D. *fuscescens* (2). Нуклеотидные последовательности ITS2 идентичны у всех трех видов.

Анализ хлоропластного участка trnL-F у *Dicranum hamulosum* показал больше специфических замен и 2 вставки, по сравнению с локусом ITS1 (Рисунок 3.35), при этом количество замен при сравнении между *D. hamulosum* и *D. fuscescens* значительно выше, чем между *D. hamulosum* и *D. flexicaule*.

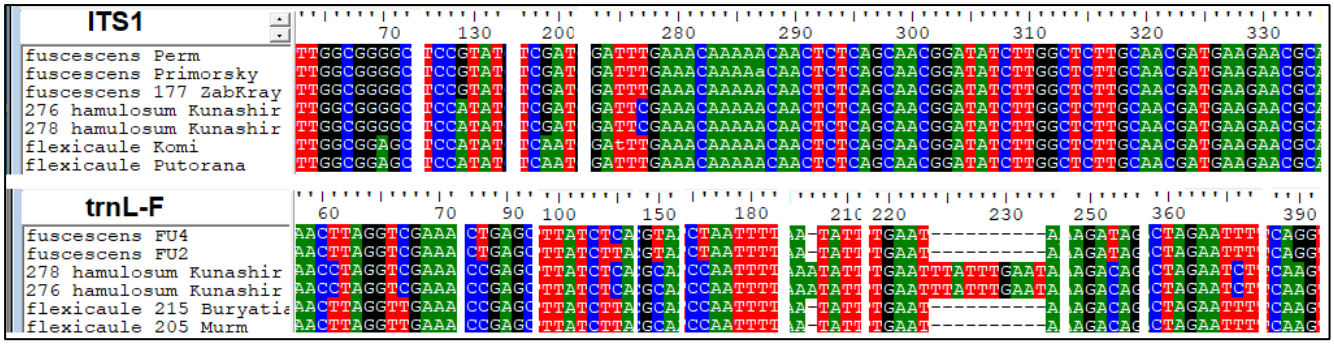


Рисунок 3.36 Участки нуклеотидных последовательностей ITS1-5.8s и trnL-F *Dicranum fuscescens*, *D. hamulosum, D. flexicaule*, демонстрирующие замены и вставки.

Дальнейший молекулярно-генетический анализ этих образцов позволил получить дополнительно данные по еще одному хлоропластному (rps4) и митохондриальному (nad5) локусам ДНК и использовать образцы комплекса в реконструкции филогенетического дерева. Результаты анализа показаны выше (Рисунок 3.12).

Таким образом, наряду с другими анатомо-морфологическими признаками, особенности строения жилки листа на поперечном срезе, могут служить дополнительным и довольно стабильным дифференцирующим морфологическим признаком при определении этих видов. Вместе с тем, молекулярно-генетический анализ поддерживает их самостоятельность.

Комплекс видов с пластинками (или увеличенными клетками) на дорсальной стороне жилки

Все виды этого комплекса входят в типовую секцию *Dicranum*. В неё же включается *D. majus*, у которого нет пластинок на дорсальной стороне жилки поэтому в этой группе мы его не рассматриваем. Виды этой секции, кроме *D. polysetum* и *D. majus*, на реконструкциях филогенетических деревьев с различным сочетанием маркеров со слабой (0.79/87) поддержкой (3 маркера, Рисунок 3.6) или с высокой поддержкой (1/100) (4 маркера, Рисунок 3.12) и (6 маркеров, Рисунок 3.11) обычно образуют общую кладу. Единство этой группы показано и при молекулярно-генетическом анализе с применением 6 маркеров: виды типовой секции *Dicranum* (*D. scoparium, D. howellii, D. bonjeanii, D. japonicum, D.* cf.

lorifolium, D. nipponense) образуют кладу с высокой поддержкой, при этом 2 вида из этой секции – *D. polysetum* и *D. majus* – оказываются за пределами этой клады (Lang, Stech, 2014). Авторы считают, что для определения видов этой секции наиболее важны поперечные срезы листа и форма верхушки листа (форма, зазубренность краев), что на наш взгляд недостаточно, поскольку эти признаки не всегда являются стабильными и довольно вариабельны.

Общими признаками для видов этого комплекса являются удлиненные клетки в верхней части листа, с порами или слабопористые, или без пор, дорсальная сторона жилки обычно без эпидермиса, но с 1–2 крупными клетками с увеличенным просветом и без пластинок, или с 1–6 пластинками (Рисунок 3.37, Таблица 3.6). Краткое сравнение морфологических признаков видов этого комплекса представлено в таблице 3.6. В этой таблице наши наблюдения дополняются опубликованными данными других авторов (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970; Noguchi, Iwatsuki, 1987; Sérgio et al., 1995; Gao et al., 1999; Отнюкова, 2001; Lüth, 2002; Игнатов, Игнатова, 2003; Hedenäs, Bisang, 2004; Ireland, 2007; Price, Maier, 2013; Lang, Stech, 2014; Тубанова, Афонина, 2016).

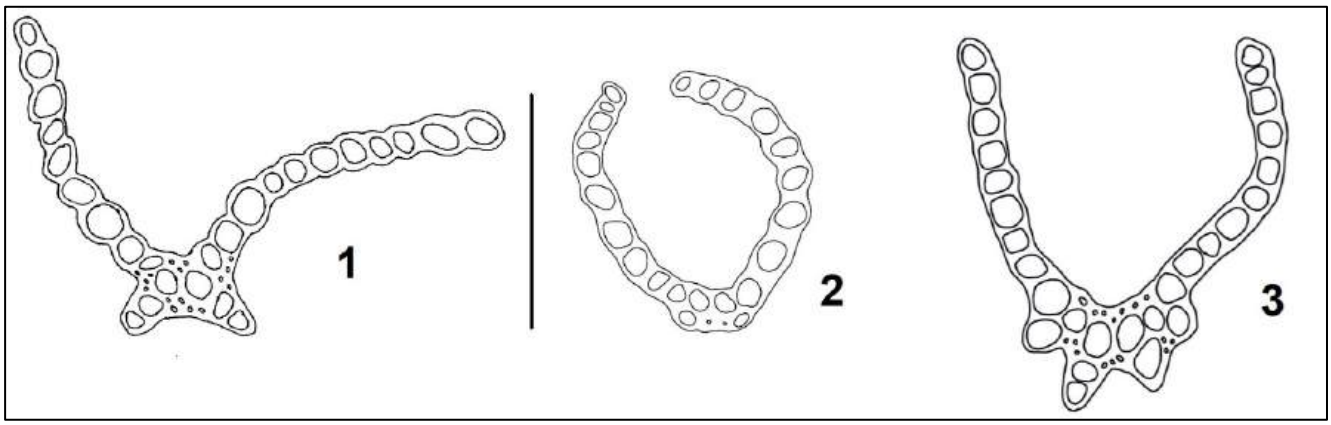


Рисунок 3.37 Поперечный срез листа (пластинки или увеличенные клетки на дорсальной стороне жилки листа): 1. *Dicranum orthophyllum*; 2. *D. leioneuron*; 3. *D. scoparium*

Нами исследованы морфологические признаки и особенности видов, распространенных на территории России. Это *Dicranum baicalense, D. bonjeanii, D. japonicum, D. leioneuron, D. lorifolium, D. nipponense, D. orthophyllum, D. polysetum, D. scoparium, D. transsylvanicum.*

Таблица 3.6 – Сравнение морфологических признаков видов секции *Dicranum*

Вид	**Листья**	**Клетки верхней части листа,** μm	**Клетки углов основания,** слои	**Жилка,** ширина в основании листа	**Специфический признак, отличающий от других видов**
D. baicalense	5,5–7 мм, направленные в одну сторону, распростертые	70–100	2	1/11–1/9, с 2–3 пластинки из 1-3 рядов клеток	Клетки листа длинные и равномерно узкие по всей длине
D. bonjeanii	(4–)7–9 мм, прямоотстоящий прижатые или направленные в одну сторону	30–80	2	1/20–1/10, с 2 слабыми пластинами из 1 ряда клеток	Жилка узкая, тонкая, на дорсальной стороне с 2 увеличенными клетками, которые иногда образуют слабые пластинки
D. crassifolium	4–8 мм, односторонне серповидно согнутые	20–60	2	1/10–1/6, с 4–6 зубчатыми пластинками в 1–4 ряда клеток	Пластинка листа местами 2-слойная, расположенные узкими или широкими рядами
D. howelii	8–10 мм, прямоотстоящие, направленные в одну сторону	50–90	1(–2)	1/10-1/6, с 2(-4) слабые пластинки из 1 ряда клеток	Внутренний перихециальный лист постепенно заостренный
D. japonicum	8–9(–11) мм, отстоящие до отогнутых, прямые	80–110	2–4	1/11–1/9, с 2–3(–4) зубчатыми пластинками из 1–2(3) рядок клеток	Листья ниже верхушки оттопыренные, гладкие, клетки очень длинные
D. lorifolium	5–7 мм, односторонне обращенные, с закрученными верхушками	22–46	2	1/10–1/6, с 4–6 пластинками из 1–2 рядов клеток	Листья узко и длинно заостренные, сухие слегка кудрявые, клетки б. м. короткие, слабо пористые

D. leioneuron	5,5–7 мм, прямоотстоящие, редко прижатые	35–100	2	1/20–1/10, с 1–2 слабыми клетками с увеличенным просветом	Срез листа в верхней части округлый, увеличенные клетки 1, редко 2 не образует пластины
D. nipponense	3–7 мм, односторонне серповидно согнутые, редко прижатые	50–80	2	1/10–1/5, с 2–3 зубчатыми пластинками из 1(2) ряда клеток	Клетки листа в основании расширенные и укороченные над клетками углов основания и сильно сужаются к жилке
D. orthophyllum	7–8(–9) мм, прямоотстоящие прямые до прижатых	90–140	2	1/11–1/8, с 2–4 зубчатыми пластинками из 1–2(3) рядов клеток	Листья прямые, прямоотстоящие, коробочка прямая, цилиндрическая
D. polysetum	6–8 мм, отстоящие до отогнутых, прямые	40–120	2–3(–4)	1/15–1/10, с 2–(3–)4 зубчатыми пластинками из 1–3 рядов клеток	Листья сильно поперечно-волнистые, оттопыренные, спорофиты 3–7
D. scoparium	7–10 мм, односторонне серповидно согнутые	40–70	2	1/10–1/5, с 3–4(–6) зубчатыми пластинками из 1–3 рядов клеток	Листья односторонне серповидно согнутые, с зубчатыми пластинками, клетки широкие до узких сильно пористые
D. transsylvanicum	6–9 мм, прямые, прямоотстоящие до отстоящих	20–40(–50)	2	1/13–1/10, с 4–6 зубчатыми пластинками из 1–4 рядов клеток	Пластинка листа местами узкими рядами 2–3-слойная с выпяченными острыми клетками на верхушке

Первый вид секции, недавно описанный – *Dicranum baicalense* похож на *D. scoparium* по размеру растений и односторонними листьями, хотя у последнего вида листья обычно серповидные, тогда как у *D. baicalense* они почти прямые и однородные. Длина клеток верхней части листа в сибирских популяциях *D. scoparium* составляет 25–50(–60) мкм против 70–100 мкм у *D. baicalense*. На поперечных срезах листьев *D. scoparium* видны (3)4 пластинки или крупные клетки на дорсальной стороне жилки, в то время как у *D. baicalense* таких клеток или пластинок две, реже три. *Dicranum baicalense* похож на *D. orthophyllum* б. м. прямыми листьями; однако у *D. baicalense* листья всегда односторонние, в то время как у *D. orthophyllum* они прямые, прямоостоящие. Клетки верхней части листа у *D. orthophyllum* длиннее: 90–140 мкм против 70–100 мкм. Между этими видами также существует различие в форме коробочки: у *D. baicalense* дугообразные, в то время как у *D. orthophyllum* они прямые. Различия между *D. baicalense* и *D. japonicum* заключаются в односторонних листьях по сравнению с листьями, часто расходящимися во все стороны; верхние клетки пластинки листа длиной 70–100 мкм против 80–110 мкм.; клетки углов основания листа 2-слойные против 2–4-слойные, а коробочки при высыхании гладкие по сравнению со слегка ребристыми.

Два вида *Dicranum bonjeanii* и *D. leioneuron*, с очень похожей морфологией, рассмотрены нами вместе и были изучены на основе интегративного подхода, с упором на второй вид, поскольку его распространение в России и морфологические признаки, их различающие, были не вполне ясны.

Dicranum leioneuron был описан Kindberg в 1889 г., по образцу из Канады, собранному Joun Macoun (19.06.1883) во влажном лесу на острове Мак-Набс близ Галифакса (Nova Scotia). Описание довольно скудное, без сравнений с другими видами рода и не дано описание выводковых веточек. “Stem tall, sparingly radiculose. Leaves pale-yellow, glossy, suberect subplane, ovate-lanceolate, narrowly short-subulate, subentire or with few teeth at apex; cells not porose, narrow except the basilar; alar cells brown; the median basal cells hyaline; costa smooth, very narrow. Barren.” (Macoun, 1889).

Более подробное описание вида дано Ahti, Isoviita (1962), основанное на изучении топотипа в гербарии S (Швеция, Стокгольм), с рисунками, а выводковые веточки описаны как апикальные, туповатые, листья которых короткие тупые овальные и прилегающие. Во всех предыдущих публикациях давалось описание только вегетативной части растения. Описание спорофита дано позднее на основе 1 образца из Норвегии и 3 образцов из Финляндии (Ahti et al., 1965) и затем по неотипу из Нова Скотии (Peterson, 1979). Как отмечает Corley (1991), небольшой размер листьев (до 5 мм в длину) может являться одной из особенностей вида. Также особенностью вида некоторые авторы считают экологию, вид растет только среди сфагновых мхов на болотах, а другие близкие виды редко встречаются в этих местообитаниях (Smith, 1978; Nyholm, 1986). По литературным данным, вид известен из северной Европы (Финляндия, Швеция, Норвегия, Германия, Эстония, Латвия, Шотландия) и севера Северной Америки (Ньюфаунленд, Нова Скотия, Квебек, Онтарио).

Описание морфологии вида на русском языке было приведено в «Определителе листостебельных мхов СССР (верхоплодные мхи)» (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970). *Dicranum leioneuron* характеризуется как вид с хорошо развитыми флагелловидными побегами, с тупыми вогнутыми листочками. А у *D. bonjeanii* флагеллоподобные побеги редки, листочки с остроконечными верхушками. Ранее, *D. leioneuron* приводился как разновидность *D. bonjeanii* var. *anomalum* C. Jens. с прижатыми, тупыми, яйцевидно-ланцетными листьями на годичных побегах в нижней части. Был указан для п-ова Ямал, в Арктике, на севере европейской части СССР (Абрамова и др., 1961). Вслед за ними Л. В. Бардунов (1969) приводит эту разновидность на Байкале. Наряду с этой разновидностью он приводит и другую – *D. bonjeanii* var. *polycladum* Limpr., у которой имеются сережчато облиственные веточки, способствующие вегетативному размножению, с туповатыми, цельнокрайными листочками, б. м. широко распространенную в Центральной Сибири. По всей видимости, по мнению Л.В. Бардунова, различие между этими разновидностями заключается в расположении туповатых листьев на сережчатых ветвях: у первой разновидности в нижней части побега, а у второй – в

верхней части. Таким образом, изначально предполагалось наличие флагелловидных побегов у *D. bonjeanii.*

По литературным данным, одно из главных отличий *Dicranum leioneuron* и *D. bonjeanii* состоит в том, что у первого вида имеются ломкие веточки (флагеллы) или ломкие конечные почки (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970; Игнатов, Игнатова, 2003). И они морфологически близкие виды: с прямоотстоящими листьями, клетки верхней части листа удлиненные пористые, на дорсальной стороне жилки имеются очень слабые пластинки (2 ряда) до отсутствующих, а коробочки согнутые, слабо ребристые. Сами флагеллы описаны как верхушечные, тупые, с широкими, овальными или эллиптическими, тупыми, вогнутыми, прижатыми листочками с тонкой жилкой. Все это не внесло ясного понимания в различия между этими видами и часто образцы с подобными флагеллами были определены как *D. leioneuron.* Распространение обоих видов указано довольно широкое: европейская часть России, Сибирь, Дальний Восток (Ignatov et al., 2006).

Для молекулярно-генетического анализа нами были привлечены 15 образцов, определенных как *Dicranum leioneuron* из различных регионов России: Мурманская область, Ханты-Мансийский АО, Ненецкий АО, Красноярский край, Бурятия, Забайкальский край, Хабаровский край, Камчатка. Из них 2 образца сомнительные, которые затем были по нуклеотидным последовательностям уточнены как *D. scoparium*. Также для анализа были использованы 7 образцов *D. bonjeanii* из Мурманской и Московской областей, с Кавказа, из Пермского и Красноярского краев, Бурятии и Еврейской АО (Таблица 3.7). Несмотря на то, что все эти данные приведены в единой таблице в Приложении А, для наглядности они собраны в Таблице 3.7. Для молекулярно-генетического анализа нами были получены нуклеотидные последовательности хлоропластной ДНК (trnL-F, rps4) и ядерной ДНК ITS1-2, часть которых опубликована в GenBank. Различия в нуклеотидных последовательностях между *Dicranum bonjeanii, D. leioneuron,* показаны далее на рисунке 3.38.

На рисунке 3.38 (1) приведены данные по ITS1-2: выявлены замены-вставки-делеции в позициях 36, 57, 127-128, 300, 561, и по рисунку наглядно видно, что

Dicranum leioneuron имеет свою собственную уникальную замену в позиции 561, по остальным позициям ближе к *D. scoparium,* нежели чем к *D. bonjeanii.* Это продемонстрировано на рисунке 3.38 из статьи Lang et al. (2014b). По нуклеотидным последовательностям хлоропластной ДНК (Рисунок 3.38 (2)) выявлено, что имеется уникальная замена в позиции 1011, а по остальным позициям *D. leioneuron* ближе к *D. bonjeanii,* чем к *D. scoparium,* имеются замены в позициях 879, 917, 1032 и 1079. Данные по нуклеотидным последовательностям вида *Dicranum leioneuron* (SE 32, 33 и 38) взяты из GenBank и принадлежат шведским образцам (Lang et al., 2014a).



Рисунок 3.38 Нуклеотидные последовательности образцов *Dicranum leioneuron* и *D. bonjeanii* по результатам молекулярно-генетического анализа, (1) данные ядерной ДНК ITS1-2, (2) данные по хлоропластной ДНК trnL-F.

Таблица 3.7 – Данные образцов *Dicranum bonjeanii* и *D. leioneuron*, подвергнутых молекулярно-генетическому анализу

Вид / был определен как	**Номер образца**	**номер из GenBank или *имеющиеся данные по маркерам***	**Этикетка**
scoparium / cf. *bonjeanii*	97	*ITS1-2, trnL-F, rps4*	Бурятия, Баргузинский зап-ник, долина Семи озер, ерник чернично-баданово-разнотравно-лишайниковый, 15.07.2009, Кривобоков Л.В. #Оп № 11-Бар09 (UUH)
scoparium / *bonjeanii* or *leioneuron*	98	ITS1-2 (MG214809), trnL-F (MG214830)	Бурятия, Баргузинский зап-ник, долина р. Давша, кедровник (с пихтой) баданово-чернично-зеленомошный, 16.07.2009, Кривобоков Л.В. #Оп № 21-Бар09 (UUH)
scoparium / *bonjeanii* or *leioneuron*	209	ITS1-2 (MG214808) trnL-F (MG214829) rps4 (OQ060682)	Мурманской обл., п-ов Рыбачий, ЮВ берег, мыс Конев (в 2,5 км к ВСВ от м. Городецкий), подвижная каменистая осыпь ЮЮВ эксп. 45°, под птичьим базаром на приморских скалах, на стыке двух камней, 10.06.2007, Белкина О.А. № Б41-5-07 (KRABG)
bonjeanii	210	*ITS1-2, rps4*	Пермский край, зап-ник "Вишерский", хребет Оше-Ньёр, седловина Ю высоты 1013.2 м, в периодически пересыхающей можачине среди ерниково-лишайниковой тундры, 840, 61°36'N, 59°24'E, 10.07.2009, Безгодов А.Г. 365a (MHA)
bonjeanii	267	*ITS1-2, trnL-F, rps4*	Красноярский край, Таймыр, Ю берег р. Чопко в 1 км выше устья, у основания склона долины, заболоченный багульниково-сфагновый лиственничник, в мокрой западине, на торфянистом субстрате, 70.7766°N, 101.083°E, 06.07.2009, Федосов В.Э. 09-270 (MW)
acutifolium / *bonjeanii*	268	*ITS1-2*	Krasnoyarsk Territory, Taimyr Distr., Khatanga settl. outskirts, Ereechka River upper course, Nyamakit-Daldyn creek mouth, base of rocky slope, on soil, 16.07.2013, Федосов В.Э. № 13-3-0313 (MW), S+

bonjeanii	269	ITS1-2 (MG214798)	Дагестан, Гуниб, гора Маяк выше Горного ботсада, карстовые пещеры и расщелины, у снежника, 2200, 42°24'N, 46°53'E, 20.05.2009, Игнатов М., Игнатова Е. 09-699 (MHA)
bonjeanii	270	*ITS1-2, trnL-F*	Moscow Province, Ruza District, Trostenskoe Lake, З берег близ д. Семаково, болотистый берег озера с Betula humilis, пень в черноольшанике, 150, 55°52,5'N, 36°27,5'E, 30.07.2008, Игнатов М. 08-87 (MHA)
bonjeanii	271	ITS1-2 (MG214796)	Мурманская область, 15 км З от г. Апатиты, С берег озера Экостровская, Имандра, аапа-болото, граница с лесом, 140, 67°36'N, 33°00'E, 27.06.2012, Игнатов М., Игнатова Е. #12-12 (MHA)
bonjeanii / leioneuron	272	*ITS1-2, trnL-F*	Хабаровский край, Совгаванский р-н, Ботчинский зап-ник, правый берег р. Мульпа близ устья ключа Подземного, по краю каменной россыпи в лиственничнике, в основании склона сопки, 245, 48°17'N, 139°31'E, 14.08.2013, Игнатов М., Игнатова Е., #13-522 (MHA)
scoparium / cf. *leioneuron*	273	*ITS1-2, trnL-F*	Камчатская область, Алеутский р-н, о-в Беринга, окр. бухты Половины, каменистая тундра на вершине сопки, на минеральном грунте, 08.08.2010, Федосов В.Э. № 10-3-707 (MW)
bonjeanii / leioneuron	274	*ITS1-2, trnL-F, rps4*	Krasnoyarsky Territory, Taimyrsky Automounus District, правый берег р. Маймечи в 200 м ниже устья р. Чопко, на торфянистой гряде в заболоченном ерниковом лиственничнике, на торфянистом субстрате, 70.7807°N, 101.043°E, 29.06.2009, Федосов В.Э. № 09-224 (MW)
bonjeanii	300	ITS1-2 (MG214797), trnL-F (MG214827)	Бурятия, Еравнинский р-н, к ЮВ от вахтового пос. "Озерный ГОК", лиственничник разнотравно-вейниковый, на валеже, 1154, 52°58'35,7" N, 111°37'27,2" E, 30.07.2008, Тубанова Д.Я., Аненхонов О.А. № ЕрТ-04/08 (UUH)
bonjeanii / leioneuron	340	*ITS1-2*	Kamchatka Peninsula, Ключевская группа вулканов, вулкан Острый Толбачик, Толбачинский дол, верховья ручья Водопадный, тундра сырая злаково-ивковая у ручья, по берегу ручья, 1400, 56°46'N, 160°15'E, 11.08.2006, Czernyadjeva I.V. №23 (LE)

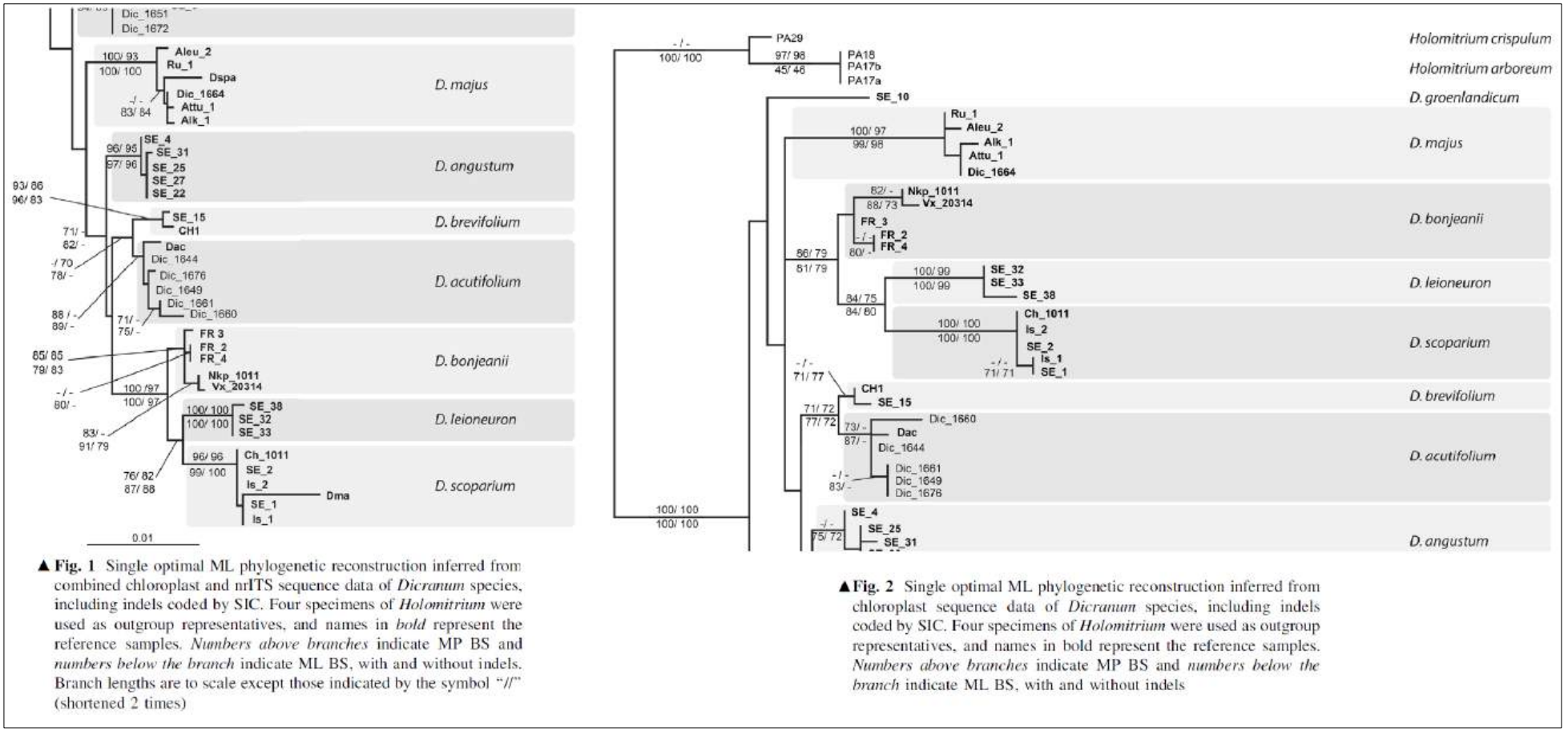
bonjeanii / leioneuron	341	*ITS1-2, trnL-F*	Агинский Бурятский АО, Национальный парк "Алханай", заповедная зона, верховья р. Иля, лиственничник с березой редкотравный на надпойменной террасе, 50°48'N, 113°03'E, 16.07.2005, Afonina O.M. № 0705 (LE)
bonjeanii / leioneuron	434	ITS1-2 (OP939935) trnL-F (OP948655), *rps4*	Бурятия, Окинский р-н, долина р. Сенца, около 0,5 км к В от устья р. Бушты, ивняк злаково-разнотравный, 31.07.1998, Аненхонов О.А. № Оп 98-7-31-9 (UUH)
bonjeanii / cf. *leioneuron*	564	ITS1-2 (OP939933) trnL-F (OP948656) rps4 (OQ060656)	Ненецкий АО., З часть Большеземельской тундры, возвышенность Вангуреймусюр, зональная осоково-кустарничково-моховая тундра с пятнами-медальонами, окруженные валиками, 68°21'0,4"N, 56°26'7,4"E, 11.07.2017, Лавриненко О.В. (LE)
bonjeanii / leioneuron	602	ITS1-2 (OP939934) trnL-F (OP948657) rps4 (OQ060657)	Еврейский АО, Ленинский р-н, Заказник Чурки, около 4,5 км к В от с. Лазарево, гора-изолят Чалдонка, склон ЮЗ эксп. ~ 20°, лиственнично-мелколиственный лес, на почве, 420, 48°13,719' N, 132°30,602' E, 17.06.2018, Тубанова Д.Я. # E183618 (UUH)
bonjeanii/ leioneuron	636	*ITS1-2, trnL-F*	Красноярский край, Таймырский р-н, пос. Хатанга, ровное место, плоское мезопонижение, лиственничная ерниково-хвощовая заболоченная редина, 34, 71°56'59.0" N, 102°38'00.4" E, 13.07.2020, Кривобоков Л.В. # Оп № 07-20Хат (UUH) S+
bonjeanii / cf. *leioneuron*	661	*ITS1-2, trnL-F, rps4*	Бурятия, Тункинский р-н, Национальный парк "Тункинский", ~ 23 км к Ю от с. Кырен, крутой склон по правому борту р. Харбяты, верхнее течение, скалы в березово-лиственничном зеленомошном лесу, 1445, 51°27,919' N, 102°05,242' E, 15.07.2018, Тубанова Д.Я. # T180509 (UUH)
bonjeanii / leioneuron	718; 719	*trnL-F, rps4; ITS1-2, trnL-F, rps4*	Ханты-Мансийский АО., Березовский р-н, Приполярный Урал, окр. г. Нер-Ойка, склон горы СВ эксп., по дороге на плато в сторону долины реки Кабыла-Ю, кустарничково-пушицево-осоково-сфагновое болото, т. 25, 634, 64°33'37.3" N, 59°38'56.4" E, 03.VIII.2013, Лапшина Е.Д. 13-125 (MHA9106730); 13-569 (MHA9106733)

На филогенетическом дереве, полученном в исследовании с европейскими образцами видов рода *Dicranum* для ядерной ДНК (ITS1-2), совмещенном с данными по хлоропластной (trnT-rps4, trnL-F, psbA-trnH, rps19-rpl2, rpoB) ДНК (Рисунок 3.39: 1), так и отдельно для 5 хлоропластных ДНК (Рисунок 3.39: 2), шведские образцы *D. leioneuron*, образуют сестринскую кладу с *D. scoparium* несмотря на то, что по морфологическим признакам *D. leioneuron* ближе к *D. bonjeanii,* чем к *D. scoparium* (Lang et al., 2014a).

Ранее в России *Dicranum leioneuron* приводился во многих регионах, но столь широкое распространение вида не нашло подтверждения по результатам молекулярно-генетического анализа. Наиболее свежие образцы *D. leioneuron,* имеющие выводковые образования с территории России, по результатам проведенного нами молекулярно-генетического анализа, отнесены к *D. bonjeanii*.

Морфологическое описание *Dicranum leioneuron* для «Флоры мхов России» (Тубанова, Игнатова, 2025) нами осуществлено на основании морфологии 2 образцов из Швеции, подвергнутых молекулярно-генетическому анализу (Lang et al., 2014a) и любезно предоставленных Lars Hedenäs.

Изученные шведские образцы *Dicranum leioneuron* габитуально схожи с *D. laevidens*, но отличаются наличием на дорсальной стороне жилки 1–2 увеличенных клеток (не всегда имеющихся в наличии) тогда как у последнего дорсальный эпидермис отсутствует; у *D. leioneuron* верхушка листа туповато заостренная, слабо зубчатая, а у *D. laevidens* она туповатая до ложковидно вогнутой, гладкая. Имеются различия и в признаках спорофитов, которые, однако, редко встречаются. *Dicranum bonjeanii,* также как и *D. leioneuron,* имеет выводковые ломкие веточки (флагеллы) или ломкие конечные почки, которые на наш взгляд, надо обозначить как «сережчато облиственный молодой побег на верхушке стебля». Этот побег может быть довольно ломким и, по всей видимости, способствующий вегетативному размножению. Предположение Corley (1991) о том, что особенностью *D. leioneuron* являются меньшие размеры листьев (5 мм), не подтверждается, поскольку параметры этого признака довольно сильно



▲ **Fig. 1** Single optimal ML phylogenetic reconstruction inferred from combined chloroplast and nrITS sequence data of *Dicranum* species, including indels coded by SIC. Four specimens of *Holomitrium* were used as outgroup representatives, and names in *bold* represent the reference samples. *Numbers above branches* indicate MP BS and *numbers below the branch* indicate ML BS, with and without indels. Branch lengths are to scale except those indicated by the symbol "//" (shortened 2 times)

▲ **Fig. 2** Single optimal ML phylogenetic reconstruction inferred from chloroplast sequence data of *Dicranum* species, including indels coded by SIC. Four specimens of *Holomitrium* were used as outgroup representatives, and names in bold represent the reference samples. *Numbers above branches* indicate MP BS and *numbers below the branch* indicate ML BS, with and without indels

Рисунок 3.39 Часть филогенетической реконструкции европейских видов рода *Dicranum*: на рисунке Fig. 1 – полученной путем комбинации хлоропластной (trnT-rps4, trnL-F, psbA-trnH, rps19-rpl2, rpoB) и ядерной ДНК (ITS1-2); и на рисунке Fig.2 – полученной из выравнивания хлоропластной (trnT-rps4, trnL-F, psbA-trnH, rps19-rpl2, rpoB) ДНК (по: Lang et al., 2014a). Величины поддержки указаны на ветвях.

перекрываются. Так, у *D. bonjeanii* размеры листьев (2.5–)3.5–5(–7) мм дл., тогда как у *D. leioneuron* (2.2–)3.4–4.9(–5.8) (Тубанова, Игнатова, 2025).

Dicranum leioneuron часто путают с *D. bonjeanii*, с которым они морфологически очень близки. Вариабельность признаков этих видов довольно широкая, но, тем не менее, можно различать: 1) у *D. leioneuron* на дорсальной стороне жилки б. м. крупные клетки с увеличенным просветом обычно 1–2, но они довольно слабые, присутствуют только в верхней части листа, иногда отсутствуют тогда как у *D. bonjeanii* на дорсальной стороне жилки имеются 2 увеличенные клетки, которые иногда образуют прерывистые пластинки, часто простирающиеся до средней части листа; 2) листья в верхней части большей частью трубчатые до полого килеватых у *D. leioneuron* против листья в верхней части в основном килеватые до желобчатых у *D. bonjeanii*; 3) *D. leioneuron* предпочитает сфагновые болота, тогда как *D. bonjeanii* вид с широкой экологической амплитудой.

Несложно *Dicranum leioneuron* отличить от прямолистных и слабо развитых разновидностей *D. scoparium.* От него он отличается очень узкой и слабой жилкой с очень слабыми пластинками до отсутствующих и более округлым срезом листа в верхней части. Но образцы *D. leioneuron* из северной Европы, рассмотренные в работе Lang et al. (2015), сгруппировались в хорошо поддерживаемую филогенетическую линию вместе с образцами из Северной Америки, получившими название *D.* cf. *scoparium* ранее (Lang, Stech, 2014). Как пишут авторы, морфология и среда обитания *D. leioneuron* и *D.* cf. *scoparium* различаются: у североамериканских образцов листья второго порядка серповидные, с зубчатыми краями и пластинчатой жилкой. А североевропейские образцы обладают всеми характерными морфологическими признаками *D. leioneuron*. И авторы предполагают, что использование других молекулярных методов или более вариативных маркеров поможет лучше понять взаимосвязь между *D. leioneuron* и *D. scoparium* (Lang et al., 2015).

Как ранее указывалось, вид растет в основном на верховых болотах среди сфагновых мхов (pH 3.5–4.0) (например, Hedenäs, Bisang, 2004). Образцы, видовая принадлежность которых подтверждена молекулярно-генетическим анализом,

были собраны также среди сфагнума на болотах. И скорей всего, по нашим предположениям, вид в России может встречаться с наибольшей вероятностью в болотных экопотах среди сфагнума на северо-западе страны.

Таким образом, выявлено, что *Dicranum bonjeanii* образует сережчато облиственные молодые побеги на верхушке стебля, как и *D. leioneuron,* которые ранее обозначались как выводковые флагеллы. Для *D. leioneuron* уточнены морфологические признаки, отличающие его от близких видов, но на территории России молекулярно-генетически и морфологически распространение этого вида пока не подтверждено. Необходимы дальнейшие исследования этого вида, изучение типового образца и молекулярно-генетический анализ образцов из locus classicus. Возможно, эти исследования подтвердят принадлежность образцов с locus classicus к *D. bonjeanii,* а образцы из Швеции (Lang et al., 2014a) необходимо будет описать как новый таксон.

Другой вид, *Dicranum japonicum* напоминает *D. polysetum* по оттопырено-отогнутым листьям стебля, однако его листья гладкие, а не сильно поперечно волнистые. Клетки верхней части листа длиннее, начиная с 70 мкм, по сравнению от 40 мкм у *D. polysetum.* Спорофиты одиночные из одного перихеция у первого вида, а у *D. polysetum* их 3–7. Длинные клетки верхней части листа *D. japonicum* похожи на таковые у *D. orthophyllum*, однако эти виды различаются. У *D. japonicum* листья оттопыренные, прямые, клетки углов основания листа 2–4-слойные, согнутые коробочки, тогда как у *D. orthophyllum* листья прямоотстоящие или слегка прижатые, клетки углов основания листа 2-слойные, коробочки прямые, цилиндрические. *Dicranum japonicum* распространен в Японии, Китае и Корее (Takaki, 1964; Gao et al., 1999; Huang et al., 2024a). В России этот вид редок. Растет на почве, камнях, покрытых перегноем и лесной подстилкой, на открытых участках и в смешанных лесах.

У образцов *Dicranum japonicum* с Дальнего Востока России наблюдается небольшое изменение размера клеток дистальной пластинки по сравнению с типовым образцом. Например, клетки в кунаширских образцах *D. japonicum* составляют (63–)88–128(–143)×13–17(–20) мкм, а в образцах из Приморского края

– (47–)72–112(–143)×(14–)15.5–20(–24) мкм. Эти клетки шире, чем у типового экземпляра. Клетки углов основания листа у верхних молодых листьев часто состоят всего из 2 слоев. Во «Флоре мхов Японии» (Noguchi, Iwatsuki, 1987) указывается, что длина клеток верхней части листа составляет 45–80 мкм. Мы также изучили образцы японских мхов (№1252, Fasc. XXXI (2010), №6, Fasc. 1. (1987)) и дублеты *D. japonicum* из Японии. У них были клетки верхней части пластинки листа длиной 50–75 мкм и 2-слойные клетки углов основания листа. Только у одного исследованного образца из Японии (№1311) были более длинные клетки пластинки листа и 2–4-слойные клетки углов основания.

Dicranum lorifolium впервые для Флоры мхов России приведен в работе Lang, Stech (2014) по молекулярно-генетическим исследованиям видов секции *Dicranum* (Рисунок 3.38). Авторы считают, что *D. lorifolium* сложно отличить от *D. scoparium* и *D. japonicum*, и только по признаку полувертикальных (suberect) коробочек 2 секвенированных образцов (Ru_6 и Ru_7), вероятно, относятся к *D.* cf. *lorifolium*. Изначально *D. lorifolium* был описан с прямой цилиндрической коробочкой (Mitten, 1859). Но среди растений, принятых в качестве типового материала, имеются особи как с прямой цилиндрической коробочкой, так и со слегка согнутой коробочкой (Рисунок 3.39). С учетом неоднородности типового материала, автором (Long, 2022) был выбран лектотип *D. lorifolium* из Непала (NY01094020) (Рисунок 3.40: 1, 1a). По фотографии лектотипа нами выявлено, что этот вид имеет согнутую коробочку (Рисунок 3.40: 1a; 5.10).

По нескольким образцам рода *Dicranum* с Дальнего Востока, собранным нами и подвергнутым молекулярно-генетическому анализу, был произведен поиск с помощью алгоритма BLAST на сайте Genbank. В результате они оказались идентичными образцам *D. lorifolium*, приведенными в работе Lang, Stech (2014). Коробочки у наших образцов были согнутые, как на фотографии типового образца (Рисунок 3.40: 1a). Возможно, у *D. lorifolium* имеется особенность – прямая коробочка может быть б. м. согнутой или прямой, изменяющей форму в ходе развития. Во всяком случае, вопрос не закрыт, и он требует изучения типовых

образцов этого вида из гербария NY, которые вполне могут принадлежать к 2 разным видам.



Рисунок 3.40 Фотографии типовых образцов *Dicranum lorifolium* с интернет-сайта гербария NY: Непал – 1, 1a; Индия, Кашмир – 2, 2a.

Различия между *Dicranum* cf. *lorifolium* и *D. japonicum* из Кореи и Японии (Lang, Stech, 2014) представляются авторам только лишь в килеватости и трубчатости листьев. Но насколько нам известно, эти виды довольно хорошо

отличаются и другими признаками. Так, *D. japonicum* имеет очень длинные и пористые клетки верхней части листа в отличие от *D. lorifolium*, у которого клетки гораздо короче и не или слабо пористые; клетки углов основания 3–4-слойные против 2-слойные (Тубанова, Игнатова, 2025). Поэтому эти виды, цитируемые в статье, вызывают вопросы.

Один из самых легко идентифицируемых видов из этой группы – это *Dicranum nipponense*, который, наряду с *D. polysetum,* довольно легко узнать в природе. Этот вид отличается темно-зеленой окраской растений; его листья довольно короткие, в основном прямые и слабо согнутые, и б. м. туповатые. Вид был приведен Т.Н. Отнюковой для России с Приморского края и Курильских островов по сборам В.Я. Черданцевой и Л.В. Бардунова (Otnyukova, 2001). Ею дано подробное описание и иллюстрации вида, указаны различия в морфологии между *D. scoparium* и *D. bonjeanii.* Кроме одной из основных микроскопических характеристик, отличающих его от других видов этой группы – это наличие широких и коротких клеток над клетками углов основания листа, простирающихся вверх по краям листа (обычно б. м. коротко, но изредка довольно высоко) и очень узких клеток возле жилки в основании листа.

На севере Забайкальского края на Южно-Муйском хребте в 2012 г. О.М. Афониной был обнаружен образец, принадлежавший секции *Dicranum* с прямыми листьями, с 2–3 дорсальными пластиночками на жилке и нехарактерными для *D. scoparium* длинными клетками на пластинке листа. Молекулярно-генетический анализ выявил уникальность этого образца. Следуя описанию морфологических признаков и изученному, по всей видимости, типовому образцу, мы отнесли его к *D. orthophyllum,* описанному из Китая. При описании этого вида В. Бротерус в протологе отмечает у спорофита отсутствие перистома “Peristomum 0” и дает двойное название рода «*D. (Pseudochorisodontium) orthophyllum* Broth.”, у которого одним из ключевых признаков рода является отсутствие перистома (Brotherus, 1929; Gao et al., 1999). В бриологическом отделе Гербария Ботанического института в Санкт-Петербурге (LE) хранятся два эксикатных образца с № 2782 «Kryptogamae exsiccatae editae a Mus. Hist. Nat. Vindobon”, один из образцов имеет две этикетки:

одна с названием *Dicranum orthophyllum* Broth. с пометкой “specim. originale” другая с названием *Dicranum gymnostomum* Mitt.; такую же этикетку имеет и второй образец. Образцы собраны H. Handel-Mazzetti, согласно этикеточным данным, из того же самого места, что и голотип *Dicranum orthophyllum*, который хранится в гербарии MO под номером № 2782 (Рисунок 3.41).

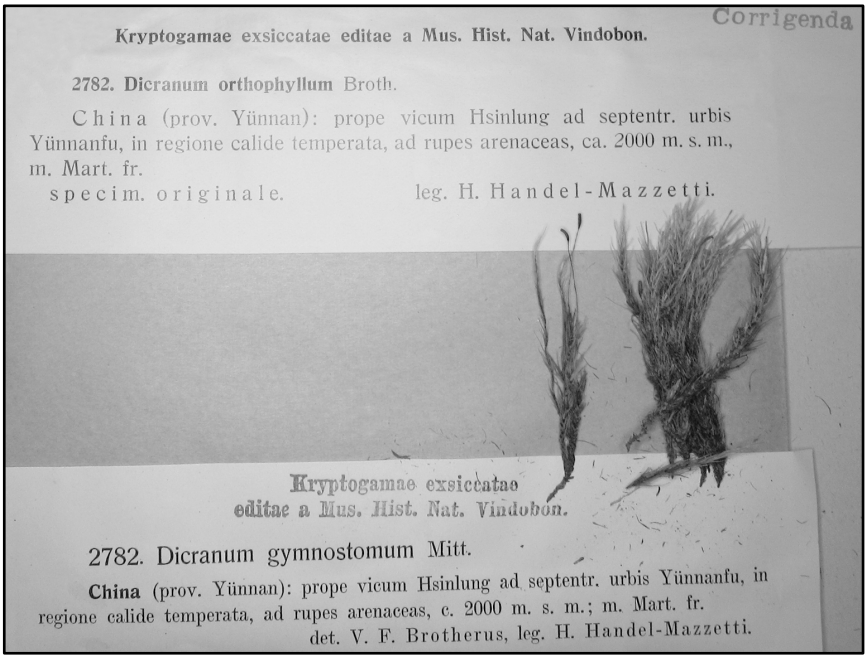


Рисунок 3.41 Фото эксикатного образца № 2782 из БИН РАН (LE)

Поэтому мы предположили, что эксикатные образцы также можно отнести к «типовым образцам». В эксикатных образцах есть растения со спорофитами, и в одной коробочке со спорами были обнаружены остатки разрушенного перистома. Это дает возможность полагать, что описанный Бротерусом вид относится именно к роду *Dicranum*. В последнем издании «Флоры мхов Китая» *D. orthophyllum* приводится в качестве синонима к *D. scoparium* (Gao et al., 1999). Однако мы считаем, что *D. orthophyllum* заслуживает самостоятельного статуса, поскольку имеются морфологические признаки и молекулярно-генетические данные, отличающие его от *D. scoparium*. У *D. orthophyllum* коробочки не согнутые, прямостоячие, клетки верхней части листа длинные (90–140 мкм) и неравномерно мамиллозные; в то время как у *D. scoparium* коробочки согнутые, клетки верхней части листа менее длинные (20–55 мкм) и гладкие, не мамиллозные (что видно на поперечном срезе листа) (Тубанова, Афонина, 2016). Дополнительное

местонахождение этого вида было обнаружено по гербарному образцу из Амурской области (Ellis et al., 2019b).

Типовой вид рода *Dicranum scoparium* – наиболее вариабельный и широко распространенный вид. Об этом говорит большое количество внутривидовых таксонов (53), описанных в *D. scoparium,* и описанных видов (19) и их разновидностей, которые сведены в синонимы *D. scoparium* по данным сайта The Bryophyte Nomenclator (https://www.bryonames.org/nomenclator?group=Dicranum). Молекулярно-генетические исследования *Dicranum scoparium* и шести близких видов (*D. bonjeanii, D. howellii, D. japonicum, D. cf. lorifolium, D. majus, D. nipponense*) рассмотрены в статье Lang, Stech (2014). Их выводы основаны на молекулярно-филогенетических реконструкциях с использованием как раздельных анализов хлоропластных ДНК (rpoB, trnH-psbA, trnL-trnF, rps4-trnT, rps19-rpl2) и ядерного ДНК (ITS1-2), так и совмещенным их анализом (Рисунок 3.42). В работе были использованы 63 образца *D. scoparium*, из которых 57 сгруппированы в одной большой кладе и соответствуют по морфологии *D. scoparium* (Hedenäs, Bisang, 2004), а 6 северо-американских образцов образуют отдельную группу, название которой авторами не было дано и группа подписана как *D.* cf. *scoparium*. С высокой долей вероятности, эту группу стоило бы подписать как *D.* cf. *lorifolium.* Основанием этого может быть то, что экземпляры из Северной Америки (*D.* cf. *scoparium*) и Восточной Азии (*D. cf. lorifolium*), морфологически определенные авторами как *D. scoparium,* отличаются от растений из большой клады *D. scoparium* (Рисунок 3.42) более узкими линейными листьями с заостренной длинной верхушкой. А это, на наш взгляд, признаки характерные для *D. lorifolium* (Тубанова, Игнатова, 2025). Возможно, *D.* cf. *scoparium* из этого исследования – близкий к *D. lorifolium* вид.

По всей видимости, авторы сомневались в *D. lorifolium*, поскольку по всей статье фигурируют названия то *D. lorifolium,* то *D. cf. lorifolium*. В целом, в статье авторы констатируют самостоятельность всех таксонов по результатам молекулярно-генетического анализа, но морфологические признаки видов,

способствующие их разграничению не рассмотрены, а те признаки, которые они мельком упоминают, очень вариабельны.

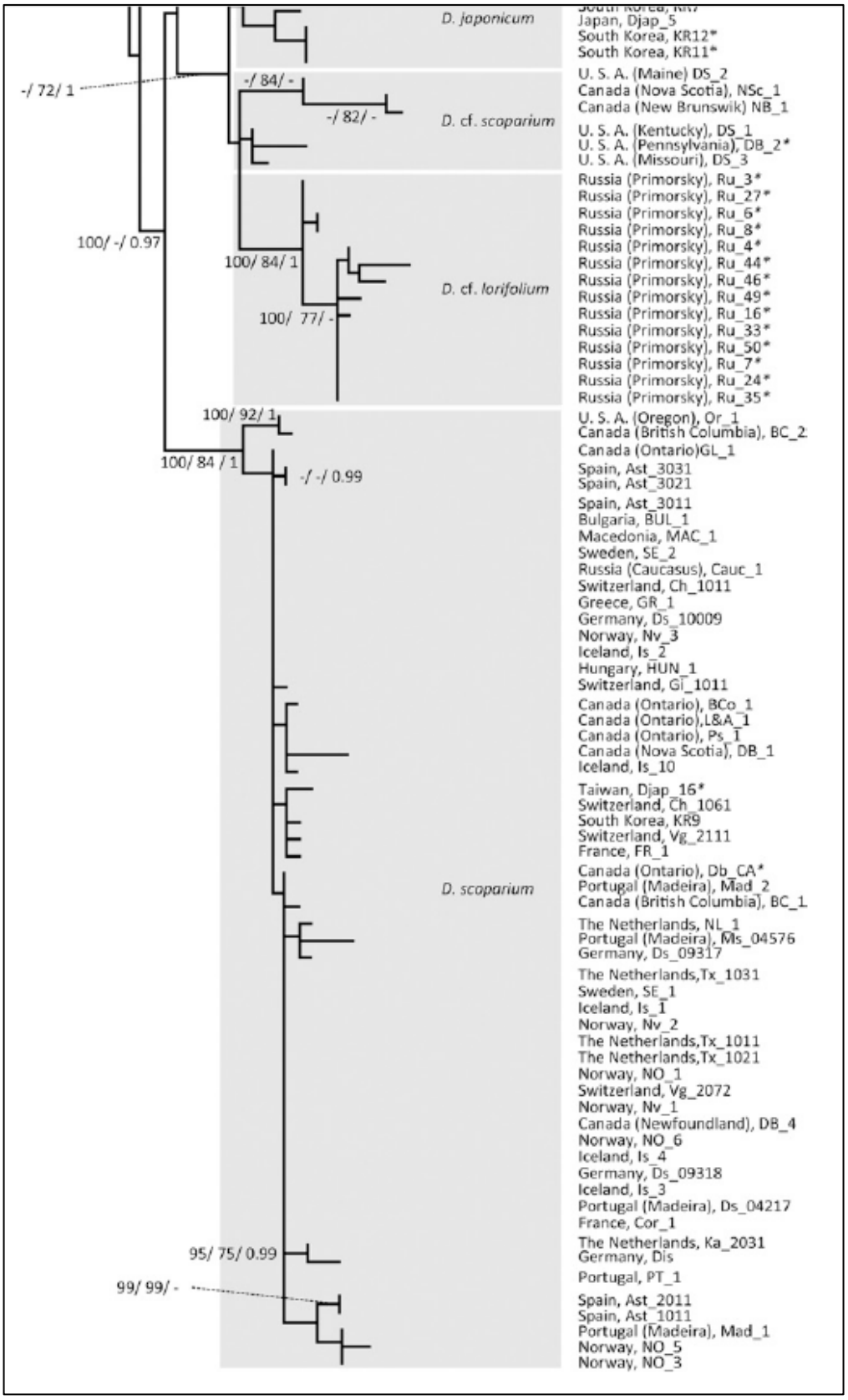


Рисунок 3.42 Часть филогенетической реконструкции, основанной на комбинированном анализе 6 маркеров (по: Lang, Stech, 2014)

Вопрос дальнейших исследований образцов этого вида остается открытым, морфологические признаки, по которым возможно определить вид с высокой степенью достоверности изложены во «Флоре мхов России» (Тубанова, Игнатова, 2025).

Dicranum polysetum легко узнаваем в полевых условиях по раскидистым, поперечно-волнистым листьям и, как правило, нескольким спорофитам из перихеция, когда образцы этого вида вполне хорошо развиты. Слабо развитые образцы (угнетенные, молодые и т. д.) изредка путают с другими видами этого комплекса, что видно из анализа гербарных коллекций. На филогенетических реконструкциях *D. polysetum* обычно оказывается за пределами клады видов типовой секции (Рисунок 3.6; 3.11), что подтверждается исследованиями других авторов (Lang, Stech, 2014; Lang et al., 2015; Huang et al., 2024a). Поскольку этот вид легко идентифицируемый, очень редко много его образцов включают в анализ. Эти причины, возможно, являются поводом для дальнейшего изучения этого вида с применением молекулярно-генетического анализа с расширением семплинга из разных точек ареала и континентов.

И последний вид, рассмотренный нами из типовой секции это – *Dicranum transsylvanicum.* Приводится впервые для России (Wilbraham et al., 2025), обнаружен в бассейне оз. Байкал на хр. Хамар-Дабан. *Dicranum transsylvanicum* описан из Румынии (Lütt, 2002), известен в Швейцарии (Blockeel at al., 2007) и Турции (Erata, 2022). Микроскопические особенности *D. transsylvanicum* схожи с таковыми у *D. crassifolium* Sérgio, Ochyra & Séneca в отношении частично двурядной листовой пластинки в верхней части, но *D. transsylvanicum* отличается от последнего вида сильно шиповатой пластинкой и шиповато-зубчатыми краями листьев в верхней части (Lüth, 2002; Sérgio et al., 1995). Если принять во внимание эти различия, то изображения образца *D. transsylvanicum* из Турции (Erata, 2022) соответствуют *D. crassifolium*. Поскольку мы не изучали сам образец, то это лишь предположение. Согласно молекулярно-генетическим последовательностям по ITS1-2, trnL-F и rps4, образец *D. trassylvanicum* идентичен *D. scoparium*, также как и *D. crassifolium* (Lang et al., 2015). Очевидно, что это комплекс взаимосвязанных

видов. *Dicranum scoparium* обладает высокой морфологической пластичностью и растет в различных экологических условиях. Как предполагают Lang et al. (2015) локальная адаптация *D. trassylvanicum* и *D. crassifolium* влияет на слойность листовой пластинки и таким образом можно объяснить морфологические отличия генетически идентичных видов. Но, с другой стороны, возможно, применение других маркеров покажет различия и на молекулярно-генетическом уровне между этими видами. Требуются дополнительные исследования этих видов.

Комплекс видов с флагелловидными выводковыми веточками

Четыре вида с трубчатыми листьями и с флагелловидными веточками: *Dicranum afoninae*, *D. flagellare*, *D. mayrii*, *D. montanum,* на реконструкции филогенетического дерева на основании молекулярно-генетического анализа с использованием 4 маркеров образуют кладу (Рисунок 3.12) со слабой поддержкой (0.6/71), внутри которой сестринские одновидовые субклады показывают высокую поддержку. Пятый вид, *D. ignatovii,* на реконструкции всегда группируется с видами комплекса *D. acutifolium*. *Dicranum ignatovii* морфологически четко отличается от предыдущих 4 видов наличием 2-слойных клеток в углах основания листа, края листьев широко отогнуты в верхней части, листья широко заостренные, жилка заканчивается перед верхушкой. Их морфологические различия и особенности (выделенные полужирным) представлены в Таблице 3.8.

Выводковые веточки сходны у *Dicranum afoninae*, *D. flagellare* и *D. mayrii*, особенно у двух последних видов (Рисунок 3.43). У *D. afoninae* листочки выводковых веточек б. м. заостренные, слабо пильчатые по краям, со слегка отогнутыми верхушками, тогда как у *D. flagellare* и *D. mayrii* они туповатые, б. м. вогнутые, с цельными краями и б. м. прилегающие (Рисунок 3.43: C, G). *Dicranum montanum* отличается от всех других видов с выводковыми веточками тем, что листочки этих веточек узкие, зубчатые, сухие курчавые и обычно опадающие, оставляя ветви частично оголенными (Рисунок 3.43: E, F). Листочки выводковых веточек *D. ignatovii* по форме б. м. похожи на листочки *D. montanum*, но длиннее,

Таблица 3.8 – Сравнительные характеристики видов *Dicranum* с флагеллами

Морфологические признаки	***D. afoninae***	***D. mayrii***	***D. flagellare***	***D. montanum***	***D. ignatovii***
Сухие листья	Сильно курчавые	Сильно курчавые	**Односторонне серповидно согнутые** до извилисто прямые	Сильно курчавые	**Слегка курчавые** до извилистых
Размер листьев, мм	(1.5–)2–3(–4)×0.4–0.6	(2.5–)4–5×0.7–0.9	(2–)3–4×0.4–0.6	(1.5–)2.5–3.5(–4)×**0.2–0.4**	2.5–4.1(–4.9)×0.6–0.8
Верхняя часть листа	Трубчатые до слегка килеватых	Трубчатые до слегка килеватых	Трубчатые	Трубчатые до слегка килеватых	**Широко килеватые с отогнутыми краями**
Ширина жилки, μm	60–100	100–150	70–120	40–80	80–130
Соотношение жилки к пластинке листа	1/7–1/5	1/5–1/3	1/4–1/6	1/5–1/4	1/5–1/8
Жилка	Заканчивается в верхушке листа до коротко выбегающая	Заканчивается в верхушке листа до коротко выбегающая	Заканчивается в верхушке листа до коротко выбегающая	Заканчивается в верхушке листа до коротко выбегающая	**Заканчивается ниже верхушки** иногда доходит до конца
Вентральный эпидермис жилки	Отсутствует	**Имеется до прерывистого**	Отсутствует	Отсутствует	Отсутствует

Клетки верхней части листа	Субквадрат-ные до поперечно прямоуголь-ных	Субквадрат-ные до поперечно прямоуголь-ных	Квадратные до **коротко прямоуголь-ных**	Субквадрат-ные до поперечно прямоуголь-ных	Субквадрат-ные до поперечно прямоуголь-ных
Клетки верхней части листа, μm	(2.5–)8–14(–20)×(7.5–)10–15(–17)	(5.5–)8.5–15(–20)×(5.5–)8–12.5(–13)	(4.5–)8–**20(–41)** x (5–)8–12(–16)	(4–)8.5–14(–25)×(6.8–)9.5–13(–17.8)	(6–)9–13(–18)×(6–)11–15(–19)
Клетки основания листа, μm	(14–)24–46(–79)×(8–)10–14(–21)	(26.5–)38.5–67(–86.6)×(9–)11–15(–17)	(16.5–)27–54(–84) x (5–)9–13(–17.8)	(11.3–)20–42(–72)×(4.8–)8–12(–15.5	(17–)35–61(–88.5)×(6–)9–12(–14.7)
Выводковые веточки	Ветвистые и ломкие	Ветвистые и ломкие	Ветвистые и ломкие	Ветвистые, **с опадающими листочками**	Ветвистые и ломкие
Листочки выводковых веточек	**Заостренные, мелкопильчатые, с отогнутой верхушкой**	Туповатые с прилегающей верхушкой	Туповатые с прилегающей верхушкой	**Узкие, пильчатые, курчавые**	**Широко заостренные,** слегка зубчатые, прямые
Длина коробочки, мм	1.5–2	1.5–2.5	2–2.5	1.5–2.5	1.7–2
Цвет коробочек	Палевые до светлых	Темно коричневые, блестящие	Палевые до коричневатых	Коричневые	Палево-коричневые
Сухая коробочка	Гладкая до слабо морщинистой	Гладкая	Ребристая	Бороздчатая	Гладкая до слабо морщинистой

Длина ножки, см	0.6–1.0	1.2–2.0	1.5–2.5	0.7–1.5	0.6–0.9
Цвет ножки	Желтоватая до коричневатой	Желтоватая	Желтоватая до красноватой	Желтоватая	Желтоватая
Количество рядов колечка	2(–3)	2–3	1–2	1–2	1–2(–3)
Внешняя поверхность перистома	**Гладкая** до слабо продольно полосатой и слабо папиллозная на верхушке	Продольно-полосатая в нижней части и папиллозная на верхушке	Продольно-полосатая в нижней части и папиллозная на верхушке	Продольно-полосатая в нижней части и папиллозная на верхушке	Слабо продольно полосатая почти гладкая в нижней части и середине, косо-полосатая и слабо папиллозная дистально
Споры, μm	15–20	13–22	13–22	10–18	14–19
Местообитание	Камни, гнилая древесина, основание стволов деревьев	Гнилая древесина, основание стволов деревьев	Гнилая древесина, основание стволов деревьев	Гнилая древесина, на стволах и в основание деревьев	Стволы деревьев, гнилая древесина

0.5–1.0 мм, отламываются вместе с кусочками веточек (у *D. montanum* 0.3–0.5 мм дл., опадающие) (Рисунок 3.43: I–M).

Нами было выявлено, что отличительной особенностью *D. afoninae* является гладкая внешняя поверхность зубцов перистома у типового образца. Но этот признак у *D. afoninae* оказался довольно вариабельным, поскольку последние данные, полученные нами, свидетельствуют, что зубцы перистома могут быть в разной степени продольно исчерченные. Гладкая внешняя поверхность зубцов перистома наблюдается у *D. laevidens*, который, однако, резко отличается другими морфологическими признаками (Флора мхов…, 2025). И частично гладкие зубцы перистома наблюдаются у *D. ignatovii*. Этот вопрос необходимо изучить на более широком материале, учитывая то, что образцы *D. afoninae* показали некоторую вариабельность молекулярно-генетических данных.



Рисунок 3.43 Флагеллы видов *Dicranum*: *D. afoninae* (голотип) A–B; *D. flagellare* (129) C–D; *D. montanum* (314) E–F; *D. mayrii* (101) G–H; *D. ignatovii*, (472) I–M.

* * *

Таким образом, по результатам исследований с применением молекулярно-генетических и анатомо-морфологических анализов нами описаны 7 новых для науки видов: *D. septentrionale, D. bardunovii, D. schljakovii, D. ignatovii, D. baicalense, D afoninae, D. motuoense* и изучены комплексы видов рода *Dicranum*. Выявлены взаимосвязи внутри видов рода *Dicranum* и на реконструкции молекулярно-филогенетического дерева с применением 4 маркеров ДНК

подавляющее большинство видов рода *Dicranum* с территории России имеют высокую поддержку. Филогенетическая реконструкция семейства Dicranaceae на основе 2 хлоропластных и 1 митохондриального маркеров не выявила доказательств в пользу выделения группы из двух родов *Leucoloma* и *Sclerodontium* в отдельное семейство, показана высокая вероятность парафилетичности рода *Dicranoloma*, но необходимы дальнейшие исследования с расширением семплинга. Выявлено нестабильное положение видов рода *Paraleucobryum* на реконструкциях филогенетических деревьев при анализе с различными сочетаниями маркеров, а выявленные различия по морфологическим признакам скорей всего свидетельствуют о гетерогенности рода. У некоторых спорных видов уточнены морфологические признаки и проведено их подробное иллюстрирование, показаны филогенетические взаимосвязи видов, их распространение, условия местообитания видов. Так, анализ близких видов *D. elongatum – D. groenlandicum*, с применением анатомо-морфологических и молекулярно-генетических методов, показал значительную вариабельность морфологических признаков у последнего вида и позволил определить более значимые признаки разделения видов: соотношение жилки в основании листа, клетки верхней части листа и форма коробочки, уточнено распространение этих видов. Найдены новые анатомо-морфологические признаки для группы видов *Dicranum hamulosum – D. fuscescens – D. flexicaule*, определены молекулярно-генетические данные, позволяющие отличить их друг от друга. Уточнены анатомо-морфологические и молекулярно-генетические данные видов с флагелловидными веточками: *Dicranum flagellare*, *D. mayrii*, *D. montanum, D. ignatovii.* Это позволило описать новый, пятый вид, *D. afoninae.* Проведен комплексный анализ 10 видов типовой секции *Dicranum*, в результате которого уточнены анатомо-морфологические признаки, различающие их, распространение видов, не подтверждено местонахождение в России *D. leioneuron* и описан новый вид *D. baicalense*. Выявлены 3 новых вида для флоры мхов России – это *Dicranum caesium, D. orthophyllum, D. transsylvanicum*. Кроме того, новые находки видов рода регистрировались нами в регионах России, что частично также подтверждено молекулярно-генетическими анализами. Но, тем не менее, необходимо исследовать

взаимоотношения *D. ignatovii* и *D. caesium*, особенно внутри последнего вида. Группа *D. acutifolium,* по всей видимости, требует дальнейших исследований на более широкой выборке образцов, и возможно, маркеров. Необходимо также исследовать комплекс видов *D. undulatum – D. ontariense*.

ГЛАВА 4. АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА DICRANACEAE: ХАРАКТЕРИСТИКА, ОСОБЕННОСТИ, ПРИМЕНЕНИЕ В ТАКСОНОМИИ И СИСТЕМАТИКЕ

4.1 Анатомо-морфологические признаки в семействе Dicranaceae

Основное внимание нами уделено описанию основных анатомо-морфологических признаков, используемых в систематике родов *Dicranum* и *Paraleucobryum,* встречающихся в России. Анатомо-морфологическое описание *Dicranoloma cylindrothecium* дано в описании вида, его признаки рассматриваются нами в сравнительном контексте с видами других родов, при этом анализируются только отличительные признаки, а сравнение с другими видами рода *Dicranoloma* не приводится. Анатомо-морфологические признаки редко обсуждались ранее, они приводились в нескольких таксономических работах (Takaki, 1964; Peterson, 1979; Bellolio-Trucco, Ireland, 1990), и краткие сведения обсуждаются в статье по европейским видам рода *Dicranum* (Hedenäs, Bisang, 2004). В систематике мхов важны признаки как спорофитной, так и гаметофитной стадии. Но, поскольку у большинства видов семейства Dicranaceae спорофит формируется не часто, то для дифференциации видов в первую очередь используются признаки гаметофита.

Гаметофит

Одной из первых отличительных особенностей при визуальном осмотре растения, является его *размер*. Бóльшая часть растений *Dicranum, Paraleucobryum* и *Dicranoloma cylindrithecium* среднего размера, но некоторые из видов, например, *D. majus, D. drummondii* в большинстве случаев заметно крупнее среднеразмерных растений, в то время как *D. montanum, D. mayrii*, значительно мельче них (Рисунок 4.1). Признак размерности не часто используется для идентификации видов и надо иметь в виду вариабельности, которая может зависеть от условий окружающей среды и стадии развития растения.

Вырастая на протонеме близко друг к другу, стебли мхов так и проводят жизнь в тесном соседстве, образуя *дерновины*. Плотность дерновинок один

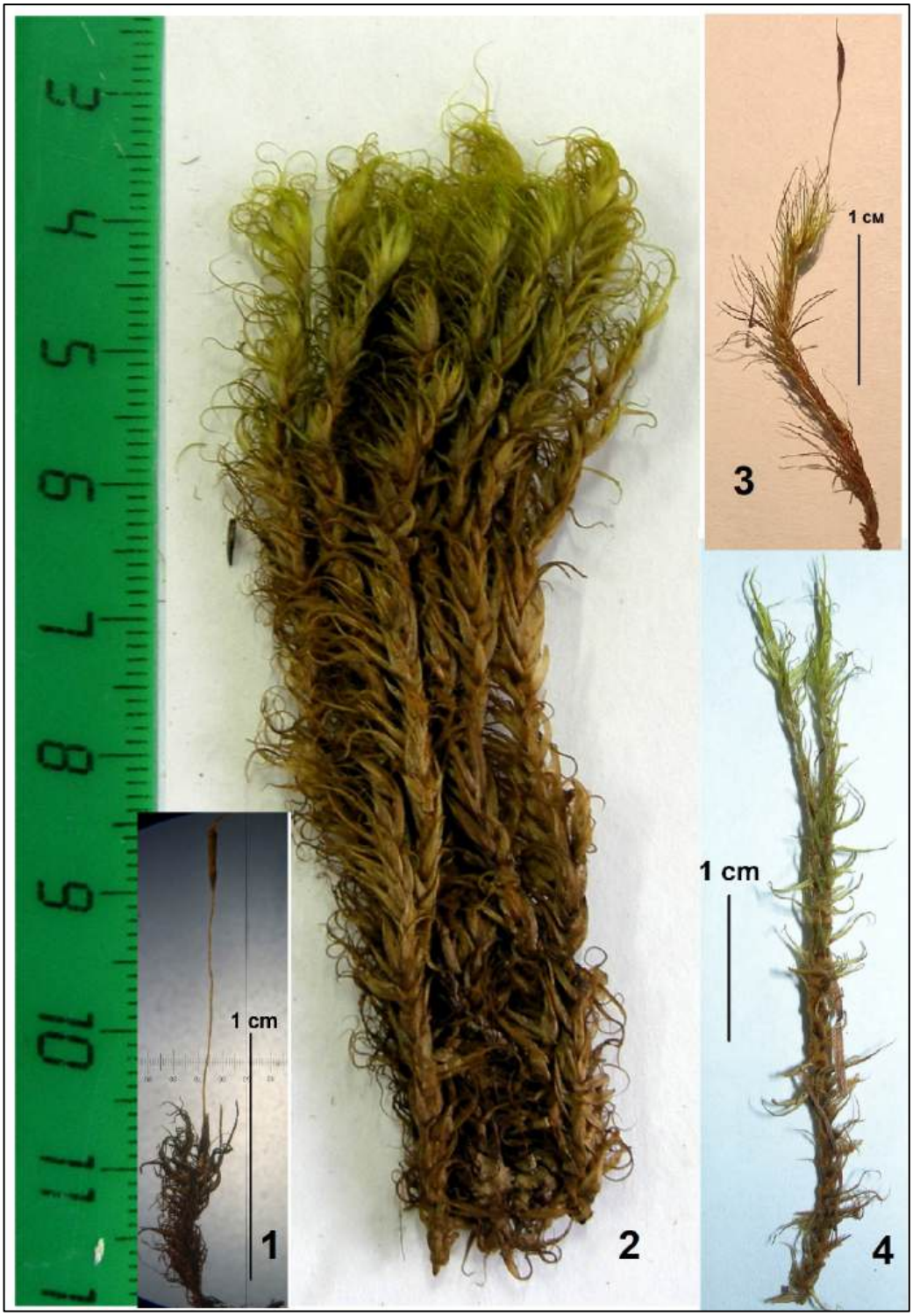


Рисунок 4.1 Размеры растений 1: *Dicranum mayrii*; 2: *D. drummondii* 2; 3: *Paraleucobryum longifolium*; 4: *D. bardunovii*.

из важных признаков, и она связана с плотностью переплетения *ризоидного войлока* на стебле. Ризоидный войлок, по всей видимости может выполнять разные задачи. Первая из них – механическая функция, т.е. «благоприятствует соединению отдельных растеньиц одного и того же вида мха в более или менее компактную

дерновинку» (Абрамова и др., 1961), что наглядно демонстрируется в дерновинке *Dicranum elongatum*, который образует очень плотные дерновины и которые иногда бывает трудно разделить из-за сильно переплетенных между собой ризоидов. Этот признак имеет практическое значение при определении видов рода *Dicranum* и не указывается при определении видов рода *Paraleucobryum*. Вторая функция, видимо, связана с водой (и питательными веществами, содержащимися в воде). Ризоидный войлок способствует капиллярному поднятию воды и его сохранению (Абрамова и др., 1961; Schofield, 1981; Игнатов, Игнатова, 2003; и др.). Хотя, как считает Grundwell (1979), четкая взаимосвязь между обилием ризоидов и доступностью воды не совсем очевидна. И, в-третьих, ризоидный войлок может выполнять защитную функцию зачатков ветвей, листьев (Schofield, 1985). По мнению Goffinet et al. (2008) роль ризоидного войлока недостаточно изучена.

По обилию ризоидов на стебле растения могут быть слабо войлочные (Рисунок 4.2: 1) или плотновойлочные, у некоторых видов с обильным беловатым (Рисунок 4.2: 3) или ржавым ризоидным войлоком (Рисунок 4.2: 4).



Рисунок 4.2 Внешний вид *Dicranum laevidens* – 1; *D. nipponense* – 2; *D. polysetum* – 3; *D. fuscescens* – 4.

По плотности дерновинок выделяются виды, имеющие очень плотные подушковидные дерновинки: *Dicranum elongatum, D. groenlandicum, D.*

fragilifolium. Растут в более рыхлых дерновинках с примесью видов других родов и классов – это *Dicranum angustum, D. laevidens* и т. д., но и они в редких случаях могут образовывать чистые б. м. плотные дерновинки. Остальные виды растут чаще всего в рыхлых или густых, в однородных или смешанных дерновинках: *D. bonjeanii, D. acutifolium, D. brevifolium, D. polysetum* и т. д. (Рисунок 4.3).



Рисунок 4.3 Дерновинки: *Dicranum fragilifolium* – 1; *D. polysetum* – 2.

Механическая структура *стебля* довольно стабильна и его анатомические характеристики редко используется в систематике Dicranaceae. Стебель обычно имеет хорошо развитый центральный пучок (мелкие клетки с тонкими стенками по центру), кроме, например, *Dicranoloma cutlackii* (D.H. Noris & T.J. Koponen) Klazenga, не имеющей центрального пучка (Noris, Koponen, 1990; Klazenga, 1999). Центральный пучок всегда окружен паренхиматическим слоем (крупные клетки с тонкими стенками), который замыкает склеродермис (б. м. крупные клетки с утолщенными стенками) по наружному периметру стебля, а гиалодермис (крупные клетки с тонкими стенками) по наружному периметру стебля никогда не образуется (Рисунок 4.4). Если имеется небольшой отрезок крупных клеток с тонкими стенками, то он скорее всего связан с остатками клеток листа.

На поперечном срезе стебель имеет форму от округло треугольного до округлого. При описании *Dicranum transsylvanicum*, был обозначен его отличительный признак – треугольный стебель на поперечном срезе (Lütt, 2002). Но, у видов рода *Dicranum*, в особенности у российского образца *D. transsylvanicum,* нет четкой треугольной или округлой формы стебля и по всей

видимости, этот признак достаточно вариабелен. И форма зависит от места выполнения поперечного среза стебля, и в точке образования ветви или листа образуется выпячивание, несколько видоизменяя округлые очертания (Рисунок 4.4).



Рисунок 4.4 Поперечный срез стебля *Dicranum flexicaule* – 1; *D. transsylvanicum* – 2; *D. fuscescens* –3; *Paraleucobryum longifolium* – 4.

Вегетативные листья – это одни из наиболее «богатых информацией» частей гаметофита у мхов, используемые для таксономии и идентификации. Важное значение имеет ориентация листа относительно стебля, длина и ширина листа, соотношение жилки к пластинке листа в его наиболее широкой части, форма и размеры клеток в разных частях листа, слойность пластинки в различных частях, различные утолщения клеточных стенок и т. д.

Одним из признаков является плотность расположения листьев на стебле и у большинства видов стебель всесторонне б. м. густо равномерно облиственный (Рисунок 4.2: 1, 3, 4) или же бывает неравномерное облиствение, когда стебель к верхушке б. м. скученно облиственный, как например у *D. nipponense* (Рисунок 4.2: 2). Возможно, это связано со скоростью отрастания нового годичного побега: вначале идет удлинение побега, затем отрастание листьев на побеге, или в начале идет быстрое отрастание побега, затем его рост замедляется.

Ориентация листа считается одним из наиболее полезных признаков для определения, особенно в полевых условиях (Hedenäs, Bisang, 2004). Относительно основного побега листья характеризуются многорядным всесторонним расположением на стебле, могут быть прямые прямоотстоящие (Рисунок 4.2: 1),

отстоящие, или далеко отстоящие до отогнутых (Рисунок 4.2: 3), часто серповидно согнутые и обращенные в одну сторону (Рисунок 4.2: 2; 4.5: 1). Сухие листья могут быть не измененные (Рисунок 4.2: 1) или изогнутые до курчавых и скрученных (Рисунок 4.2: 4) или слегка спирально закрученные друг с другом на верхушке стебля (например, у *Dicranum undulatum, D. ignatovii*).

По форме листья могут быть продолговатые, ланцетные, овально-ланцетные, яйцевидно-ланцетные, обратно-яйцевидно ланцетные. Пластинка листа у большинства видов постепенно суженная в узкую, острую (Рисунок 4.5: 2–5; 4.6: 1–3) или реже в широкую, туповато заостренную (Рисунок 4.5: 1, 6; 4.6: 4, 5), тупую до ложковидно вогнутой верхушку (Рисунок 4.6: 6, 7). Туповатая форма верхушки листа не часто встречается у видов *Dicranaceae* и может иметь значение при идентификации (Рисунок 4.6).

У некоторых видов рода *Dicranum* (*D. fragilifolium, D. hakkodense, D. pacificum, D. tauricum* и др.) листья бывают ломкими, что является значимым таксономическим признаком.

Dosnkov (2011) провел морфометрические исследования ломких верхушек 4 ломколистных видов рода (*Dicranum fragilifolium, D. tauricum, D. hakkodense, D. viride*) и попытался выяснить взаимосвязь ломкости с клеточной сетью пластинки листа. Исследуя визуально участки поломки листа, автор выявил, что клетки над ними образуют тетрады, и сделал вывод, что именно границы секторов имеют более высокую вероятность поломки листа. *Dicranum hakkodense* показал некоторое отличие от остальных 3 видов в размерах ломких кусочков листа, заключающееся в несколько больших их размерах, что автор связывает с более длительно существующим местообитанием вида. Но автор никак не связывает ломкость листа с отсутствием и наличием стереидов на жилке листа, особенно в его верхней части. Однако, последний вид, по сравнению с остальными, обладает довольно мощной жилкой и стереидами, которые могут простираться далеко вверх в жилке.

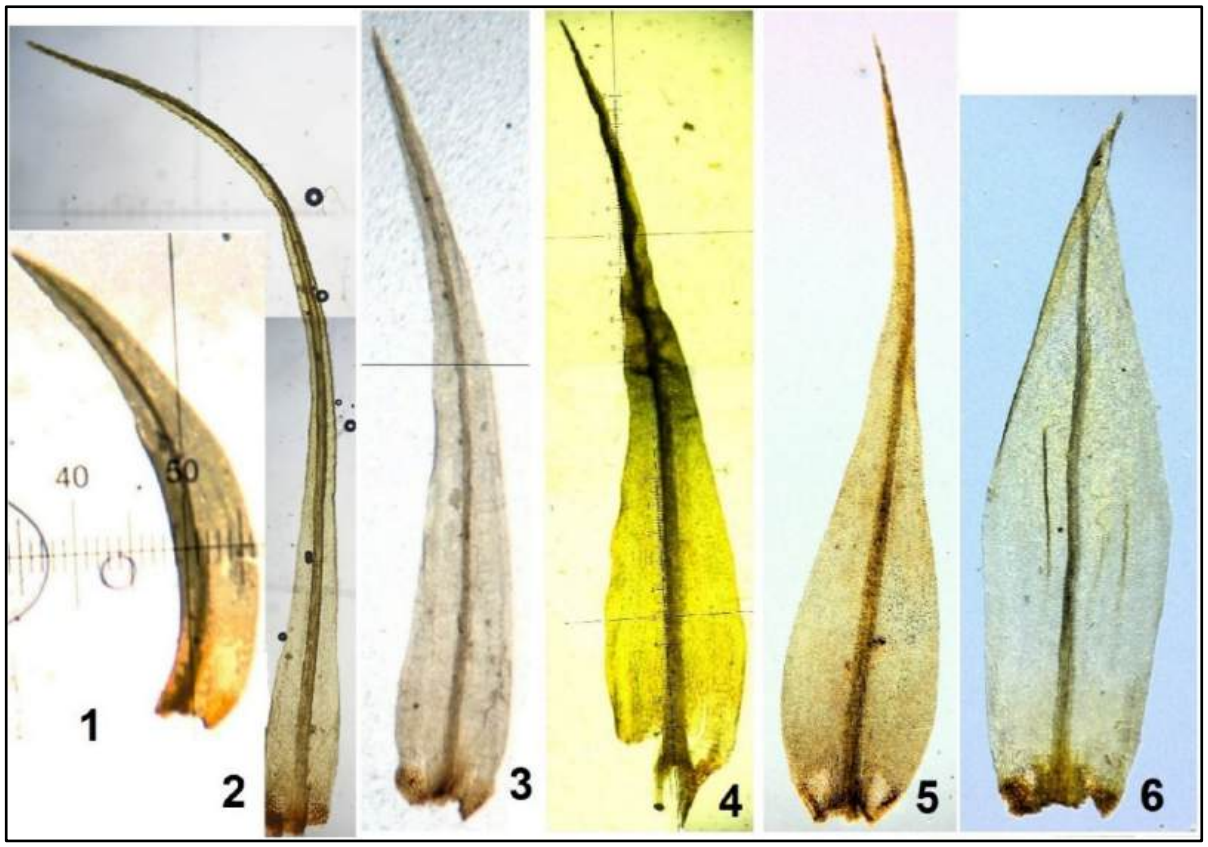


Рисунок 4.5 Листья: *Dicranum nipponense* – 1; *D. hamulosum* – 2; *D. bardunovii* – 3; *D. baicalense* – 4; *D. spadiceum* – 5; *D. spurium* – 6.

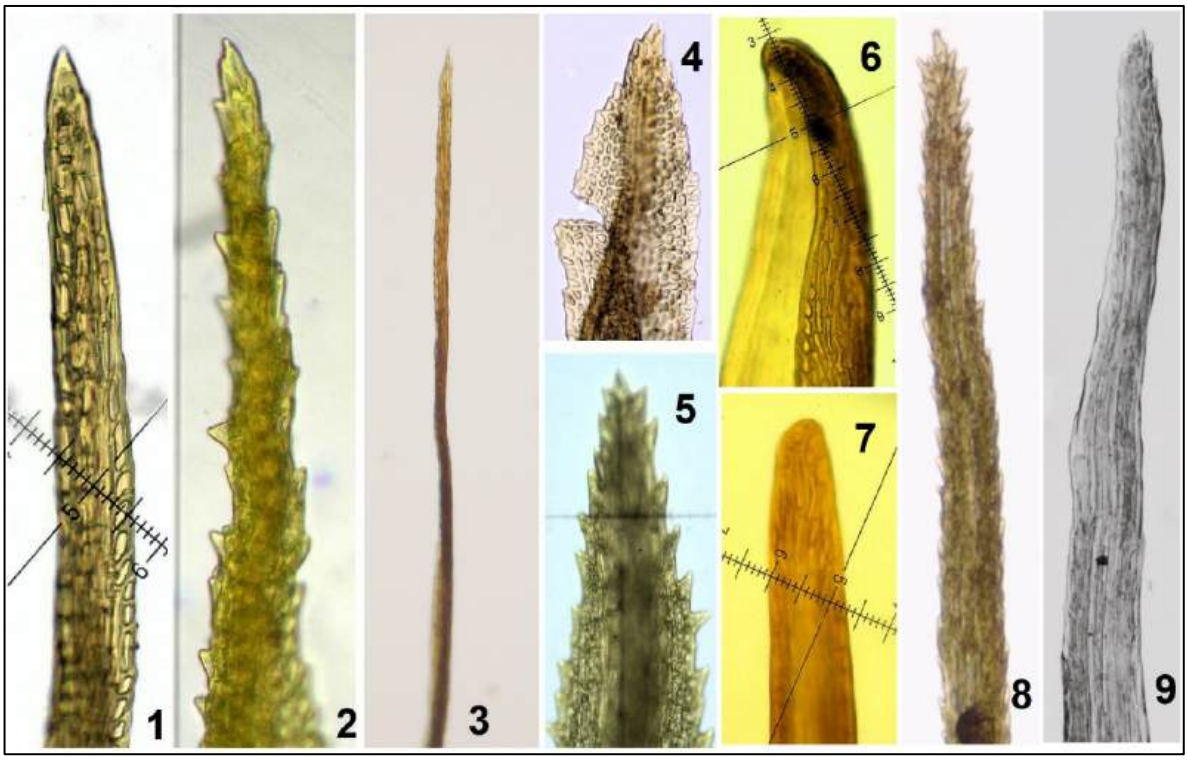


Рисунок 4.6 Верхушка листа *Dicranum angustum* – 1; *D. bardunovii* – 2; *D. setifolium* – 3; *D. undulatum* – 4; *D. nipponense* – 5; *D. laevidens* – 6, 7; *Paraleucobryum longifolium* – 8; P. *sauteri* – 9.

Наиболее широкая часть листа чаще всего находится на расстоянии в 1/10–1/5 части от основания листа (Рисунок 4.5: 1–5), изредка доходит примерно до 1/2 листа (Рисунок 4.5: 6). При определении соотношения ширины жилки к ширине листа, измерения производят в ее наиболее широкой части. Соотношение ширины жилки к пластинке листа имеет важное значение у многих видов. Даже при варьировании этого признака у одного вида, оно, остается важным для его идентификации. Например, листья с узкой жилкой и широкой листовой пластинкой в соотношении около 1/20 наблюдаются у *Dicranoloma cylindrothecium,* а для видов рода *Paraleucobryum* характерна широкая жилка и узкая листовая пластинка, в частности, у *P. sauteri* соотношение составляет от 1/6–1/4 ширины листа, а у *P. enerve* до 2/3–9/10. У большинства видов рода *Dicranum* со средним размером растения в целом, жилка и пластинка листа составляют соотношение от (1/10) 1/7 до 1/5, например, *D. acutifolium, D. bardunovii, D. flexicaule. D. scoparium* и др., но у видов с широкой пластинкой и тонкой жилкой соотношение может составлять от 1/20 до 1/10, например у *D. bonjeanii, D. leioneuron.* У крупных мхов листовая пластинка широкая и жилка не слабая, например у *D. majus, D. drummondii* соотношение жилки к пластинке листа около 1/15–1/8 (Тубанова, Игнатова, 2025).

Анатомические признаки листа позволяют отличить внешне похожие виды и поэтому важны для их диагностики. Поперечный срез в верхней части листа используется для выявления трубчатости или килеватости листьев, для выявления слойности пластинки листа по всему периметру, либо по его краям; кроме того, на срезе выявляется наличие различных утолщений клеточных стенок. Это признаки, которые при определенном навыке можно увидеть в лупу и в бинокулярный микроскоп. Поперечный срез листа обязателен для исследования анатомии жилки, где имеются характерные для видов признаки. Особый интерес могут представлять наличие или отсутствие стереидных клеток на срезе жилки, количество слоев клеток указателей, наличие дорсального и вентрального эпидермисов, дорсальных пластинок, сопроводителей.

Пластинка листа у большинства видов однослойная (Рисунок 4.7: 1–5), или местами 2-слойная у некоторых видов (Рисунок 4.7: 8, 11); у *Dicranum majus*

имеется специфическое субмаргинальное утолщение пластинки верхней части листа из 2 рядов клеток (Рисунок 4.7: 11), которое иногда слабо заметное или условно отсутствует, слабый ряд из 2 клеток в верхней части листа обычно можно найти при тщательном осмотре.



Рисунок 4.7 Поперечный срез листа: *Dicranum acutifolium* – 1; *D. fuscescens* – 2, 9; *D. dispersum* – 3; *D. ignatovii* – 4; *D. laevidens* – 5; *D. majus* – 6, 11; *D. nipponense* – 7; *D. hakkodense* – 8, 10; *D. lorifolium* – 12; *Paraleucobryum sauteri* – 13, 14; *Dicranoloma cylindrothecium* – 15; *P. enerve* – 16; *P. longifolium* – 17. Срезы: верхней части листа – 1, 4, 5, 7, 9, 11; средней части листа – 2, 3, 10, 12–13, 15–17; основания листа – 6, 8, 14.

Листья у видов *Dicranum* подразделяются на килеватые (Рисунок 4.5: 1–4; 4.7: 1–4, 7), желобчатые или трубчатые в верхней части (Рисунок 4.5: 5; 4.7: 5), что обычно хорошо заметно на поперечном срезе листа (Рисунок 4.7). Этот признак имеет важное значение и приводится в ключе для определения видов. Чаще всего признак килеватости или трубчатости довольно хорошо выявляется у вполне развитых растений, бывают некоторые проблемы при идентификации молодых растений либо угнетенных. У *Dicranoloma cylindrothecium* листья желобчатые, а у видов *Paraleucobryum* – трубчатые.

Края листа бывают цельные (Рисунок 4.6: 1, 3, 6, 7), пильчатые (Рисунок 4.6: 2, 4), когда только часть клетки образует «зубчик», и зубчатые, когда одна или несколько клеток образуют полный «зубчик» (Рисунок 4.6: 5). Верхушка листа у видов рода *Paraleucobryum* отличается: у *P. longifolium* сильно зубчатая, а у *P. sauteri* слабо зубчатая (Рисунок 4.6: 8–9), в то время как у *P. enerve* гладкая, изредка с парой зубчиков на самой верхушке. Края бывают 1-слойные (Рисунок 4.5: 1, 3–6; 4.7: 1, 3–5, 7) или 2-слойные (4.7: 10), на рисунке (4.5: 2) видно как подобие «каймы», более темные края пластинки листа в верхней половине листа; в этом случае края часто называют «двоякозубчатые», т.е. зубчатость по краю (особенно в верхней части листа) сформирована в 2 слоя (например, *Dicranum fuscescens*, Рисунок 4.7: 10). Края листа могут быть плоские (Рисунок 4.7: 7) или загнутые вовнутрь как «щипцы» (Рисунок 4.7: 1, 3), или слегка отогнутые в верхней части листа (Рисунок 4.7: 4, 7), что обычно заметно в микроскоп на поперечном срезе листа. Но при некотором навыке, можно заметить и в лупу, и в бинокулярный микроскоп. У *Dicranoloma cylindorithecium* по краю листа в основании имеется кайма из очень узких клеток 1(2) рядов клеток. Она узкая, не такая четкая и широкая как у некоторых других видов рода *Dicranoloma.*

Жилка листа у видов семейства Dicranaceae простая, оканчивается большей частью в верхушке листа (Рисунок 4.6: 1, 2), реже не доходит до верхушки (Рисунок 4.6: 6–7), или выбегает (Рисунок 4.6: 3).

На поперечном срезе у большинства видов присутствует 1 ряд указателей (Рисунок 4.7) и только у *D. majus* регулярно имеются 2 ряда указателей (Рисунок

4.7: 6). Иногда у остальных видов может дополнительно присутствовать дополнительная клетка вторым рядом, но это не является для них характерным, что выявляется при изучении большего количества повторностей срезов. В некоторых случаях указатели отсутствуют, а имеется один ряд хлороцистов, как у видов рода *Paraleucobryum* (Рисунок 4.7).

По обе стороны от указателей могут присутствовать сопроводители в небольшом количестве. Это дополнительный признак, выявленный нами на основе интегративного подхода при исследовании рода *Dicranum*, который позволяет отличить близкие виды – *D. fuscescens* (Рисунок 4.7: 2) от *D. hamulosum*, у которых ареалы пересекаются на Дальнем Востоке России (Тубанова, 2015).

Большинство видов обычно с вентральным и дорсальным стереидными пучками (Рисунок 4.7: 1–7), реже с субстереидами или без стереидных пучков (Рисунок 4.7: 9; 13–16), особенно у ломколистных видов, в верхней части листа. По всей видимости, отсутствие стереидных пучков на жилке, выполняющих механическую функцию, способствует ломкости листа у видов рода *Dicranum*. Но, с другой стороны, у *Dicranoloma cylindrothecium,* стереидные пучки очень слабые до почти отсутствующих, но листья не ломкие (во всяком случае массово). Поскольку листовая пластинка у этого вида относительно широкая, и стенки клеток б. м. утолщенные, по всей видимости, эти свойства дополнительно несут в себе механическую функцию, предохраняющую от ломкости. Отсутствие стереид можно отметить и у видов *Paraleucobryum*, но у них жилка широкая и хлороцисты с б. м. утолщенными стенками клеток, которые несут механическую функцию.

У видов рода *Paraleucobryum* строение жилки отличается от других родов семейства Dicranaceae. Так, на поперечном срезе жилки у них имеются: ряд хлороцистов с утолщенными стенками в середине, на вентральной стороне 1 ряд крупных гиалиновых клеток (гиалоцистов), и на дорсальной стороне 1–2 ряда гиалоцистов, между которыми на дорсальную поверхность жилки выпирают клетки хлороцистов с утолщенными стенками, регулярно и с очень маленьким просветом до отсутствующих у *P. enerve,* или не регулярно и с более крупным просветом как у *P. longifolium* и *P. sauteri* (Рисунок 4.7: 13–16).

Дорсальный эпидермис на жилке имеют обычно большинство видов рода *Dicranum* (Рисунок 4.7: 1–4, 6), реже без него (Рисунок 4.7: 5, 7) или с отдельными клетками с б. м. тонкими или слабо утолщенными стенками и крупным просветом. Наличие дорсального эпидермиса из крупных клеток с выпячиваниями или утолщениями стенок клеток обычно создает шероховатую поверхность (Рисунок 4.7: 2–4); при отсутствии таких клеток жилка на дорсальной поверхности б. м. гладкая (Рисунок 4.7: 5). На дорсальной стороне жилки могут быть развиты 2–4(6) продольные пластинки (Рисунок 4.7: 7, 12), слабые или сильные, цельные или зубчатые. У большинства видов секции *Dicranum* пластинки на дорсальной стороне жилки толщиной в 1 клетку (Рисунок 4.7: 7), реже пластинки толщиной в 2–3 клетки в основании пластинки, как, например, у *D. lorifolium* (Рисунок 4.7: 12).

Значимым таксономическим признаком является наличие вентрального эпидермиса на жилке (Рисунок 4.7: 3, 8), например, у *Dicranum dispersum, D. muehlenbeckii, D. caesium, D. spadiceum, D. schljakovii*, или вентральный эпидермис может быть б. м. прерывистым, как у *D. drummondii, D. mayrii,* а также у дальневосточного морфотипа *D. majus*.

Большое значение в систематике мхов имеет форма клеток пластинки листа. При этом важна дифференциация форм клеток листа в зависимости от их расположения в той или иной части листа: в верхней части (не самый кончик листа, а в середине верхней 1/3), в средней части листа и в основании листа.

Клетки верхней части листа у видов рода *Dicranum* могут быть короткие, поперечно прямоугольные (длина клетки гораздо короче её ширины), с их количественным преобладанием, когда они в примеси с квадратными и коротко прямоугольными клетками (Рисунок 4.8: 1), квадратные, изодиаметрические или коротко прямоугольные с примесью поперечно прямоугольных (Рисунок 4.8: 2) и удлиненные клетки, стенки без пор (Рисунок 4.8: 1, 2) или с порами (Рисунок 4.8: 3). Например, одним из морфологических различий *D. pacificum* и *D. hakkodense* ранее считалась разница в длине клеток основания листа (Ignatova, Fedosov, 2008). Нами выявлено, что данный признак сильно перекрывается у этих видов: (12–)17–40(–52) μm у *D. hakkodense* и (9–)16.5–40(–57) μm у *D. pacificum,* соответственно,

по этому признаку довольно сложно их различить. Однако, нами выявлена разница в длине клеток верхней части листа: (8–)12–24(–38) μm у первого вида, (5–)8–13(–18) μm у второго. Как видно, параметры этого признака гораздо меньше перекрываются, и, хотя у *D. hakkodense* могут быть отдельные клетки короткими до 8 μm, но также отдельные клетки достигают в длину 38 μm, чего не наблюдается у *D. pacificum.*

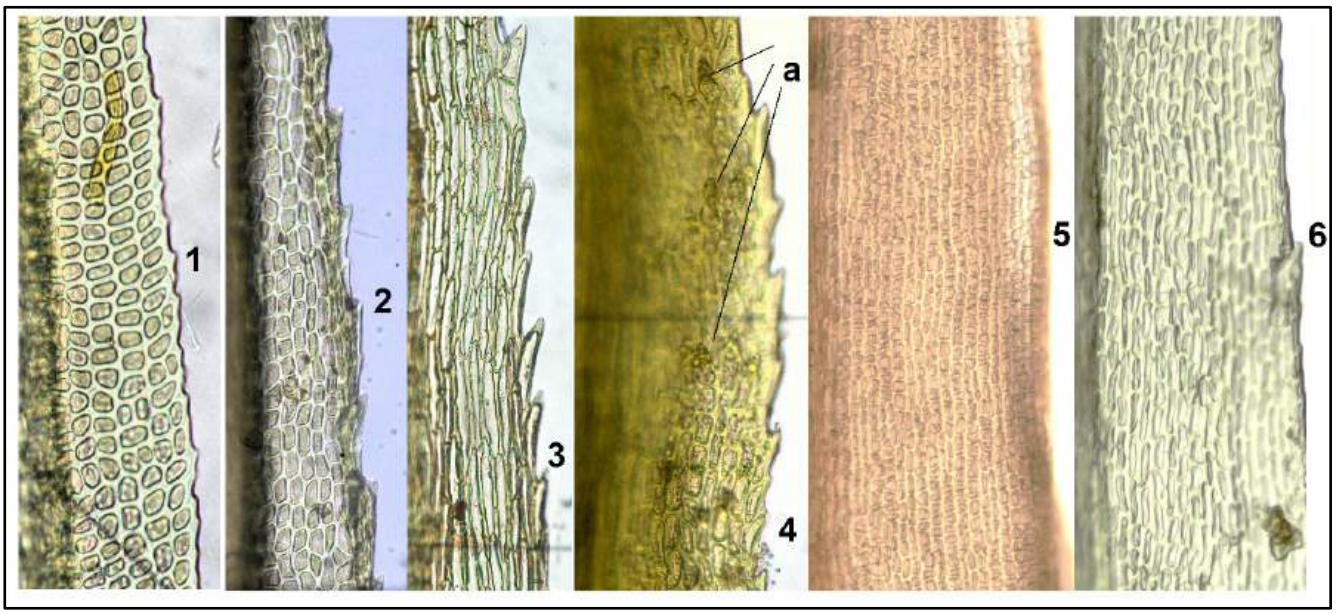


Рисунок 4.8 Клетки листа: *Dicranum ignatovii* – 1; *D. hamulosum* – 2; *D. baicalense* – 3; *D. drummondii* – 4; *D. brevifolium* – 5; *D. septentrionale* – 6. Клетки верхней части листа – 1–4; клетки средней части листа – 5–6; проратные клетки в верхней части листа – 4a.

У большинства видов рода клетки гладкие, т.е. стенки клеток без каких-либо выростов и выпячиваний. Иногда клетки в верхней части листа бывают с остро выпяченными, слегка утолщенными или не утолщенными верхними углами (проратные) (Рисунок 4.8: 4a), из-за чего пластинка листа на дорсальной стороне обычно выглядит шероховатой. Или же продольные стенки клеток могут быть равномерно утолщены и на поперечном срезе листа видны полукруглые выпячивания стенок на стыке клеток (балджинги) (Рисунок 4.7: 8; 42: 6), они могут протягиваться от основания до верхней части листа. А также клетки могут быть неправильно и нерегулярно мамиллозные (Рисунок 4.7: 12), что заметно на поперечном срезе листа.

Клетки основания листа у большинства видов удлиненные, слабо пористые (Рисунок 4.9: 2) или пористые. Некоторая часть видов имеет укороченные клетки в основании листа, например, виды секции *Crassinervia* (Рисунок 4.9: 3). Нами выявлено, что некоторые виды имеют особенность – клетки основания довольно резко укорачиваются к середине листа, например, у *Dicranum ignatovii* (Рисунок 4.9: 1) и у *D. brevifolium* (Рисунок 4.8: 5), по сравнению с близким к нему видом *D. septentrionale*, у которого клетки от основания постепенно укорачиваются (Рисунок 4.8: 6). В результате, приобретает диагностическое значение признак размеров клеток *средней части листа*: у *D. brevifolium* они более короткие, чем у *D. septentrionale* (Tubanova et al., 2010; Tubanova et al., 2018; Тубанова, Игнатова, 2025).

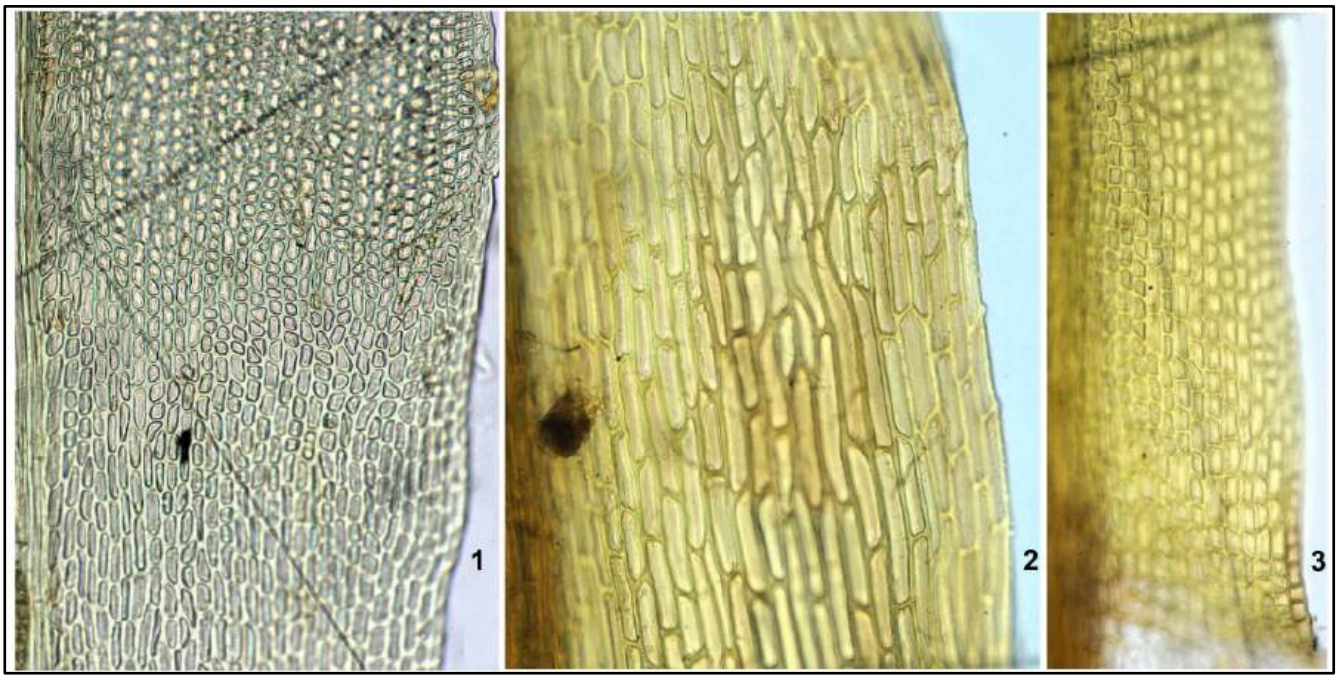


Рисунок 4.9 Клетки основания листа: *Dicranum ignatovii* – 1; *D. hamulosum* – 2; *D. viride* – 3.

У видов рода *Paraleucobryum* пластинка листа обычно узкая и короткая, вместе с тем одним из важных диагностических признаков считается количество рядов клеток в основании пластинки листа. Так, например, у *P. enerve* количество рядов составляет 3–8 клеток, у *P. longifolium* – 9–16, а у *P. sauteri* – 20–25.

Большинство родов семейства Dicranaceae, в том числе виды рода *Dicranum,* изначально дифференцировались по наличию резко выделяющихся по форме

клеток углов основания листа (ушковая группа) (Рисунок 4.5). Они в большинстве случаев крупные, хорошо дифференцированные, выпуклые, вздутые, прозрачные или буровато окрашенные (Рисунок 4.10).

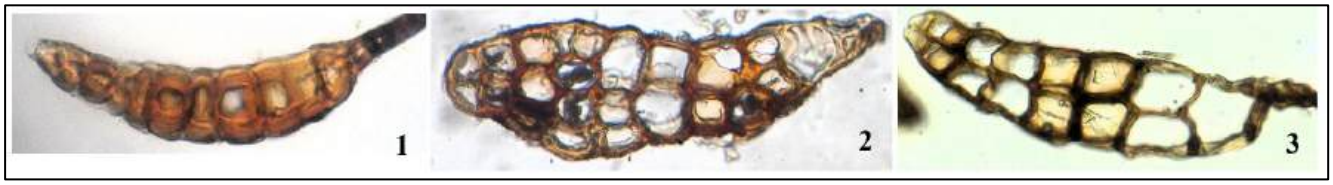


Рисунок 4.10 Клетки углов основания листа на поперечном срезе: *Dicranum setifolium* – 1; *D. japonicum* – 2; *D. baicalense* – 3.

Клетки углов основания листа бывают 1-слойные (Рисунок 4.10: 1), в большинстве случаев (1)2-слойные (Рисунок 4.10: 3), изредка 2–4-слойные (Рисунок 4.10: 2). Чаще всего эти клетки тонкостенные (Рисунок 4.10: 2, 3) или редко могут быть толстостенными (Рисунок 4.10: 1). Между клетками углов основания и жилкой имеются прозрачные тонкостенные ломкие клетки (Рисунок 4.5), очень редко их мало или они отсутствуют.

У видов семейства Dicranaceae, как и большинства мхов, диморфизм листьев выражается в виде дифференциации вегетативных листьев и листьев, окружающих гаментангии. В большинстве случаев у мхов листья, окружающие архегонии – *перихециальные листья,* бывают крупнее и длиннее, отличаются формой от вегетативных листьев растения. Иногда они образуются только после оплодотворения (Goffinet et al., 2008). Поскольку количество перихециальных листьев и их форма может варьировать даже в пределах одного вида (Рисунок 4.11, Приложение В), в целях систематики обычно рассматривают только самые внутренние перихециальные листья, которые относительно консервативны по форме и видоспецифичности. Внутренние перихециальные листья могут быть либо самыми маленькими по размерам (например, у Mniaceae), либо самыми крупными из перихециальных листьев (например, у Hypnales) (Goffinet et al., 2008).

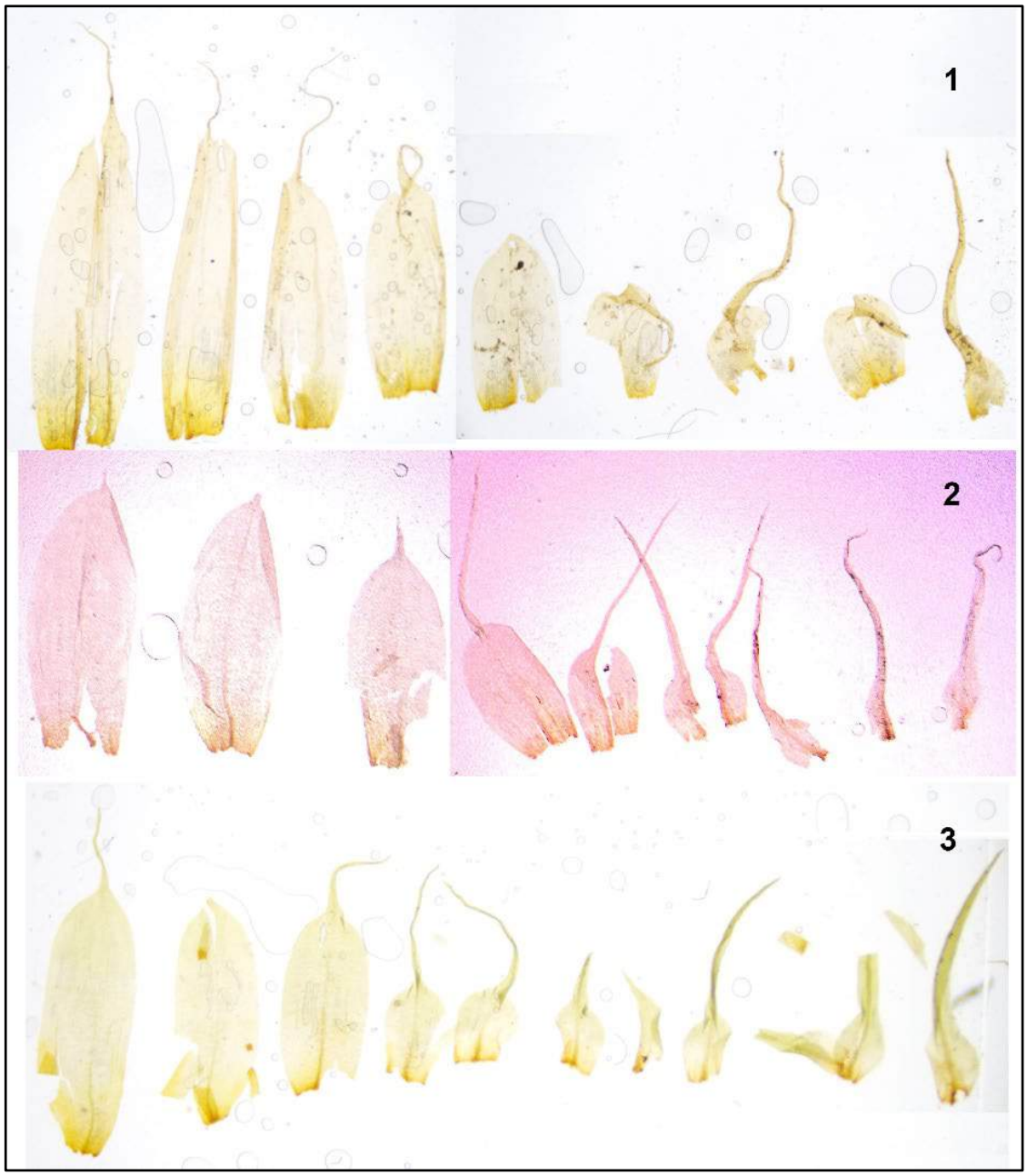


Рисунок 4.11 Перихециальные листья: *Dicranum polysetum* (MHA9107416) – 1; *D. baicalense* (ВЛ-83) – 2; *D. scoparium* (MHA9062480) – 3. Внутренний перихециальный лист в каждом ряду – крайний слева.

В своем исследовании американских видов рода *Dicranum* Peterson (1979) утверждал, что вариабельность размеров и формы внутреннего перихециального листа – это норма для *D. scoparium* и на этом основании включил в его синонимы два вида: *D. howelli*, у которого верхушка внутреннего перихециального листа б. м. «постепенно заостренная» и *D. consobrinum*, у которого верхушка внутреннего перихециального листа тупая и слегка выемчатая (Рисунок 4.12).

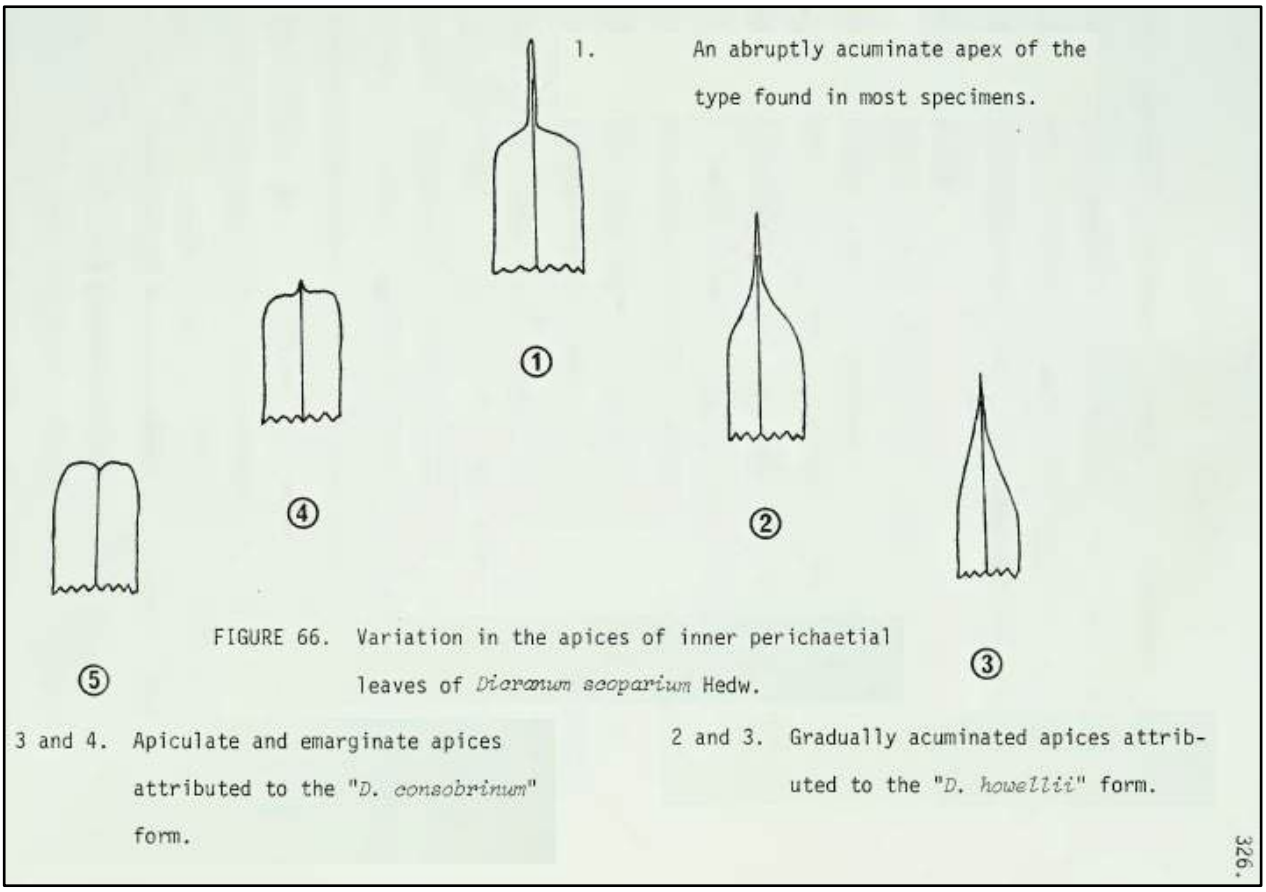


Рисунок 4.12 Внутренние перихециальные листья: *Dicranum scoparium*, *D. «howellii»*, *D. «consobrinum»* (по Peterson, 1979).

При этом вариабельность внутреннего перихециального листа он считал единственным морфологическим признаком, который отличает последние 2 вида от очень пластичного *D. scoparium*. Позднее, по результатам молекулярно-генетического анализа было показано, что на филогенетическом дереве *D. howelii* образует отдельную, хорошо поддерживаемую кладу с видами секции *Dicranum* (Рисунок 3.11; 3.12; 3.24; 3.25) на основе различного сочетания хлоропластных и ядерного маркеров (Lang, Stech, 2014; Tubanova, Dugarova, 2022; Tubanova et al., 2024). Если самостоятельность *D. howellii*, имеющего более узко заостренную верхушку внутреннего перихециального листа, имеет под собой филогенетическую поддержку, то, возможно, и *D. consobrinum,* с тупыми верхушками внутреннего перихециального листа, является самостоятельным видом. Поэтому желательно изучить типовой образец этого вида и близкие ему морфологические образцы проанализировать с помощью молекулярно-генетических методов. А морфологический признак – форма верхушки внутреннего перихециального листа

– может иметь важное систематическое значение и его можно рассматривать в качестве диагностического при определении видов рода *Dicranum.*

По нашим данным, вариабельность верхушки внутреннего перихециального листа у *D. scoparium* не такая широкая, как представлялось ранее (Peterson, 1979). Нами изучены внутренние перихециальные листья 35 видов *Dicranum,* 3 видов *Paraleucobryum* и *Dicranoloma cylindrothecium*. Для 7 видов нами не обнаружены сборы спороносящих растений из России, а литературных данных либо нет, либо морфологические описания приводятся без уточнения конфигурации верхушки внутреннего перихециального листа.

Перихециальные листья у одной и той же особи обычно могут варьируют по количеству, форме и размерам. В связи с этим, к перихециальным листьям следует относить листья, начиная с наиболее внешнего из имеющих признаки видоизменений вегетативных листьев на верхушке стебля вокруг перихеция (Рисунок 4.11, Приложение В).

Обычно наружные перихециальные листья бывают с более короткой влагалищной пластинкой и длинным остриём, состоящим из жилки и пластинки, тогда как внутренние 2–3(4) перихециальных листа имеют более длинную и широкую влагалищную пластинку и б. м. сходны по форме между собой, их острие более короткое по сравнению с наружными перихециальными листьями. Самый внутренний перихециальный лист немного крупнее или не отличается по форме и размеру от прилегающих 1–2 перихециальных листьев (Рисунок 4.11). Несмотря на то, что эти листья б. м. сходны по форме, мы будем описывать только 1, самый внутренний перихециальный лист.

Внутренний перихециальный лист обычно из высоко влагалищного обратнояйцевидного, овального или прямоугольного основания различается строением верхушки, которая, по нашим данным, бывает 4 видов.

1) Верхушка выемчатая, со сходящимися в её центре сторонами листа, довольно резко или слабо вогнутыми вовнутрь. Отмечена у 6 видов: *Dicranum bardunovii*, *D. bonjeanii*, *D. flagellare*, *D. mayrii*, *D. spurium*, *D. undulatum* (Рисунок 4.13; Приложение В).

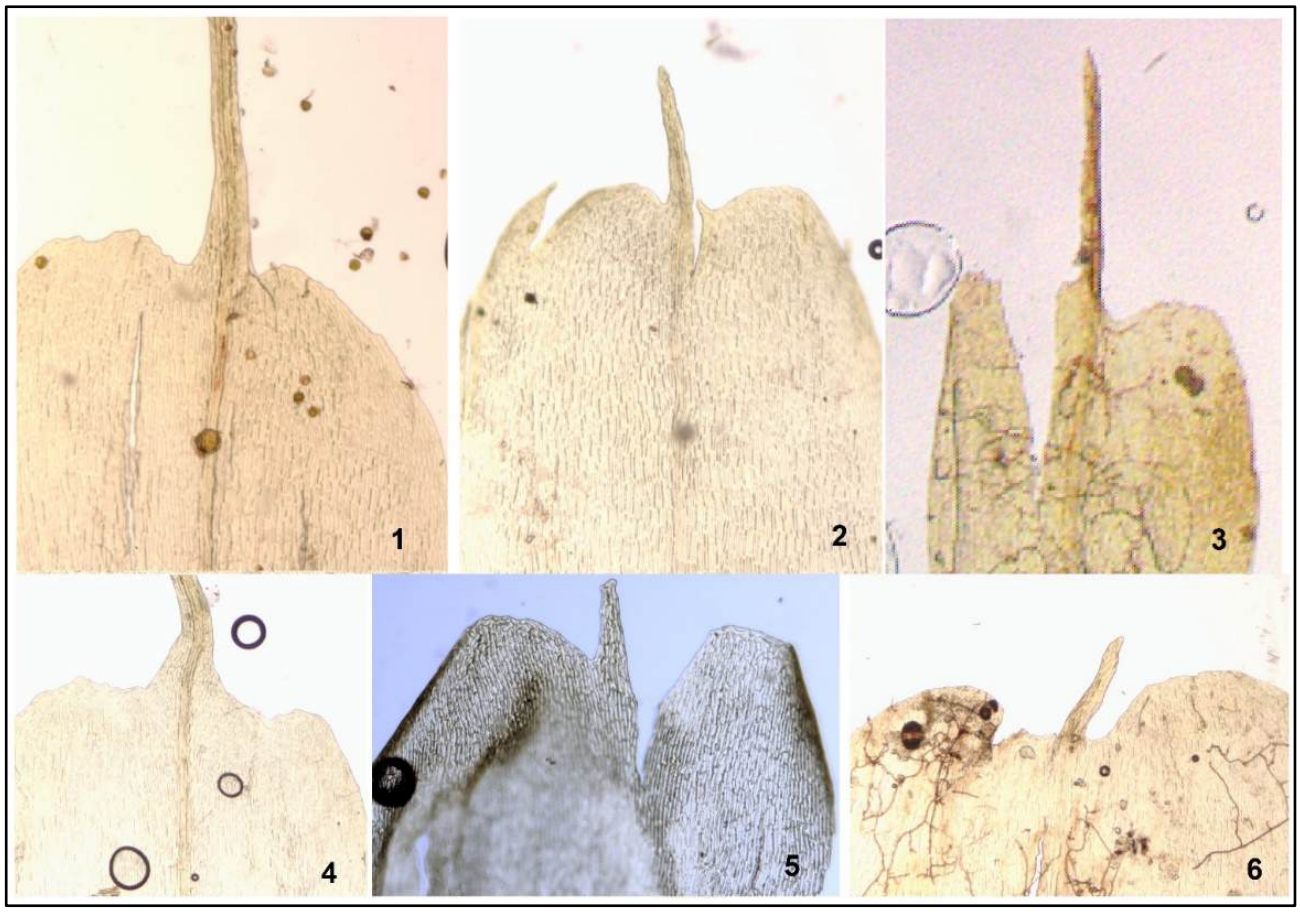


Рисунок 4.13 Выемчатая верхушка внутреннего перихециального листа: *Dicranum bardunovii* (An-170411) – 1; *D. mayrii* (262) – 2; *D. flagellare* (129) –3; *D. undulatum* (16.07.2005) – 4; *D. bonjeanii* (636) – 5; *D. spurium* (13.07.1975) – 6.

Верхушка внутреннего перихециального листа может быть б. м. вариабельной, и слабая выемчатость может проявляться у видов с тупой верхушкой с одной стороны от жилки, либо с двух сторон от жилки, как, например, у *D. baicalense, D. brevifolium, D. dispersum, D. groenlandicum, D. majus* (приложение В). Но по частоте встречаемости признака туповатости верхушки внутреннего перихециального листа, эти виды отнесены нами ко второй группе.

2) Верхушка тупая: сходящиеся стороны листа образуют на верхушке тупой угол от 100° до 180°. Верхушка тупая или туповатая, иногда не равнобокая, бывает у *Dicranum acutifolium, D. baicalense, D. brevifolium, D. dispersum, D. drummondii, D. flexicaule, D. fuscescens, D. groenlandicum, D. lorifolium, D. majus, D. nipponense, D. septentrionale*. Среди этих видов у *D. fuscescens* верхушка внутреннего перихециального листа может быть б. м. широко заостренной (Рисунок 4.14; Приложение В) как у третьей группы.

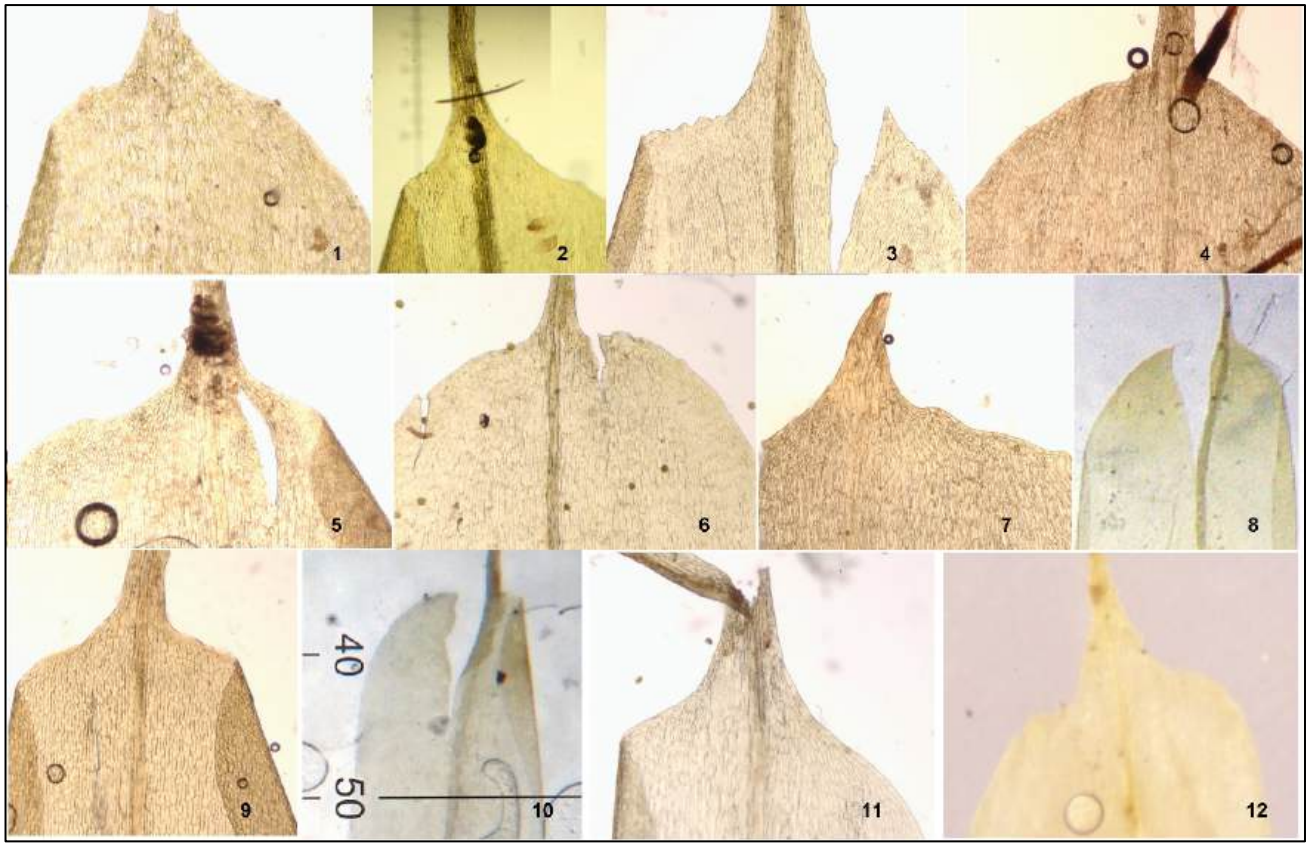


Рисунок 4.14 Тупая верхушка внутреннего перихециального листа: *Dicranum baicalense* (Tu170212) – 1; *D. acutifolium* (628) – 2; *D. brevifolium* (1945) – 3; *D. dispersum* (09-325) – 4; *D. lorifolium* (E183522) – 5; *D. majus* (17v-100) – 6; *D. nipponense* (1929) – 7; *D. drummondii* (КП-21204) – 8; *D. groenlandicum* (21298) – 9; *D. flexicaule* (Tu-161116) – 10; *D. fuscescens* – 11; *D. septentrionale* (бн) – 12.

3) Верхушка широко заостренная: сходящиеся стороны листа на верхушке образуют почти прямой угол (под углом около 90°, в пределах ±10°). Встречается у большинства видов рода *Dicranum*: *D. afoninae*, *D elongatum, D. fragilifolium, D. japonicum*, *D. hakkodense*, *D. hamulosum*, *D. ignatovii*, *D. laevidens, D. montanum*, *D. muehlenbeckii, D. orthophyllum*, *D. polysetum, D. schljakovii*, *D. scoparium, D. spadiceum* (Рисунок 4.15; приложение В). Широко заостренная верхушка может быть б. м. туповатой у *Dicranum afoninae, D. scoparium* или более постепенно заостренной у *D. muehlenbeckii, D elongatum*, *D. fragilifolium* и с б. м. пильчатыми «плечиками» у *D. polysetum* (приложение В), как в следующей группе.

Верхушка внутреннего перихециального листа *Dicranum hamulosum* нами принята как широко заостренная по образцу, подвергнутому молекулярно-

генетическому анализу. Кроме того, этот образец имеет прямую цилиндрическую коробочку. Но высокая вариабельность верхушки внутреннего перихециального

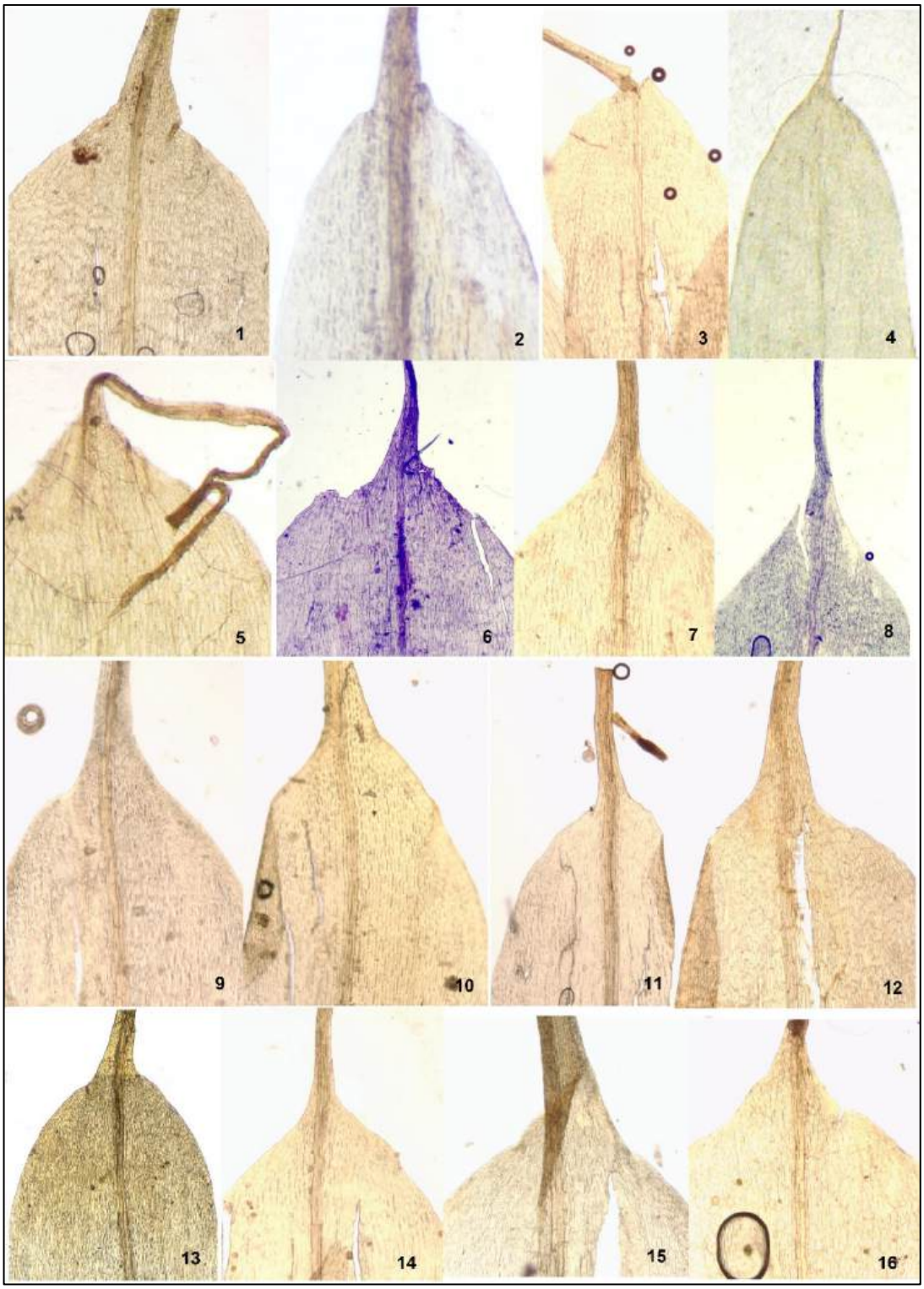


Рисунок 4.15 Широко заостренная верхушка внутреннего перихециального листа *Dicranum afoninae* (304) – 1; *D. hakkodense* (бн) – 2; *D. montanum* (361) – 3; *D. orthophyllum* (тип) – 4; *D. japonicum* (06-3129) – 5; *D. polysetum* (MHA9107253) – 6; *D. schljakovii* (1959) – 7; *D. scoparium* (MHA9062480) – 8; *D. muehlenbeckii* (1916) – 9; *D*

elongatum (15558) – 10; *D. fragilifolium* (118) – 11; *D. laevidens* (7236) – 12; *D. ignatovii* (15-10/13-37) – 13; *D. spadiceum* (T180715) – 14; *D. angustum* (NSK2006743) – 15; *D. hamulosum* (353) – 16.

листа у этого вида очевидна: от туповатой до постепенно заостренной (Рисунок 4.16). Выше, при анализе комплекса с *D. hamulosum,* описано, что анатомо-морфологические признаки вида довольно вариабельные, но рисунок клеток и поперечного среза листа слабо вариабельны.

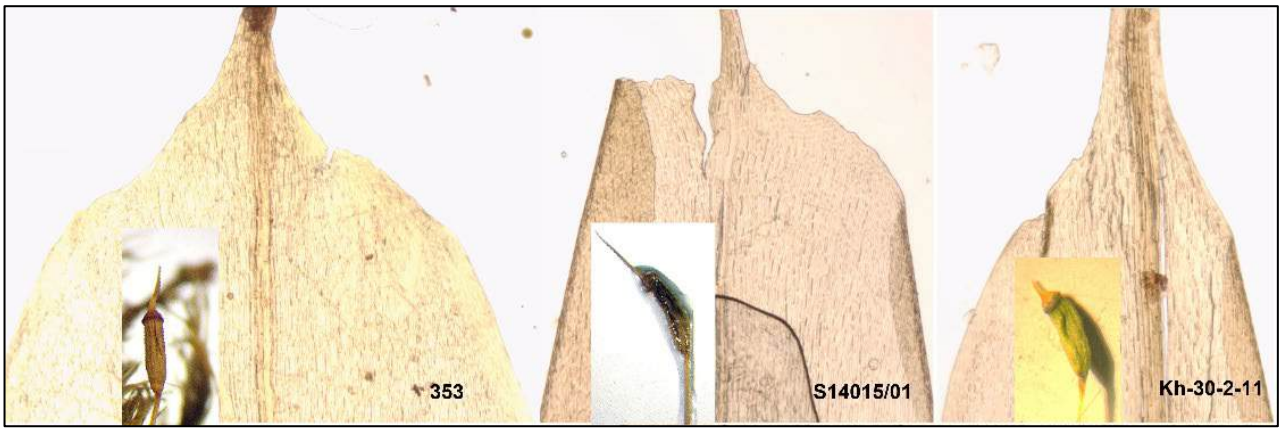


Рисунок 4.16 Верхушка внутреннего перихециального листа и коробочка *Dicranum hamulosum.*

И если исходить из того, что вариабельность верхушки внутреннего перихециального листа одного и того же вида не должна быть очень широкой, как указывалось ранее для *D. scoparium*, то, возможно, внутри *D. hamulosum* имеется полускрытый таксон. Причем российские образцы этого вида идентичны по трём маркерам (ITS1-2, rps4, trnL-F), но все-таки имеется 1 замена по митохондриальному маркеру (nad5). Необходимы дальнейшие исследования этого вида с привлечением других маркеров, изучения типов и увеличения семплинга.

4) Верхушка б. м. постепенно заостренная, сходящиеся стороны листа образуют на верхушке острый угол (около 30–70°). Этот признак встречается в бриофлоре России у одного вида с трубчатыми ломкими листьями – *Dicranum tauricum* (Рисунок 4.17).



Рисунок 4.17 Постепенно заостренная верхушка внутреннего перихециального листа *Dicranum tauricum*: 158 – Крым, гос. заповедник, по правому берегу р. Алмы, у водопада, в буковом лесу, на пнях, 21.09.1929, Савич Л.И. #158 (LE); 236 – Белгородская область, заповедник "Белогорье", участок "Лес на Ворскле", посадки сосны на границе с 5-м кварталом, на коре у основания сосны, 04.07.2003, Немыкин А. # 236 (LE)

Верхушка внутреннего перихециального листа *Paraleucobryum enerve* – тупая (Рисунок 4.18: 1), *P. longifolium* – широко заостренная (Рисунок 4.18: 2), *P. sauteri* и *Dicranoloma cylindrothecium* – б.м. постепенно заостренная (Рисунок 4.18: 3, 4).

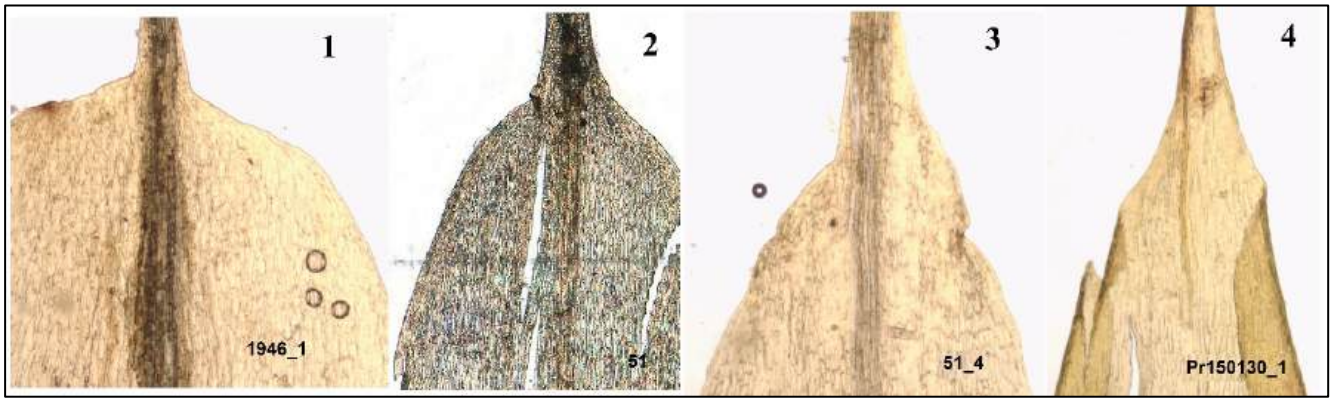


Рисунок 4.18 Внутренний перихециальный лист: 1 – *Paraleucobryum enerve* (1946_1); 2 – *P. longifolium* (51); 3 – *P. sauteri* (51_4); 4 – *Dicranoloma cylindrothecium* (Pr150130_1).

Жилка внутреннего перихециального листа бывает сильная или слабо развитая. Обычно сильная жилка выбегает в острие внутреннего перихециального листа. Большинство видов *Dicranum* имеют сильную жилку, выполняющую острие листа, а само острие может быть длинным или коротким (Приложение В). Слабо развитая жилка обычно не доходит до верхушки листа. Такая жилка встречается у

видов *Dicranum* как с жилкой вегетативного листа, не доходящей до верхушки, как например, у *D. bonjeanii, D. nipponense*, так и у растений с довольно сильной, выполняющей верхушку жилкой вегетативного листа, как, например, у *D. baicalense*, *D. japonicum*, *D. orthophyllum*. У видов рода *Paraleucobryum* жилка внутреннего перихециального листа сильная, выполняет острие листа, но у *P. enerve* острие короткое, а у двух других видов острие длиннее. Жилка листа *Dicranoloma cylindrothecium* слабая, доходит до верхушки, но само острие короткое и выполнено пластинкой листа, иногда жилка слабо заходит в острие.

Острие внутреннего перихециального листа бывает цельным или пильчатым, что, видимо, связано с пильчатостью или зубчатостью вегетативных листьев определенного вида (например, у *Dicranum polysetum*). Но короткое острие обычно цельное, возможно, не успевают формироваться зубчики. Вероятность пильчатости края при длинном острие выше и чаще бывает у видов, которые формируют острие из выбегающей жилки и узкой полосы пластинки.

Наиболее часто у видов семейства Dicranaceae встречается широко заостренная верхушка внутреннего перихециального листа. Вариабельность этого признака не столь широкая как ранее предполагалось, в большинстве случаев возможно небольшое перекрытие двух признаков и обычно никогда не встречается сочетание крайних значений, как это показано для *Dicranum scoparium* (Peterson, 1979). Например, если у вида имеются внутренние перихециальные листья с тупыми верхушками, то не бывают образцов с постепенно заостренными верхушками, хотя могут отмечаться особи со слегка выемчатой или широко заостренной верхушкой, со сходящимися под прямым углом краями. Иногда встречаются особи с неравномерно развитыми верхушками или половинами листа, возможно, из-за не благоприятных условий развития растения.

Вегетативное размножение

Специализированные органы вегетативного размножения у 3-х родов в семействе Dicranaceae на территории России встречаются только у видов рода *Dicranum*. Несмотря на очень широкое распространение видов этого рода на обширной территории, нельзя сказать, что все виды рода обладают

феноменальными способами размножения, как специализированного вегетативного, так и полового (для последнего необходимо наличие воды). Это особенно касается видов напочвенного покрова. Возможно ранее виды обладали такими способностями, но размножившись и распространившись на большой территории в наиболее благоприятный для этого период истории, большинство видов перешли в некую стадию «консервации» и пока сохраняют то многообразие и массовость, которую мы сейчас наблюдаем, но их репродуктивное усилие уже не так сильно. Более активно размножаются виды, обитающие на относительно динамичных субстратах: гнилой древесине, основаниях стволов и стволах деревьев, что довольно логично для их выживания в условиях сравнительно кратковременного и довольно ограниченного по размерности местообитания.

Анализируя молекулярно-филогенетическое дерево, построенное на основе совмещенных 6 маркеров (Рисунок 3.11), можно прийти к выводу, что виды *Dicranum,* особенно мощно воспроизводящие себя вегетативным способом, группируются в одной из базальных клад (Lang et al., 2015). Но на следующем филогенетическом дереве (Рисунок 3.12), полученном путем сочетания 4 маркеров, в группе со средней поддержкой (0.92/69) объединены виды рода *Dicranum* с флагеллами и ломкими листьями, образующие политомию с другими видами этого же рода и рода *Paraleucobryum*. Вероятно, они являются близкородственными видами. В то же время понятно, что полученное филогенетическое дерево может зависеть не только от количества и состава маркеров, используемых в анализе, но и от того, насколько полно в анализе представлены виды рода. Но, считаю, что делать окончательный вывод пока преждевременно.

Вегетативное размножение видов рода *Dicranum* осуществляется несколькими способами: 1) посредством выводковых веточек (флагелл) с отламывающимися листочками с пенечком (Рисунок 3.42: A–D, G–M) или без него (Рисунок 3.42: E, F). Флагеллы – это разветвленные побеги с небольшими листьями, растущие в пазухах верхних вегетативных листьев. Hedenäs, Bisang (2004) считают, что флагеллы встречаются у всех видов *Dicranum*, но с разной частотой. На мой взгляд, специализированные флагеллы встречаются только у 5

видов: D. *flagellare, D. mayrii, D. afoninae, D. montanum, D. ignatovii*; у остальных видов такие флагеллы нам не встречались.

Второй способ вегетативного размножения – посредством ломких, сережчато облиственных, молодых побегов растений (Рисунок 4.19: 3–4) Такие побеги отличаются от разветвленных флагелл тем, что образуются на верхушке побегов основного стебля или в пазухах ветвей, и именно они изредка встречаются у видов,

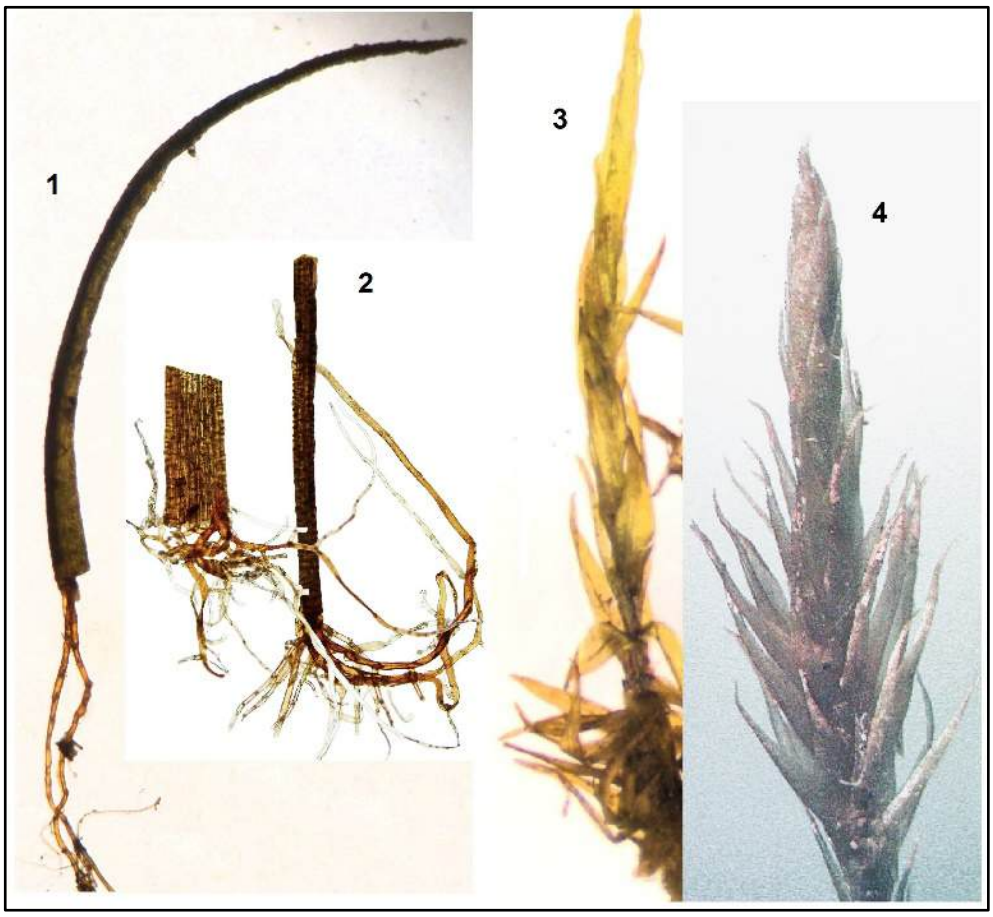


Рисунок 4.19 Вегетативное размножение: *Dicranum viride* – 1; *D. motuoense* – 2; *D. bonjeanii* – 3; *D. leioneuron* – 4. Ломкие верхушки листьев с ризоидами: 1–2; сережчато облиственные побеги: 3–4.

для которых ранее внимание на этом признаке особо не акцентировалось. Например, как отмечают Hedenäs, Bisang (2004) и Peterson (1979), такие побеги часто образуют *Dicranum leioneuron, D. bonjeanii*, и изредка можно обнаружить у *D. scoparium.* Нами такие побеги обнаруживались у *D. laevidens, D. elongatum*, но довольно редко. Как отмечает Peterson (1979) эти побеги не так эффективны, как флагеллы, представляют собой ни что иное как слегка укороченные стебли с листьями, их не легко отломить, и они не могут рассеиваться очень далеко.

Третий способ вегетативного размножения – посредством ломких верхушек листьев (Рисунок 4.19: 1–2). Ломкие верхушки листьев могут достигать 2 мм в длину, поэтому они не расселяются на большие расстояния, так же, как и ломкие фракции флагелл (Peterson, 1979). Таким образом, эти 3 способа вегетативного размножения имеют большое значение в таксономии видов и их идентификации. Необходимо отметить, что у видов рода *Dicranum*, впрочем, так же как у большинства мхов, вегетативное размножение наблюдается гораздо чаще, чем половое.

Домность

Виды семейства Dicranaceae являются двудомными, при этом с некоторыми различиями в размерах мужских растений и их расположению в пространстве. Первый вариант *двудомности* – андроцеи сидят в пазухах перигониальных листьев на мужских растениях, которые сопоставимы по размерам с женскими (Рисунок 4.20: 1–2), или немного меньше женских. Мужские особи произрастают либо в одной дерновине с женскими растениями, либо образуют однополые дерновины (Рисунок 4.20: 6, 7). Равновеликость мужских и женских особей встречается у *Dicranum flagellare, D. montanum, D. mayrii, D. afoninae, D. flexicaule, D. fuscescens, D. hamulosum, D. elongatum, D. groenlandicum, D. fragilifolium, D. tauricum, D. fulvum* и *D. viride*, видов рода *Paraleucobryum*. Второй вариант двудомности – это формирование *ложнооднодомных* растений, когда «почковидные» андроцеи представляют собой карликовые мужские растения, которые располагаются на ризоидном войлоке женского растения (Рисунок 4.20: 3–5). В основном это виды из секций: *Dicranum, Spuria, Convolutifolia, Carinatifolia.* Происхождение ложноодномности вызывает много вопросов и гипотез (Glime, Bisang, 2017), которые требуют дальнейших исследований. У двух видов *Dicranum* (*D. scoparium, D. bonjeanii*) и, по всей видимости у *Dicranoloma cylindrothecium* встречаются как карликовые, так и обычные мужские растения (Bisang, Ehrlén, 2002; Hedenäs, Bisang, 2004; Glime, Bisang, 2017). К сожалению, нам не довелось зарегистрировать мужские особи обычных размеров у этих видов.



Рисунок 4.20 Женские и мужские растения: *Dicranum baicalense* – 1; *D. polysetum* – 2; *D. septentrionale* – 3; *D. majus* – 4; *D. japonicum* – 5; *D. fuscescens* – 6, 7. Женское растение со спорофитами – 1, 2; мужское карликовое растение на ризоидах женского растения – 3, 4; внутренний перигониальный лист с антеридиями – 5; мужское растение: сухое – 6, влажное –7.

Спорофит

В результате полового размножения у мхов образуется спорофит, который отличается довольно простой организацией у всех мхов и состоит из стопы, ножки и коробочки. Спорофиты не обладают большим количеством морфологических признаков и довольно редко образуются, что ограничивает их широкое использование для целей идентификации видов. Тем не менее, спорофиты значимы для таксономии видов. Длина ножки и стопы спорофита наиболее консервативны у видов семейства Dicranaceae и имеют б. м. одинаковые размеры у всех, т. е. не бывают очень короткими или очень длинными. Несколько более разнообразна морфология коробочки и её составных частей.

У видов рода *Dicranum* в большинстве случаев из перихеция образуется по 1 спорогону (Рисунок 4.1: 1, 3; 4.12: 1), реже по 2–7 (Рисунок 4.20: 2). Закономерно, что из одного архегония в перихеции образуется 1 спорофит, который, в свою очередь, всегда образуется из одной апикальной клетки и, это, вероятнее всего, генетически обусловлено. Как считают Goffinet, Buch и Shaw (2008), когда из перихеция вырастают больше одного спорофита, по-видимому, они образуются из

дополнительных инициальных клеток нижних ветвей и перихеции в этом случае представляют собой уплотненные ветвящиеся системы с редуцированными ветвями. Множественные спорофиты из одного перихеция не так часты и видоспецифичны, например, самые известные примеры – это *D. polysetum* и *D. majus*. Чаще всего со спорофитами встречаются *D. fuscescens, D. polysetum, D. undulatum, D. groenlandicum, D. afoninae* и др. Очень редко коробочки были отмечены у *D. angustum, D. bonjeanii, D. schljakovii, D. brevifolium, D. septentrionale*.

Коробочка у всех видов стегокарпная, т.е. с отпадающей крышечкой. Различия у видов *Dicranum* наблюдаются в форме коробочки: прямая (Рисунок 4.21: 4, 5) или согнутая (Рисунок 4.21: 1–3); гладкая (Рисунок 4.21: 3, 4), слегка морщинистая (Рисунок 4.21: 5), или продольно бороздчатая (Рисунок 4.21: 1, 2). У *Dicranoloma cylindrothecium* коробочка прямая цилиндрическая, у видов рода *Paraleucobryum* коробочки от прямых, до слегка согнутых.

Известно, что прямостоячие и радиально-симметричные коробочки распространены среди эпифитных или эпилитных линий в различных семействах Hypnales (Buck et al., 2000; Huttunen et al., 2004; Hedenäs, 2012) и считается, что такие коробочки довольно редки среди напочвенных мхов. Переход от согнутых коробочек к прямым, по-видимому, связан со сдвигом к эпифитизму (Buck et al., 2000). Прямые коробочки со слабо орнаментированными зубцами перистома у *Dicranum ignatovii* (Рисунок 3.21; 3.22), возможно, действительно являются следствием эпифитности. Но у другого эпифита – *D. viride,* имеющего прямые коробочки, перистом по литературным данным (Peterson, 1979) продольно бороздчатый и этот факт противоречит предположению Buck et al. (2000). Кроме того, можно привести и другие факты того, что в роде *Dicranum* имеются виды с прямыми коробочками, которые не являются эпифитами, растут на гнилой древесине, часто встречаются в основании стволов деревьев, иногда на камнях (*D. afoninae, D. flagellare, D. fulvum, D. hakkodense, D. mayrii, D. montanum, D. tauricum*), а некоторые растут на почве (*D. groenlandicum, D. orthophyllum*). Возможно, в случае с видами рода *Dicranum* прямая коробочка не однозначно связана с эпифитизмом.

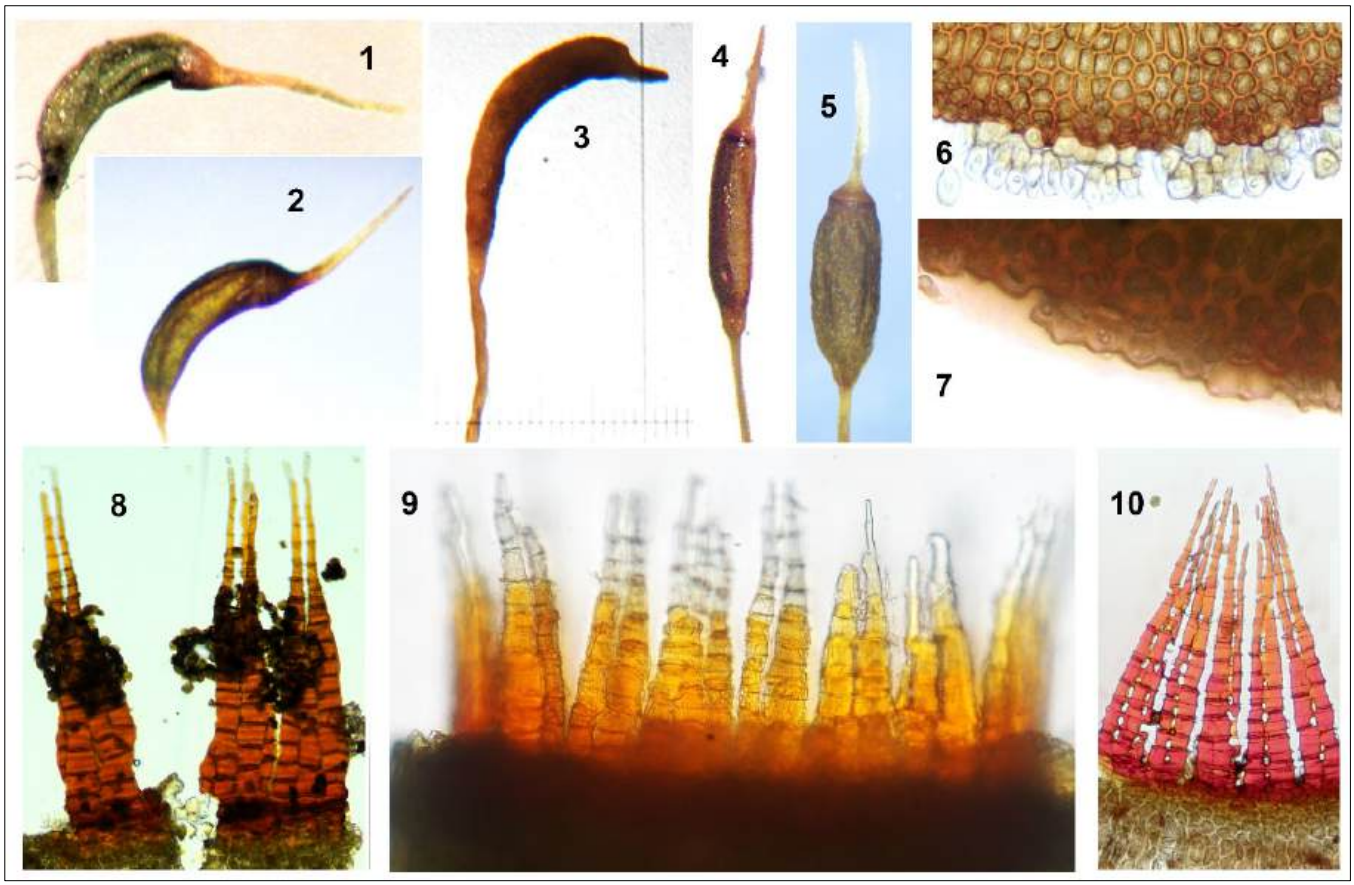


Рисунок 4.21 Фото *Dicranum acutifolium* – 1; *D. fragilifolium* – 2; *D. baicalense* – 3; *D. flagellare* – 4; *D. hakkodense* – 5; *D. afoninae* – 6, 10; *D. bonjeanii* – 7; *D. fuscescens* – 8; *D. ignatovii* – 9. Коробочка – 1–5; колечко – 6, 7; перистом – 8–10.

Форма коробочки у видов рода *Dicranum* может немного варьировать, так, например, для *D. hamulosum* при описании вида была указана прямая цилиндрическая коробочка. Однако, нами выявлено, что у образцов, объединившихся в группу *D. hamulosum*, в результате молекулярно-генетического анализа, коробочка часто может быть не совсем симметричной, слегка согнутой. Возможно, это связано с этапами развития коробочки и в начальный период развития коробочка у них прямая цилиндрическая. Таким образом, коробочки у растений, собранных в этот период, сохраняют такую форму. Но по мере созревания (или возможно из-за экологических условий, таких как сухость или чрезмерное увлажнение), коробочка теряет первоначальную цилиндрическую форму и приобретает небольшую асимметрию, о чем писал Takaki (1964). С другой стороны, возможно, внутри данного вида скрывается еще один таксон.

Перистом видов семейства Dicranaceae простой, состоит из экзостома с хорошо развитыми 16 зубцами, расщепленными до половины или чуть ниже на 2 неравные доли, от б. м. прозрачных или желтоватых до красных, папиллозными в верхней половине и поперечно-исчерченными в нижней половине в большинстве случаев (Рисунок 4.21: 8). Такие признаки перистома считаются типичными для семейства в целом (*Paraleucobryum*, *Dicranoloma cylindrothecium* и большинство видов *Dicranum*), или, редко, зубцы перистома гладкие (*Dicranum laevidens,* частично *D. afoninae* (Рисунок 4.21: 10)*, D. ignatovii* (Рисунок 3.22; 4.21: 9)). У *D. laevidens*, по всей видимости, этот признак сохраняется, хотя спорогоны у этого вида встречаются довольно редко и образцы со спорофитами мы нашли всего 2 раза. Во всяком случае, на изученном нами материале зубцы перистома гладкие. Гладкость же зубцов перистома довольно вариабельна у *D. afoninae*, как было написано выше, зубцы перистома этого вида могут быть в разной степени продольно исчерченными.

Колечко наблюдается у стегокарпных мхов и располагается оно между краем урночки и крышечкой коробочки; его функция – обеспечение открытия коробочки по мере её созревания. У видов рода *Dicranum* колечко бывает 1 или 1–2(3)-рядное, фрагментарно отпадающее, либо не отпадающее, нами установлено что стенки клеток колечка могут быть тонкими (Рисунок 4.21: 7) или утолщенными (Рисунок 4.21: 6); после открытия коробочки колечко обычно частично остается по краю крышечки или устья коробочки (Рисунок 4.21: 6, 7). Эта характеристика видов рода не связана с разделением на секции и в одной секции могут быть виды как с толстостенным, так и тонкостенным колечком. Колечко у видов *Paraleucobryum* с толстостенными клетками, у *Dicranoloma cylindrothecium* колечко не изучено.

Споры от слабо до б. м. сильно папиллозных. Поскольку нет особых различий ни в размерах, ни в степени папиллозности и более того, зрелые споры обнаруживаются достаточно редко, обычно признаки спор не используются для идентификации видов. Признаки *колпачка* однотипны – клобуковидный, голый у всех видов.

Для каждого конкретного вида диагностическое значение того или иного признака различно. Признаки, используемые в характеристике каждого из видов рода *Dicranum*, представлены в табличной форме (Таблица 4.1).

4.2 Таксономическая значимость морфометрических признаков

Ранее считали, что размер клеток у видов рода *Dicranum* либо слишком изменчив, либо слишком одинаков у разных видов, которые сложно различить, чтобы использовать этот признак для их идентификации (Hedenäs, Bisang, 2004). Амплитуда вариабельности морфометрических признаков принималась широко и считалось, что она сильно зависит от условий прорастания. Это особенно актуально для родов с полиморфными видами. Поэтому морфометрические показатели не всегда использовались при определении видов, кроме крайних случаев, например, указывалось, что клетки длинные или короткие, без уточнения диапазона количественных показателей. Иногда при характеристике клеток ограничивались только таким показателем как соотношение длины и ширины клеток – больше или меньше трех к одному (Peterson, 1979).

Применение интегративного подхода к исследованию рода *Dicranum*, помогло нам более четко определить значимость такого морфологического признака как размеры клеток, который в дополнение к другим признакам может способствовать правильной идентификации видов. Нами установлено, что форма и размеры клеток в верхней части листа, могут позволить более четко дифференцировать *Dicranum pacificum* и *D. hakkodense.* Так у первого вида клетки короткие, квадратные, 8–13 μm дл., тогда как у второго вида клетки коротко прямоугольные, 12–24 μm дл. Также размеры клеток средней части листа *D. septentrionale* позволяют отличить его от близкого вида *D. brevifolium*: у первого вида удлиненные клетки (11–)16.5–31(–52) μm, в то время как у второго они укороченные до коротко прямоугольных (6–)10–18(–28) μm. При этом максимальные значения клеток у этих видов различаются почти в два раза (Tubanova et al., 2010; Тубанова, Игнатова, 2025).

Таблица 4.1 – Анатомо-морфологические признаки, используемые в систематике видов рода *Dicranum*

Секции и виды	**Коды признаков** (расшифровка кодов дана в Примечании)																		
I *Dicranum*	**01**	**02**	**03**	**04**	**05**	**06**	**07**	**08**	**09**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**17**	**19**
baicalense	2	3	5	1	2	4	3	3	1	3	1	2	2	1	2	0	1	3	2
bonjeanii	2	3	2	4	3	3	3	2	1	3	1	2	2	1	1	3	1	2	2
japonicum	2	3	6	1	3	6	3	4	1	3	1	3	2	1	3	0	1	2	2
leioneuron	1	3	2	2	3	2	3	2	1	3	1	2	2	1	0	3	1	2	0
lorifolium	2	3	5	3	2	4	3	3	1	3	1	2	1	1	2	0	1	1	2
majus	2	3	5	3	3	4	3	3	2	3	1	3	2	3	2	0	1	1	2
nipponense	2	3	5	1	2	4	3	3	1	3	1	2	2	1	2	0	3	3	2
orthophyllum	2	3	1	1	2	6	3	4	1	3	1	2	2	1	3	0	2	3	0
polysetum	2	3	6	1	3	5	3	4	1	3	1	3	2	1	3	0	1	2	2
scoparium	2	3	5	1	2	5	3	2	1	3	1	2	2	1	3	0	1	2	2
transsylvanicum	2	3	5	3	2	4	3	4	3	3	1	2	2	1	0	0	0	0	0
II *Orthocarpa*	**01**	**02**	**03**	**04**	**05**	**06**	**07**	**08**	**09**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**
afoninae	1	2	4	2	2	4	3	2	1	1	2	1	1	1	3	1	2	1	1
flagellare	2	2	5	2	1	4	3	3	1	2	1	1	2	1	1	1	2	2	1
mayrii	2	2	4	2	1	6	3	3	1	1	2	1	1	2	1	1	2	3	1
montanum	1	2	4	2	1	6	3	3	1	1	2	1	1	1	2	1	2	2	1
III *Spuria*	**01**	**02**	**03**	**04**	**05**	**06**	**07**	**08**	**09**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**
spurium	2	2	1	2	2	1	1	3	1	1	1	2	3	1	1	0	1	2	2
undulatum	2	2	1	1	2	7	2	3	1	2	1	2	2	1	1	0	1	2	1
IV *Elongata*	**01**	**02**	**03**	**04**	**05**	**06**	**07**	**08**	**09**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**
angustum	1	3	2	2	2	4	3	2	1	3	1	2	1	1	3	0	1	1	1
elongatum	2	1	1	2	1	6	3	2	1	2	1	1	2	1	3	0	1	2	1
fragilifolium	1	1	1	2	1	6	3	1	1	2	1	1	1	1	3	2	1	2	1
groenlandicum	2	1	1	2	2	5	3	1	1	3	1	2	2	1	2	0	2	2	1

laevidens	2	3	3	2	3	3	3	1	1	3	1	2	2	1	3	3	1	2	1
pacificum	1	2	3	2	1	6	3	3	1	1	2	1	1	1	0	2	0	0	0
setifolium	2	3	2	2	2	4	3	2	1	3	1	1	2	1	0	0	1	3	0
tauricum	1	2	2	2	1	6	3	2	1	2	1	1	1	1	4	2	2	2	2
V *Fuscescentiformis*	**01**	**02**	**03**	**04**	**05**	**06**	**07**	**08**	**09**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**
flexicaule	2	3	5	1	2	4	1	4	2	2	1	2	1	1	2	0	1	2	1
fuscescens	2	2	5	1	2	6	3	4	2	1	1	2	1	1	2	0	1	2	1
hamulosum	2	2	2	1	2	6	3	4	2	2	1	1	1	1	3	0	2	2	1
VI *Convolutifolia*	**01**	**02**	**03**	**04**	**05**	**06**	**07**	**08**	**09**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**
drummondii	2	3	5	2	3	5	3	3	1	1	2	3	3	2	2	0	1	2	1
muehlenbeckii	2	1	4	2	1	4	3	3	1	1	1	2	1	2	3	0	1	2	1
schljakovii	2	2	2	2	2	4	3	3	1	2	1	2	2	2	3	0	1	2	1
spadiceum	2	2	2	2	3	4	3	3	1	2	1	2	2	2	3	0	1	2	1
VII *Crassinervia*	**01**	**02**	**03**	**04**	**05**	**06**	**07**	**08**	**09**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**
fulvum	1	3	4	2	1	3	3	3	3	2	1	1	4	2	0	2	2	2	0
hakkodense	1	2	2	2	1	6	3	3	3	2	1	1	4	2	3	2	2	3	2
viride	1	3	4	2	1	6	3	3	3	2	1	1	4	2	0	2	2	1	0
VIII *Carinatifolia*	**01**	**02**	**03**	**04**	**05**	**06**	**07**	**08**	**09**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**
acutifolium	2	2	3	1	2	4	1	2	1	2	1	2	2	1	2	0	1	1	2
bardunovii	2	3	2	1	2	4	3	3	1	2	1	2	3	1	1	0	1	2	1
brevifolium	2	2	4	1	1	4	1	3	3	1	2	2	4	1	2	0	1	2	1
caesium	2	3	5	1	1	7	3	3	1	1	1	3	1	2	0	0	3	2	0
dispersum	2	3	4	1	2	7	3	3	3	2	1	2	3	2	2	0	1	2	1
ignatovii	1	2	2	1	2	4	2	3	1	1	2	2	2	1	3	1	2	3	1
septentrionale	2	2	4	1	1	4	1	2	2	2	1	2	4	1	2	0	1	2	1

Примечание: признаки, используемые в систематике видов рода *Dicranum* (если вид вариабелен по признаку и перекрывается по количественному значению, то указывается наиболее широкий диапазон морфометрических данных или наиболее часто встречающийся признак. Например, в коде **05** «отношение ширины жилки к ширине листа» – у *Dicranum drummondii* (1/8–1/15) указывается цифра 3, поскольку у этого вида оно описывается более широким диапазоном этого значения в 1/10–1/20, чем 1/6–1/9. Или, в коде **15** «верхушка внутреннего

перихециального листа» – у *Dicranum bardunovii* указывается цифра 1, поскольку верхушка чаще бывает выемчатой, реже неравномерно туповатой.
01: растения: 1–3 см – 1; 4–10 см – 2; 11–15(–20) см – 3;
02: дерновинки: плотные – 1; густые или б. м. плотные – 2; рыхлые – 3;
03: листья в сухом состоянии: б. м. прилегающие – 1; прямоотстоящие извилистые – 2; прямоотстоящие прямые – 3; курчавые – 4; односторонние серповидно-согнутые – 5; оттопыренные – 6;
04: листья на поперечном срезе в верхней части: килеватые – 1; трубчатые – 2; желобчатые – 3; нечеткие, имеющие переходные формы, частично килеватые или б. м. округлые – 4;
05: отношение ширины жилки к ширине листа: 1/3–1/5 – 1; 1/6 –1/9 – 2; 1/10–1/20 – 3;
06: форма основания листа: широко обратнояйцевидные – 1; обратнояйцевидные – 2; яйцевидные – 3 яйцевидно-ланцетные – 4; широколанцетные – 5; ланцетные – 6; продолговато-ланцетные – 7;
07: края листа в верхней части: б. м. резко загнутые – 1, отогнутые – 2, плоские – 3;
08: края листа в верхней половине: цельные – 1; цельные или пильчатые – 2; пильчатые – 3; пильчатые с крупными зубцами, иногда в 2 ряда – 4;
09: пластинка листа: 1-слойная, очень редко местами 2-слойная – 1; 2-слойная только по краю листа или субмаргинальные клетки – 2; 2-слойная местами – 3;
10: клетки верхней части: изодиаметрические, поперечно-прямоугольные, квадратные – 1; короткие до слегка удлиненных – 2, удлиненные – 3;
11: клетки средней части листа: удлиненные – 1; укороченные – 2;
12: клетки углов основания листа: 1(2)-слойные – 1; (1)2-слойные – 2; 2–4-слойные – 3;
13: утолщения стенок клетки в верхней части листа: тонкостенные до слегка утолщенных – 1; утолщенные – 2; проратные – 3, балджинги – 4;
14: вентральный эпидермис (поперечный срез жилки): нет – 1; имеется (иногда фрагментарный) – 2; имеется у не типовой разновидности – 3.;
15: верхушка внутреннего перихециального листа: не изучен – 0; выемчатая – 1; тупая или туповатая – 2; широко заостренная, со сходящимися под прямым углом сторонами – 3; б. м. узко заостренная – 4;
16: вегетативное размножение: специализированные органы отсутствуют – 0; выводковые флагеллы – 1; ломкие листья – 2; ломкие верхушече побеги – 3;
17: коробочка: нет информации – 0; согнутая – 1; прямая цилиндрическая – 2; прямая в начале развития, слегка согнутая по мере созревания – 3;
18: поверхность коробочки: нет информации – 0; сухая слабо морщинистая – 1; слабо ребристая или бороздчатая – 2; гладкая – 3;
19: клетки колечка: не изучены – 0; толстостенные – 1; тонкостенные – 2.

Меньший размер листьев и субтильный внешний вид *Dicranum schljakovii* является одним из ценных морфологических признаков с таксономической точки зрения, позволяющий отличить его от более крупных растений *D. spadiceum*, имеющих более крупные листья (Ignatova et al., 2015).

Не менее важным оказался признак отношения ширины жилки к ширине листа в основании у двух близких видов: *D. groenlandicum* и *D. elongatum* 1/10–1/5 против 1/5–1/3 соответственно (Tubanova et al., 2016).

Одним из хороших диагностических признаков у *D. montanum*, помимо наличия выводковых флагелл (особенно в случае их отсутствия), являются очень узкие листья, в основании достигающие только 0.2–0.4 мм ширины (Тубанова, Игнатова, 2025).

Необходимо отметить, что в систематику отдельных групп действительно включаются не только новые признаки, но и по-другому рассматривается ценность существовавших ранее признаков (Камелин, 2004). К тому же общеизвестно, что число признаков, используемых в систематике, непрерывно растет. Для уверенной идентификации видов семейства Dicranaceae, необходимо всегда проводить точные измерения важных морфометрических признаков растений и естественно учитывать совокупность всех признаков в их взаимосвязи.

Таким образом, нами установлены дополнительные анатомо-морфологические и морфометрические признаки, которые имеют важное таксономическое значение в систематике семейства Dicranaceae, используются в ключах для определения и позволяют более точно детерминировать виды, распространенные на территории России. Установлено, что важное значение имеет форма клеток пластинки листа, форма верхушки внутреннего перихециального листа, толщина стенок клеток колечка, различия в строении специализированных органов вегетативного размножения (флагелл), наличие сопроводителей по обе стороны от указателей на поперечном срезе жилки листа.

ГЛАВА 5. СИСТЕМАТИКА И ТАКСОНОМИЯ СЕМЕЙСТВА DICRANACEAE В БРИОФЛОРЕ РОССИИ

5.1 Характеристика семейства Dicranaceae

Растения от мелких до крупных, в рыхлых или густых до очень плотных дерновинках, от беловато-, желтовато- или светло-зеленых до темно-зеленых, буровато-, черновато-зеленых. *Стебли** прямостоячие, простые или ветвящиеся, в сечении округлые, редко треугольные, с центральным пучком, от слабо до густо войлочных, ризоидный войлок беловатого, желтоватого, рыжеватого или коричневатого цвета. *Листья* многорядные, прямо отстоящие, прямые, извилистые, часто односторонне серповидно согнутые, сухие не измененные, либо скручивающиеся или курчавые, не ломкие или ломкие, из овального, яйцевидного, обратнояйцевидного или ланцетного основания постепенно длинно заостренные или резко сужающиеся, трубчатые, килеватые или желобчатые; *края листьев* гладкие или пильчатые, 1–2-слойные, редко с каймой из 1(2) рядов очень узких и длинных клеток; *пластинки листьев* гладкие или шероховатые из-за мамиллозно выступающих верхушек клеток в верхней части листа или правильно утолщенных продольных стенок клеток, обычно на всем протяжении листа 1-слойные или местами 2-слойные, реже 2-слойные ближе к верхушке листа, плоские или поперечно волнистые в верхней части, редко с продольной складкой в нижней половине листа, в разной степени загнутые вовнутрь, выше середины и ближе к краю плоские, загнутые или отогнутые; *жилки листьев* гладкие или шероховатые, от узких до очень широких, на поперечном срезе с однородными, б. м. слабо дифференцированными клетками, либо, чаще, со стереидами или субстереидами, с 1–2 рядами указателей, с дифференцированным или не дифференцированным вентральным и дорсальным эпидермисом, с продольными пластиночками на дорсальной стороне или без них; *клетки в верхней* части листа

* здесь и далее курсивом выделены те элементы анатомо-морфологического строения, которые далее используются в качестве «опорных» при характеристике видов.

неправильные или б. м. правильные, поперечно прямоугольные, квадратные, изодиаметрические, коротко или длинно прямоугольные, с тонкими или утолщенными стенками, с порами или без пор, гладкие или неправильно и нерегулярно мамиллозные или с выступающими верхними углами; *клетки в основании* листа от коротко до удлиненно прямоугольных, с тонкими или утолщенными стенками, с порами или без пор, постепенно укорачивающиеся или резко переходящие в короткие клетки середины листа; *клетки углов основания* листа всегда дифференцированы, крупные, квадратные или коротко прямоугольные, 1–2(4)-слойные, прозрачные, но обычно темно окрашенные, доходящие или не доходящие до жилки, тонкостенные или толстостенные; клетки с тонкими, прозрачными, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются в большом количестве, или их мало или они отсутствуют. *Вегетативное размножение* посредством слабо или сильно разветвленных выводковых веточек (флагелл) с листочками, отламывающимися с пенечком или без него, либо с помощью ломких верхушек листьев или стебля, или специализированные органы вегетативного размножения отсутствуют. *Двудомные,* с мужскими растениями почти такими же крупными, как женские растения или *ложнооднодомные,* с карликовыми мужскими растениями, сидящими на ризоидах более крупных женских растений, либо *двудомные* и *ложнооднодомные. Спорофиты* редко или часто, по 1, 1–2 или по 2–7 из перихеция. *Внутренние перихециальные листья* из высоко влагалищного обратно-яйцевидного, овального или прямоугольного основания с короткой или длинно выбегающей жилкой, равномерно суженной или слегка расширенной кверху, на верхушке: 1) выемчатые (б. м. резко суженные вовнутрь), или 2) туповатые (стороны листа сходятся под углом до 180°), или 3) широко заостренные (сходящиеся стороны образуют б. м. прямой угол, около ±90°), или 4) б. м. постепенно заостренные (стороны листа сходятся под углом около 45–70°), резко суженные или реже б. м. постепенно суженные в узкое длинное или короткое острие, выполненное пластинкой листа, или с жилкой и пластинкой листа, или только жилкой, с гладкими или б. м. пильчатыми краями. *Ножки* коробочек длинные, светло-желтые или красноватые.

Коробочки стегокарпные, согнутые равномерно или с б. м. выпуклой спинкой или прямые, цилиндрические; ребристые или гладкие, или слегка морщинистые, от светлых до темно-коричневых. *Крышечка* с длинным клювиком. *Колечко* 1–2(3)-рядное, отпадающее, фрагментарно отпадающее или не отпадающее, клетки с утолщенными или тонкими стенками. *Перистом* простой, из хорошо развитых 16 зубцов, расщепленных до половины или чуть ниже на 2 неравные доли, от прозрачных до красных, папиллозных в верхней половине, красных и поперечно исчерченных в нижней половине, или б. м. гладких по всей длине (*Dicranum laevidens, частично D. afoninae* и *D. ignatovii*). *Споры* от слабо до б. м. сильно папиллозных. *Колпачок* клобуковидный, голый.

Представители Dicranaceae характеризуются увеличенными 1–2(4)-слойными клетками углов основания листа, тонкостенными ломкими бесцветными клеткам (за редким исключением) между углами основания листа и жилкой и б. м. гладкими (обычно без четких и многочисленных папилл) клетками листа.

Dicranaceae – большое семейство, которое изначально включало от 45 до 57 родов и от 900 до 1040 видов, в зависимости от принятой концепции. Впоследствии молекулярно-филогенетические исследования выявили его полифилетичность (La Farge et al., 2002; и др.). В данное время семейство включает от 23 до 25 родов и около 400 видов, из них в России представлены 3 рода, из них самый крупный *Dicranum*. Преимущественно напочвенные виды и эпиксилы, реже эпилиты и эпифиты.

5.2 Ключ для определения родов Dicranaceae

1. Растения средних размеров, с беловатым блеском; жилка очень широкая 1/5–9/10 ширины листа, на срезе без стереид и указателей ……... ……. *Paraleucobryum*

— Растения от мелких до крупных, не блестящие либо с желтоватым или зеленоватым блеском; жилка 1/20–1/3 ширины листа, на поперечном срезе обычно с указателями и стереидами, редко со слабо дифференцированными

клетками …… **2**

2. Жилка узкая, 1/20 ширины листа, на срезе с 1 рядом указателей, очень слабыми вентральным и дорсальным стереидными пучками из нескольких клеток или без стереидных пучков; края листа в нижней половине с каймой из длинных и узких клеток в 1(2) ряда ..…… *Dicranoloma cylindrothecium*

— Жилка б. м. широкая, 1/12(–20)–1/3 ширины листа, на срезе обычно с 1 или, редко, с 2 рядами указателей, с вентральным и дорсальным стереидными пучками, в особенности в нижней части листа, либо со субстереидами; края листа без каймы, если по краю имеются узкие клетки, то они постепенно сужаются от жилки к краю листа …… *Dicranum*

5.3 Характеристика *Dicranoloma cylindrothecium*

Растения средних размеров, в рыхлых или б. м. густых дерновинках, зеленые до зеленовато-буроватых, б. м. блестящие. *Стебель* густо облиственный, б. м. войлочный. *Листья* прямо или далеко отстоящие, иногда односторонне серповидно согнутые, слегка извилистые, сухие мало изменяющиеся, из ланцетного основания постепенно длинно заостренные, вверху килеватые или желобчатые, иногда с обломанными верхушками; *края* листа плоские, остро пильчатые в верхней части, в нижней половине со слабой каймой из удлиненных и более узких клеток в 1(2) ряда; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая; *жилка* узкая, на дорсальной стороне шероховатая, обычно оканчивающаяся в верхушке листа, на срезе с 1 рядом указателей из 2–4 клеток, очень слабыми вентральным и дорсальным стереидными пучками из нескольких клеток или без стереид, с дорсальным эпидермисом, без вентрального эпидермиса; *клетки* верхней части листа удлиненные с вкраплениями изодиаметрических коротких ближе к краю, со слегка утолщенными, слабо пористыми стенками; клетки основания листа от прямоугольных до линейных, умеренно толстостенные, пористые; клетки углов основания 1-слойные, крупные, квадратные и прямоугольные, буроватые, не доходящие до жилки; клетки между жилкой и клетками углов основания бурые, б.

м. толстостенные, не ломкие. *Двудомный* и *ложнооднодомный*. *Спорофиты* по 1–2 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* из б. м. высоковлагалищного эллиптического основания, с очень тонкой и выбегающей или неясной жилкой, на верхушке б. м. постепенно суженный в короткое слабо зубчатое острие. *Ножка* длинная, прямая, желтовато-буроватая. *Коробочка* прямая, цилиндрическая, сухая б. м. гладкая, прямостоячая. *Крышечка* с длинным клювиком. *Колечко* 1-рядное. *Зубцы перистома* типичные для семейства, расщепленные, продольно исчерченные на дорсальной стороне. *Споры* мелкие, папиллозные.

Тип рода – *Dicranoloma platyloma* (Besch.) Renauld. Род включает около 40 видов в мире по Klazenga (2003); по данным сайта BryophyteNomenclator видов гораздо больше – около 70, распространенных большей частью в тропических регионах мира, где они являются важным компонентом в растительных сообществах с доминированием мхов. В Южном полушарии виды *Dicranoloma* доходят почти до 45°, в Северном полушарии очень редко заходят выше 44°. Самая северная точка местонахождений видов рода – это *Dicranoloma menziesii* на острове Гариниш (Ирландия, 51° с. ш.). Ревизию *Dicranoloma* для Австралии и Новой Зеландии провел N. Klazenga (2003). В России 1 вид. Название от *Dicranum* и λῶμα, λώματος – кайма (греч.), в связи со сходством со многими видами *Dicranum* и окаймленными листьями.

5.3.1 ***Dicranoloma cylindrothecium*** (Mitt.) Sakurai, Bot. Mag. Tokyo. 65. 256. 1952 — *Dicranum cylindrothecium* Mitt., Trans. Linn. Soc. London, Bot., 3. 157. 1891. — *Dicranoloma subcylindrothecium* Broth., Ann. Bryol. 1. 17. 1928. — **Дикранолома цилиндрическая.** Рисунки **5.1,** 4.7: 17, 4.20: 4. Приложения А; Б; В: Рисунок В.1; Г: Карта Г.1.

Стебель до 5 см дл. *Листья* (3.5–)4–6(–7.5)×0.5–0.7 мм; *жилка* слабая, 30–40 μm шир., занимает около 1/20 ширины листа; *клетки в верхней части* листа (20–)25–58(–70)×(7–)9–11.5(–13) μm; *клетки в основания* листа (43–)55–85(–108)×(8–)11–14.5(–17) μm. *Ножка* 1.5–2 см дл. *Коробочка* 2–2.5 мм дл. *Колечко* 1-рядное. *Споры* 14–18 μm.

Описан из Японии. Вид распространен в Японии, Корее и Китае, по данным GBIF имеются местонахождения на островах Юго-Восточной Азии; в России известен из нескольких местонахождений в южной части Дальнего Востока: в Приморском крае (гора Пидан, Беневские водопады, Лазо). Растет на замшелых глыбах в смешанных лесах.

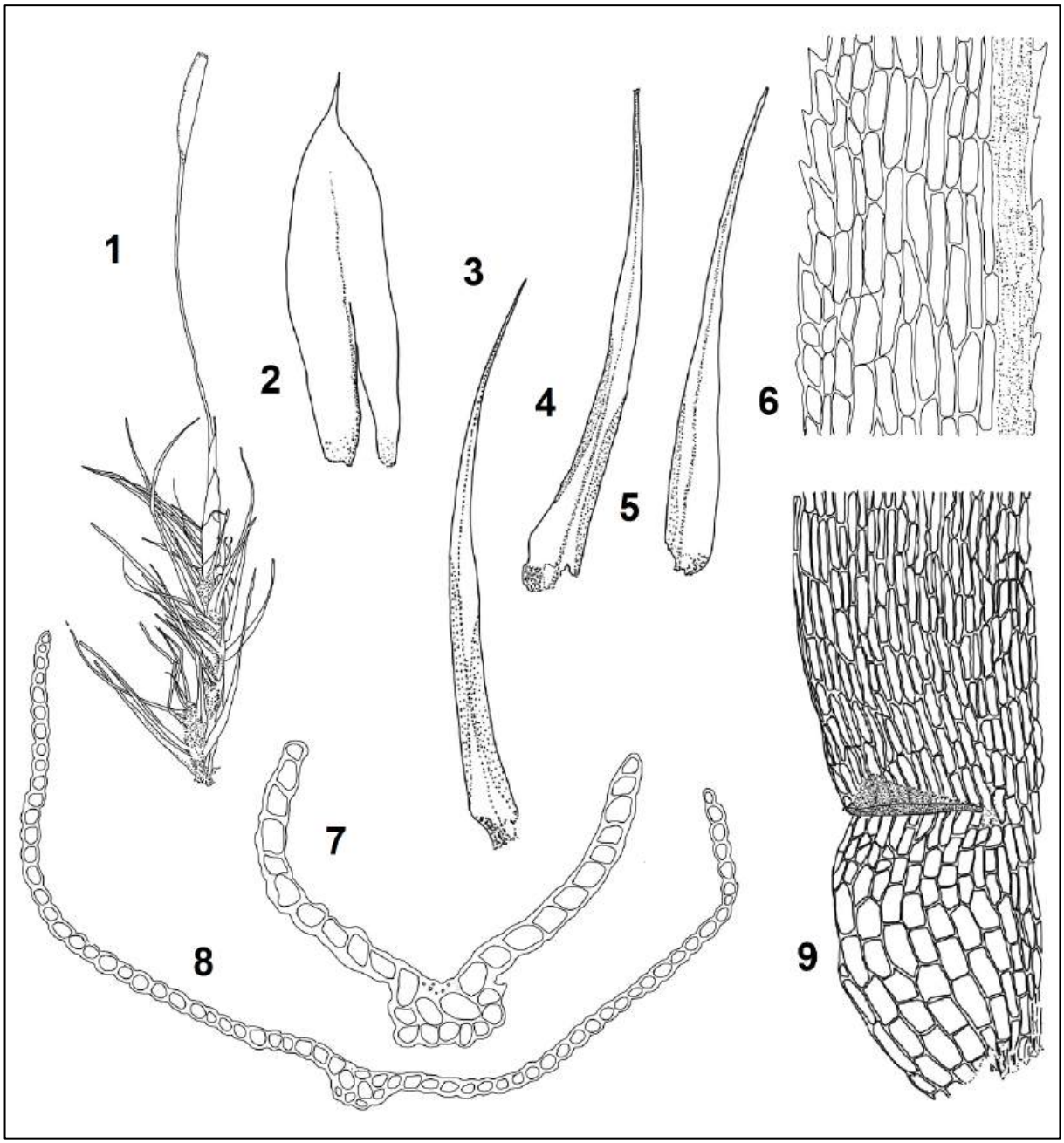


Рисунок 5.1 *Dicranoloma cylindrothecium*: влажное растение – 1; внутренний перихециальный лист – 2; листья – 3–6; клетки верхней части листа – 6; срез верхней части листа – 7; поперечный срез основания листа – 8; клетки основания листа – 9.

Вид внешне напоминает виды из рода *Dicranum*, но отличается очень узкой жилкой, прямой цилиндрической коробочкой, листьями с узкой каймой из узких и

длинных клеток в основании и увеличенными клетками углов основания, которые характерно выпирают в основании листа. По молекулярно-генетическим данным *Dicranoloma cylindrothecium* довольно близка к *Braunfelsia dicranoides* (Рисунок 3.6), что предварительно подтверждается анатомо-морфологическими признаками последнего вида на изображениях в работе Norris, Koponen (1990). Для выяснения родства этих видов необходимы дальнейшие исследования.

5.4. Характеристика рода *Paraleucobryum* (Lindb. ex Limpr.) Péterfi

Растения средних размеров до б. м. крупных, в густых подушковидных дерновинках, беловато- или темно-зеленые, блестящие. *Листья* прямо отстоящие или односторонне серповидно согнутые, из продолговато-яйцевидного или ланцетного основания постепенно длинно желобчато-шиловидные, сухие и влажные б. м. одинаковые; *пластинка* 1-слойная, узкая, доходит до 5/6–1/6 длины листа, в основании листа из (3)10–15(25) рядов клеток между краем и жилкой; *края* сильно пильчатые или почти цельные; *жилка* сильная, составляет 1/5–9/10 ширины листа, выполняет верхушку, 3–4(5)-слойная, на поперечном срезе без стереид, богатые хлоропластами клетки (хлороцисты) располагаются в среднем слое среди крупных или мелких клеток с тонкими или утолщенными стенками, гиалиновых клеток (гиалоцисты) без хлоропластов или с немногими хлоропластами; *клетки* верхней части листа продолговато ромбические, удлиненные, не пористые; клетки основания листа удлиненно прямоугольные, без пор или пористые, с тонкими или утолщенными стенками; клетки углов основания 1–2-слойные, крупные, бурые или бесцветные, образующие хорошо отграниченную группу; клетки с тонкими, ломкими стенками между жилкой и клетками углов основания присутствуют в небольшом количестве или отсутствуют. *Двудомные. Спорофиты* не часто, по 1 из перихеция. *Внутренние перихециальные листья* из высоковлагалищного овального или обратнояйцевидного основания, с длинной жилкой равномерной ширины или немного расширяющейся в верхней части, на верхушке туповатые или б. м. широко заостренные или б. м. постепенно заостренные, резко суженные в длинное или

короткое острие, образованное выбегающей жилкой и пластинкой, или только жилкой. *Коробочка* прямостоячая, прямая или слегка согнутая, в сухом состоянии гладкая или слабо бороздчатая. *Крышечка* с длинным клювиком. *Колечко* 1–2-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Перистом* типичный для семейства, зубцы перистома расщепленные, продольно исчерченные на дорсальной стороне. *Споры* умеренно крупные.

Тип рода – *Paraleucobryum enerve* (Thed.) Loeske. Род включает от 3 до 5 видов, имеющих в основном голарктическое распространение; *P. enerve* указывается также в горах Мексики и Южной Америки. Название от παρά – около (греч.), *Leucobryum* – название рода мхов, с которым прослеживается сходство в строении жилки.

5.4.1 Ключ для определения видов рода *Paraleucobryum*

1. Листья прямые или слабо односторонне согнутые, б. м. широкие, с отношением длины к ширине 5–6:1, с б. м. коротким шиловидным кончиком, только на притупленном кончике с немногими мелкими зубчиками; пластинка листа в основании образована 3–7 рядами узких клеток шириной 5–7 μm; жилка на поперечном срезе на дорсальной стороне б. м. гладкая ...…….. 1. *P. enerve*

— Листья односторонне серповидно согнутые, б. м. узкие, с отношением длины к ширине 7–10:1, суженные в очень длинное, тонкое, ясно пильчатое в верхней части или до половины листа шиловидное острие; пластинка листа в основании из 9–25 рядов прямоугольных клеток шириной 10–15(–20) μm; жилка на поперечном срезе на дорсальной стороне шероховатая из-за выступающих углов клеток с утолщенными стенками, особенно в верхней части …… **2**

2. Листья сильно пильчатые до половины листа; пластинка листа доходит до 1/2 его длины, в основании листа из 9–16 рядов клеток с каждой стороны жилки ……. 2. *P. longifolium*

— Листья слабо пильчатые в верхней части листа; пластинка листа доходит до 5/6 его длины, в основании из 20–25 рядов клеток с каждой стороны жилки ……. 3. *P. sauteri*

5.4.2 Конспект видов рода *Paraleucobryum*

5.4.2.1 Секция **I.** ***Paraleucobryum***

Тип секции: *Paraleucobryum enerve* (Thed.) Loeske

Растения беловато-зеленые, сильно шелковисто блестящие. Листья прямые, прямо отстоящие или слабо обращенные в одну сторону, широкие, с отношением длины к ширине 5–6:1, постепенно коротко шиловидные, края листа гладкие или только на туповатом кончике листа с немногими мелкими зубчиками; пластинка листа в основании с обеих сторон от жилки из (3–)7–8 рядов узких клеток шириной 5–7 μm, доходит до 1/6–1/2 длины листа; жилка занимает около 2/3–9/10 ширины листа, на дорсальной стороне б. м. гладкая или слабо шероховатая; в основании листа без ломких клеток между жилкой и клетками углов основания. Внутренний перихециальный лист с б. м. расширяющейся кверху жилкой, резко суженный в короткое или слабо вытянутое острие, образованное жилкой. Коробочка прямая или слабо согнутая, клетки колечка толстостенные.

Включенные виды: *Paraleucobryum enerve* (Thed.) Loeske.

5.4.2.1.1 ***Paraleucobryum enerve*** (Thed.) Loeske, Allg. Bot. Z. Syst. 13: 162. 1907. — *Dicranum enerve* Thed. in Hartm., Handb. Skand. Fl. ed. 5: 393. 1849. — *Dicranum albicans* Bruch & Schimp., Bryol. Eur. 1: 149. 1850. — *Campylopus halli* Lesq., Syn. Fl. Colorado 155. 1874. — **Паралевкобриум безжилковый**. Рисунки **5.2**, 3.7, 4.7: 16, 4.20: 1. Приложения А; Б; В: Рисунок В.2; Г: Карта Г.2.

Растения в густых дерновинках, беловато-зеленые, сильно шелковисто блестящие. *Стебель* 2–10 см дл., слабо или умеренно войлочный. *Листья* жестковатые, прямые, прямо отстоящие или слабо обращенные в одну сторону, (3–)4–6(–7)×0.5–0.8(–1.0) мм, с отношением длины к ширине 5–6:1, из продолговато-

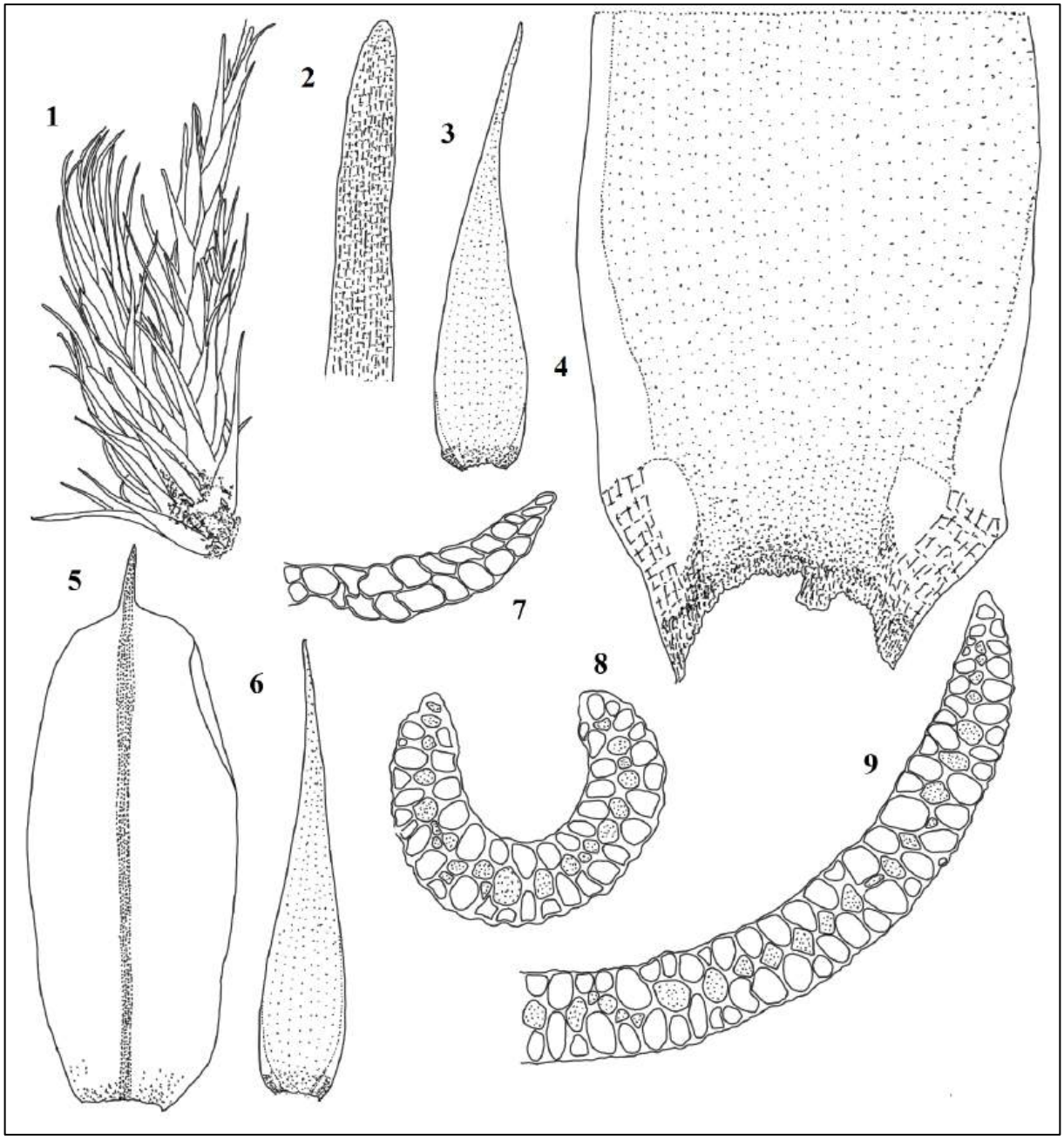


Рисунок 5.2 *Paraleucobryum enerve*: внешний вид (сухое растение) – 1; верхушка листа – 2; листья – 3, 6; основание листа – 4; внутренний перихециальный лист – 5; поперечный срез листа – 7–9.

яйцевидного основания постепенно коротко шиловидные, вверху желобчатые; *края* листа гладкие или только на туповатом кончике листа с немногими мелкими зубчиками; *пластинка* листа в основании с обеих сторон от жилки из (3)7–8 рядов клеток, доходит до 1/6–1/2 длины листа; *жилка* сильная, 480–800(–1000) μm шир., занимает около 2/3–9/10 ширины листа, на вентральной стороне гладкая, без зеленых клеток, заполняющая большую часть листа, на дорсальной стороне

гладкая или слегка шероховатая из-за утолщений в углах клеток; *клетки основания* листа узкие, прямоугольные или линейные, (25–)40–55(–80)×5–7.5(–10) μm, с неравномерно или слабо утолщенными стенками, не пористые или слабо пористые; *клетки углов основания* листа 1–2(3)-слойные, бесцветные или коричневые, с б. м. утолщенными стенками; клетки с тонкими, ломкими стенками между жилкой и клетками углов основания отсутствуют. *Двудомный. Спорофиты* редко, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* из широко овального влагалищного основания, с б. м. расширяющейся кверху жилкой, на верхушке туповатый, резко суженный в короткое или слегка вытянутое острие, образованное жилкой. *Ножка* 0.8–1.5 см дл., желтоватая до красноватой. *Коробочка* 1.5–2 мм прямостоячая, желтоватая или буроватая, б. м. блестящая, гладкая, прямая или слабо согнутая, слегка суженная под устьем. *Колечко* 1–2-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 12–15 μm, желтые, папиллозные.

Описан из Швеции. Известен с запада Северной Америки, из Гренландии, Исландии, Азии, из большинства стран Европы, по данным GBIF приводятся отдельные местонахождения в Центральной и Южной Америке, в России вид спорадически распространен в европейской части, на Кавказе, Урале, в южной Сибири и на Дальнем Востоке. Растет на камнях с мелкоземом и в трещинах скал в горах, обычно на свободных от извести породах, чаще всего выше границы леса, изредка на почве и основаниях стволов деревьев.

По внешнему облику и очень широкой жилке вид довольно близок к видам рода *Leucobryum*, но четко отличается клетками углов основания листа – увеличенными, двуслойными, коричневатыми, как у видов рода *Dicranum*. От других видов рода *Paraleucobryum* отличается беловато-шелковистым блеском, широкими и большей частью прямыми листьями с соотношением длины к ширине 5–6:1, очень широкой жилкой и длинными узкими клетками пластинки листа в основании.

5.4.2.2 Секция **II. *Pseudodicranum*** Tubanova sect. nov. prov.

Тип секции: *Paraleucobryum longifolium* (Ehrh. ex Hedw.) Loeske

Растения зеленые, шелковисто блестящие, листья односторонне серповидно согнутые, б. м. узкие, 7–10(–13):1, суженные в длинное, пильчатое шиловидное острие; пластинка листа в основании из 9–25 рядов прямоугольных клеток 10–15(–20) μm шириной; жилка на дорсальной стороне шероховатая, занимает около 1/2–2/3 ширины листа; в основании листа ломкие клетки немногочисленные или отсутствуют между жилкой и клетками углов основания. Внутренний перихециальный лист с длинной сильной постепенно суженной жилкой, резко суженный в длинное острие, образованное жилкой. Коробочка прямая цилиндрическая, клетки колечка тонкостенные.

Включенные виды: *Paraleucobryum longifolium* (Ehrh. ex Hedw.) Loeske, *Paraleucobryum sauteri* (Bruch, Schimp & W. Gümbel) Loeske.

5.4.2.2.1 ***Paraleucobryum longifolium*** (Ehrh. ex Hedw.) Loeske, Allg. Bot. Z. Syst. 13. 162. 1907. — *Dicranum longifolium* Ehrh. ex Hedw., Sp. Musc. Frond. 130. 1801. — *Bryum longifolium* (Ehrh. ex Hedw.) Dicks., Fasc. Pl. Crypt. Brit. 4. 29. 1801. — *Dicranodontium longifolium* (Ehrh. ex Hedw.) James, Bull. Torrey Bot. Club. 6. 344. 1879. — **Паралевкобриум длиннолистный**. Рисунки **5.3,** 3.7, 4.1: 3, 4.4, 4.6: 8, 4.7: 15, 4.20: 2. Приложения А; Б; В: Рисунок В.3; Г: Карта Г.3.

Растения среднего размера до б. м. крупных, образуют густые дерновинки, зеленые, шелковисто блестящие. *Стебель* 2–4 см дл., слабо или б. м. плотно войлочный. *Листья* односторонне серповидно согнутые, (3.5–)5–7(–8.5)×0.5–0.7(–1) мм, с отношением длины к ширине 7–10(–13):1, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно длинно желобчато-шиловидные, заостренные; *края* листа сильно пильчатые от верхушки до середины листа; *пластинка* листа однослойная, в основании с обеих сторон от жилки из 9–16 рядов клеток, доходит до 1/2–3/5 длины листа; *жилка* сильная, 300–450(–500) μm шир., занимает около 1/2–2/3 ширины листа, на поперечном срезе вентральный слой из тонкостенных клеток, средний слой из более мелких толстостенных хлорофиллоносных клеток, дорсальный слой из перемежающихся тонкостенных и толстостенных клеток, последние образуют выпячивания треугольной формы на дорсальной стороне

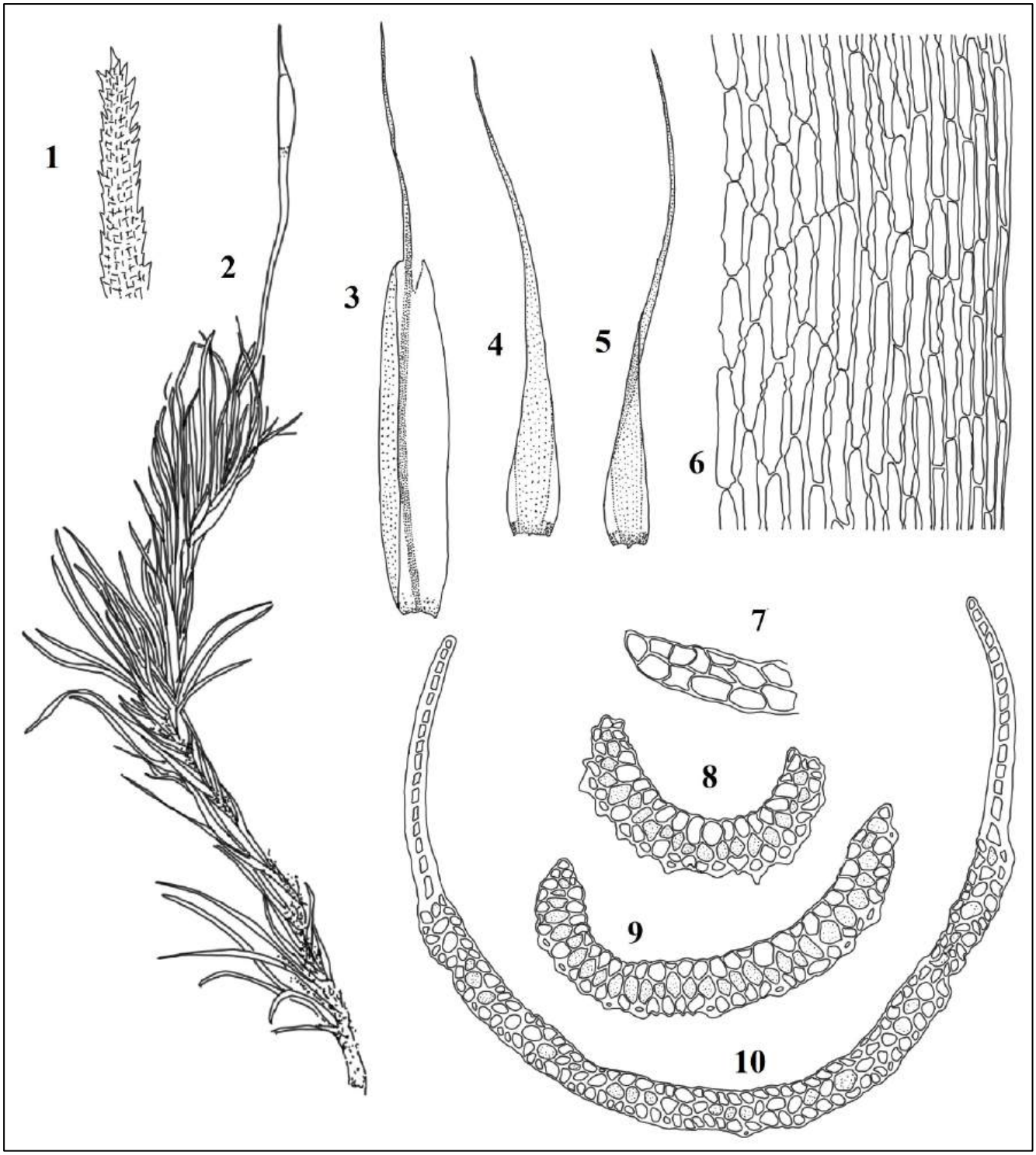


Рисунок 5.3 *Paraleucobryum longifolium*: верхушка листа – 1; внешний вид (влажное растение со спорофитом) – 2; внутренний перихециальный лист – 3; листья – 4–5; клетки угла основания листа – 6; поперечный срез листа – 7–10.

жилки, почти до основания листа на дорсальной стороне протягиваются параллельными рядами из б. м. удлиненных клеток с выступающими верхними углами; *клетки основания* листа прямоугольные, удлиненные, (25–)40–75(–100)×10–15(–17) μm, с б. м. утолщенными стенками, пористые; клетки углов

основания 1–2(3)-слойные, бесцветные; клетки с тонкими ломкими стенками между жилкой и клетками углов основания немногочисленные или отсутствуют. *Двудомный. Спорофиты* редко, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* из высоковлагалищного б. м. широкого и длинного основания с длинной сильной жилкой, на верхушке б. м. широко заостренный, резко суженный в длинное острие, образованное жилкой. *Ножка* 1.0–1.5 см, желтоватая до коричневатой. *Коробочка* 2 мм дл., цилиндрическая прямая, гладкая. *Колечко* 1–2-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки тонкостенные. *Споры* 15–25 μm, папиллозные.

Описан из Швеции. Наиболее широко распространенный вид рода, в мире известен из большинства стран Европы, Азии и Северной Америки, из Гренландии, по данным GBIF приводятся отдельные местонахождения в Африке и на островах Восточной Азии. В России встречается в европейской части, на Урале, в Сибири и на Дальнем Востоке, довольно редко заходит в Арктику. Растет на открытых поверхностях и в трещинах скал, на камнях, крупных выходах кислых пород, на гранитах и песчаниках, редко на стволах старых широколиственных деревьев и гнилой древесине.

По внешнему облику *Paraleucobryum longifolium* близок к видам рода *Dicranum*, но отличается беловато-шелковистым блеском и очень широкой жилкой. Близким видом является *P. sauteri*, от которого *P. longifolium* отличается сильно пильчатыми краями листа, количеством рядов клеток однослойной пластинки листа в основании, обычно достигающем от 9 до 16, и однослойная пластинка листа заканчивается гораздо ниже от верхушки, чем у первого вида.

5.4.2.2.2 *Paraleucobryum sauteri* (Bruch, Schimp & W. Gümbel) Loeske, Allg. Bot. Z. Syst. 13: 162. 1907. — *Dicranum sauteri* Bruch, Schimp. & W. Gümbel, Bryol. Eur. 1: 137. 71 (fasc. 37–40 Mon. 33. 24). 1847. — **Паралевкобриум Заутера.** Рисунки **5.4,** 4.6: 9, 4.7:13, 14, 4.20:3, 6.5. Приложения А; Б; В: Рисунки В.4, В.5; Г: Карта Г.4.

Растения от среднего размера до б. м. крупных, образуют густые дерновинки, ярко-зеленые, слабо блестящие. *Стебель* 2–3 см дл., слабо или б. м. густо войлочный. *Листья* односторонне серповидно согнутые, (3–)4–6×(0.3–)0.5(–0.6) мм, с отношением длины к ширине 6–9:1, из ланцетного основания постепенно суженные, длинно желобчато-шиловидные; края цельные или слабо пильчатые в верхней части; пластинка в основании листа с обеих сторон от жилки из (15–)20–25 рядов клеток, доходит почти до верхушки листа; *жилка* 95–155 μm шир.,занимает около 1/6–1/4 ширины листа, на поперечном срезе с вентральным слоем из тонкостенных клеток, средним слоем из более мелких, толстостенных, хлорофиллоносных клеток и дорсальным слоем из перемежающихся тонкостенных

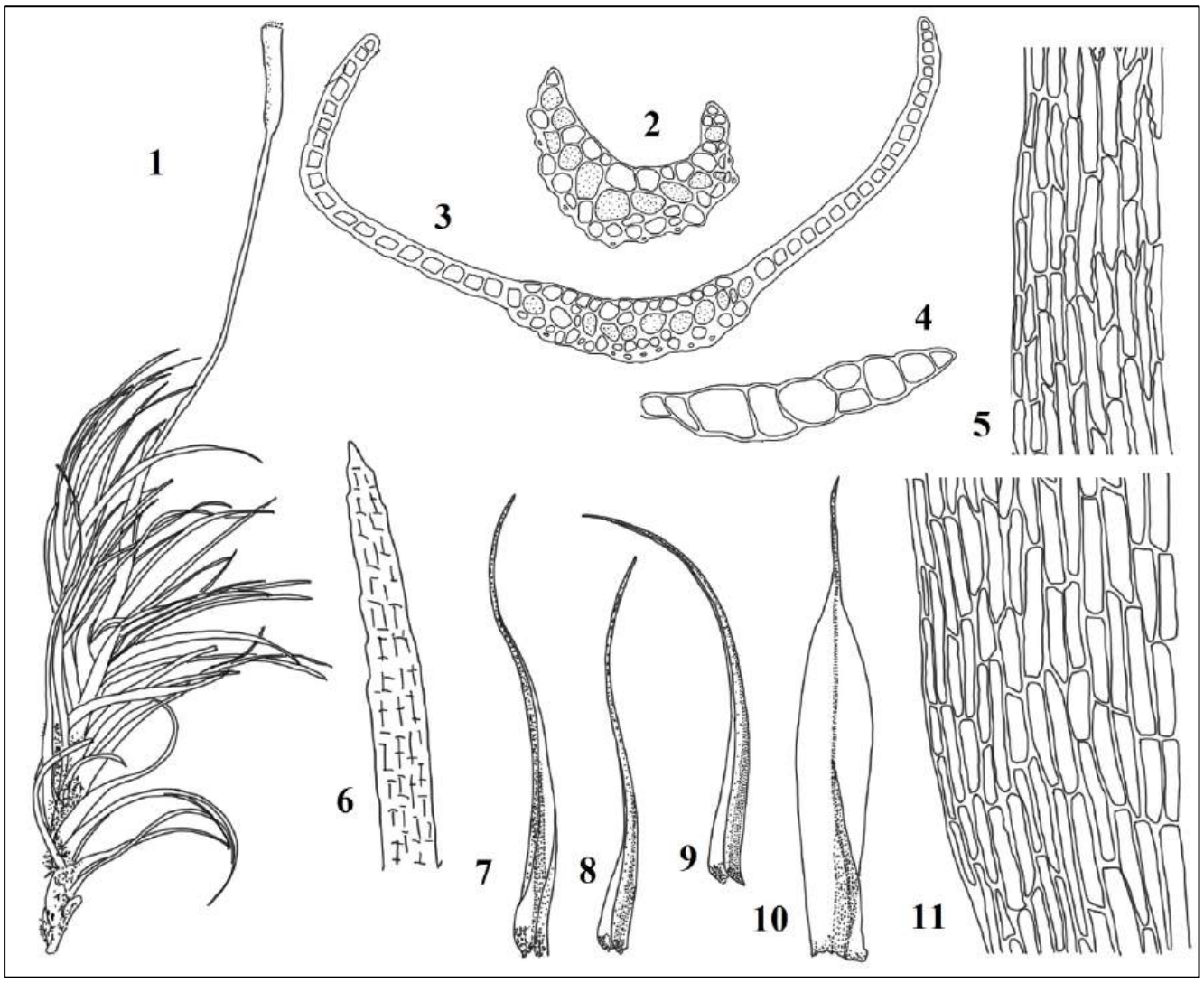


Рисунок 5.4 *Paraleucobryum sauteri*: влажное растениесо спорофитом – 1; поперечный срез листа – 2–4;клетки средней части листа – 5; верхушка листа – 6; листья – 7–9; внутренний перихециальный лист – 10; клетки основания листа – 11.

и толстостенных клеток, последние образуют выпячивания треугольной формы на дорсальной стороне жилки, сверху до середины или чуть ниже на дорсальной стороне протягиваются параллельными рядами из б. м. удлиненных клеток с выступающими верхними углами; *клетки* основания листа прямоугольные, (40–)50–90(–125)×10–15 μm, с б. м. утолщенными стенками, пористые; клетки углов основания 2-слойные, коричневатые, с б. м. утолщенными стенками; клетки с тонкими, ломкими стенками между жилкой и клетками углов основания имеются, но их всегда мало. *Двудомный. Спорофиты* часто, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* из высоковлагалищного б. м. узкого и длинного основания с длинной сильной жилкой, на верхушке б. м. постепенно заостренный, резко суженный в длинное острие, образованное жилкой. *Ножка* 0.9–1.5 см, желтоватая или коричневатая. *Коробочка* 2.5 мм дл., цилиндрическая прямая или слегка согнутая, б. м. гладкая. *Колечко* 1–2-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки тонкостенные. *Споры* 15–25 μm, папиллозные.

Описан из Австрии. Распространен в Европе, где в большинстве стран занесен в Красную книгу, и в Северной Америке. В России это нечастый вид, известный на Кавказе и северо-западе. Указан для Африки и Юго-Восточной Азии по данным GBIF, что, по нашему мнению, сомнительно. Растет на стволах и выступающих корнях деревьев или на почве, редко в трещинах скал и на камнях. Название дано в честь Антона Элеутериуса Саутера (Sauter, Anton Eleutherius, 1800–1881), врача и ботаника из Зальцбурга, который коллекционировал и изучал растения (большей частью альпийские и в основном криптогамные).

По внешнему виду наиболее близок к видам рода *Dicranum*, от которых отличается своеобразной широкой жилкой без стереид. От остальных видов рода *Paraleucobryum sauteri* отличается более широкой однослойной пластинкой листа, состоящей из 15–25 рядов клеток, и доходящей почти до верхушки листа, а также более узкой жилкой.

5.5 Характеристика рода *Dicranum* Hedw.

Растения от мелких до крупных, растущие в рыхлых или густых, часто в очень плотных подушковидных дерновинках, обычно зеленые, светло-, темно- или желто-зеленые, блестящие или не блестящие. *Стебель* с центральным пучком, без гиалодермиса, прямостоячий, всесторонне расставлено облиственный или б. м. густо равномерно облиственный или же редко к верхушке с более скученно расположенными листьями, слабо или б. м. сильно ветвящийся, у некоторых видов с обильным беловатым или ржавым войлоком, образованным ризоидами, иногда на верхушке стебля образуется сережчато облиственный молодой побег. *Листья* прямые, прямо отстоящие или оттопыренные до отогнутых или серповидно согнутые и обращенные в одну сторону, сухие – не отличающиеся от влажных или изогнутые до курчавых и скрученных, из ланцетного, овально-ланцетного или обратнояйцевидного основания быстро или постепенно суженные в узкую или б. м. широкую, острую, реже туповатую иногда ложковидно вогнутую верхушку; *листья сережчатых* верхушечных побегов обычно прижатые, вогнутые, широкие, тупые или туповато заостренные; *края* листа цельные или пильчатые или острозубчатые, однослойные или в 1–2 ряда 2-слойные, плоские или загнутые, иногда в верхней части слегка отогнутые; *пластинка* листа обычно 1-слойная, либо местами 2-слойная; *жилка* занимает (1/20)1/12–1/3 ширины листа, оканчивается большей частью в верхушке листа, реже не доходит до верхушки или выбегает, на поперечном срезе с одним, редко с двумя рядами указателей, обычно с вентральным и дорсальным стереидными пучками, реже со субстереидами или без стереидных пучков, обычно с дорсальным эпидермисом, реже без него или с отдельными клетками с тонкими стенками и крупным просветом, иногда с полным или прерывистым вентральным эпидермисом, чаще без вентрального эпидермиса, на дорсальной стороне гладкая или шероховатая, или с 2–4(6) продольными пластиночками, слабыми или сильными, цельными или зубчатыми (виды секции *Dicranum*); *клетки верхней* части листа гладкие, тонкостенные или шероховатые из-за различных утолщений клеточных стенок, с выпяченными верхними углами

клеток (проратные) в верхней части листа, или с утолщенными продольными стенками, на поперечном срезе листа они представляют собой округлые утолщения на стыке клеток (балджинги), реже неправильно и нерегулярно мамиллозные, от продольно укороченных, изодиаметрических до удлиненных, пористые или не пористые; *клетки основания* листа обычно удлиненные, постепенно укорачивающиеся к середине листа реже резко укорачивающиеся, с тонкими или утолщенными стенками, с порами или без пор; *клетки углов основания* листа 1-слойные, или чаще 2-слойные, редко 2–4-слойные, крупные, вздутые, хорошо дифференцированные, обычно тонкостенные, реже толстостенные, бесцветные или буроватые; клетки с прозрачными, тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются в большом количестве или их мало, редко они отсутствуют. *Вегетативное размножение* осуществляется специализированные органами (пазушными выводковыми веточками-флагеллами), посредством ломких верхушек листьев, или ломких верхушек сережчато облиственных молодых побегов, или специализированные органы вегетативного размножения отсутствуют. *Двудомные* или *ложнооднодомные*. *Спорофиты* по 1 из одного перихеция, реже по 2–7. *Внутренние перихециальные листья* обычно высоко влагалищные, обратнояйцевидной, овальной или прямоугольной формы с короткой или длинной выбегающей жилкой; на верхушке: 1) выемчатые, или 2) тупые или туповатые, или 3) широко, под прямым углом заостренные, или 4) б. м. узко заостренные, резко или б. м. постепенно суженные в узкое длинное или короткое острие, выполненное пластинкой листа, или с жилкой и пластинкой листа, или только жилкой, с гладкими или б. м. пильчатыми краями. *Ножка* длинная, обычно прямая, желтая, красноватая или буроватая. *Коробочка* стегокарпная, прямостоячая или наклоненная, прямая цилиндрическая или согнутая, гладкая или слегка морщинистая или продольно бороздчатая. *Крышечка* с длинным косым клювиком. *Колечко* 1–2(3)-рядное, из тонкостенных или толстостенных клеток, фрагментарно отпадающее (после открытия коробочки обычно остаются фрагменты колечка по краю крышечки или устья коробочки), или не отпадающее. *Перистом* простой, из хорошо развитых 16 зубцов, расщепленных до половины

или чуть ниже на 2 неравные доли, от прозрачных до желтовато насыщенно красных, папиллозных в верхней половине, красных и поперечно исчерченных в нижней половине на дорсальной стороне или, редко, гладких (*Dicranum laevidens*, частично *D. afoninae* и *D ignatovii*). *Споры* мелкие или умеренно крупные, гладкие или б. м. папиллозные. *Колпачок* клобуковидный, голый.

Тип рода – *Dicranum scoparium* Hedw. Род включает около 100–110 видов, широко распространенных в северном полушарии, предпочитающих кислые или нейтральные субстраты (гнилую древесину, напочвенный покров различных растительных сообществ, стволы и основание стволов деревьев, камни), иногда щелочные. Довольно массово расселяются в напочвенном покрове в хвойных лесах, моховых тундрах, болотах. Ранее род *Dicranum* принимался очень широко и с момента его действительного опубликования в роде было описано свыше 1800 таксонов, из которых впоследствии были выделены 17 родов. Иногда выделяют 18-ый род – *Orthodicranum* (Bruch & Schimp.) Loeske, но в нашей работе виды этого рода рассматриваются в составе *Dicranum*. Род *Dicranum* является типовым родом семейства Dicranaceae и в России включает 42 вида. Название от δίκραυος – «вилы», двуглавый (греч.), т.е. двувершинный, из-за расщепления на 2 доли зубцов перистома.

5.5.1 Секции рода *Dicranum*

Выделение подродов и секций рода *Dicranum* было достаточно проблематичным в течение 2-х предыдущих столетий, но было сделано не мало попыток построения классификаций внутриродового уровня (Bruch et al., 1847; Müller, 1849; Mitten, 1891; Limpricht, 1890; Kindberg, 1883, 1897; Hagen, 1915; Nyholm, 1986; Bellolio-Trucco, Ireland, 1990; и др.). В то время, когда виды рода принимались довольно широко, подразделения на подродовые структуры (или это являлось лишь следствием) в дальнейшем приводили к выделению новых родов из состава *Dicranum*. Возможно поэтому, в начале этого процесса видам рода *Dicranum* в современном понимании, не уделялось большого внимания. В своей

работе Bruch et al. (1847) выделили 11 секций, из которых только последние 4 имеют отношение к роду *Dicranum* в современном понимании: VIII. *Orthocarpa*, IX. *Scoparia*, X. *Spuria*, XI. *Undulata*. В нашей работе приняты две из них (разъяснение приводится ниже).

В нескольких крупных работах не были конкретизированы ранги выделяемых групп внутриродового уровня. Так, например, в книге «Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz» (Limpricht, 1890) детально описаны виды рода *Dicranum,* а также *Arctoa*, *Paraleucobryum*: всего 19 видов с указанием синонимов, с несколькими разновидностями, с описанием нового вида. Но приведенная в этой работе классификация *Dicranum*, *Leiodicranum* и *Crassidicranum* безранговая (unranked) – не содержит рангов внутри рода. На эту работу, при изучении рода в Японии, ссылается Takaki (1964), принимая в роде *Dicranum* 2 подрода (subgen. *Crassidicranum* Limpr. emend. Takaki и subgen. *Dicranum*). Также безранговая система приведена в работе Kindberg (1897), который рассматривает 61 вид, включая виды современных родов *Arctoa* (2), *Atractylocarpus* (1) *Paraleucobryum* (6), *Dicranodontium* (2), *Kiaeria* (5) и *Dicranum* (45). Виды рода *Dicranum,* в его современном понимании, подразделены на группы III. *Orthodicranum* C. Mueller и II. *Eu-Dicranum*, последний имеет разделение на 6 безранговых подчиненных групп: 1. *Falcatiformia*; 2. *Molliformia*; 3. *Carinatifolia*; 4. *Scopariiformia*; 5. *Fuscescentiformia*; 6. *Convolutifolia*. Помимо того, что эти подразделения безранговые, их краткое описание было дано на английском языке и не подтверждено латинскими диагнозами. В дальнейшем это позволило Р. Охыра с соавторами переописать, со ссылкой на работу Kindberg две последние секции (Ochyra et al., 2003), которые приняты в Чек-листе мхов Европы, Макаронезии и Кипра (Hodgetts et al., 2020).

На основе анатомо-морфологических признаков нами в роде *Dicranum* выделено 8 секций: *Dicranum, Orthocarpa, Spuria, Elongata, Fuscescentiformia, Convolutifolia, Crassinervia, Carinatifolia*.

Секция **I. *Dicranum***

Тип секции: *Dicranum scoparium* Hedw.

Ложнооднодомные или двудомные виды; растения среднего размера до крупных; листья с широкими или узкими жилками, килеватые или желобчатые в верхней части; жилка на дорсальной стороне в верхней части листа с отчетливыми 2–4(6) пластинками или нечеткими, слабыми рядами 1–2 клеток с увеличенными просветами или только с отдельными клетками с увеличенным просветом; клетки листа удлиненные, сильно или слабо пористые; клетки углов основания листа (1)2–3(4)-слойные. Коробочка согнутая или прямая, слабо ребристая или морщинистая или гладкая, клетки колечка тонкостенные.

Включенные виды: *Dicranum scoparium* Hedw., *D. polysetum* Sw., *D. bonjeanii* De Not., *D. leioneuron* Kindb., *D. majus* Sm., *D. crassifolium* Sérgio, Ochyra & Séneca, *D. transsylvanicum* Lüth, *D. baicalense* Tubanova, *D. japonicum* Mitt., *D. lorifolium* Mitt., *D. nipponense* Besch., *D. orthophyllum* Broth., *D. howellii* Renauld & Cardo, *D. assamicum* Dixon, *D. rhabdocarpum* Sullivant, *D. linzianum* C. Gao, и, недавно описанный эндемик Китая – *D. shennongjiaense* W.Z.Huang & R.L.Zhu (Nyholm, 1986; Bellolio-Trucco, Ireland, 1990; Hodgetts et al., 2020; Tubanova, Dugarova, 2022; Huang et al., 2024b). *Dicranum assamicum* из Китая, на мой взгляд сомнительно включать в эту секцию из-за отсутствия пластинки на дорсальной поверхности жилки, но поскольку морфологические описания этого вида скудны и молекулярно-генетических данных не имеется, окончательный вывод сделать пока невозможно. *Dicranum majus* традиционно включают в типовую секцию, но обладание несколькими уникальными морфологическими признаками, причем б. м. стабильных признаков (субмаргинальные 2-слойные ряды клеток, указатели 2-слойные), а также отсутствие продольных пластинок на дорсальной стороне жилки, возможно может быть расценено как достаточное основание для выделения этого вида в отдельную или переноса его в другую секцию.

Авторство названия секции *Dicranum* (Hedw.) Sull. in Gray, приведенное Nyholm (1986), согласно статье 22.1 действующего Международного Кодекса Ботанической номенклатуры, «название любого подразделения рода, которое включает в себя тип законного названия рода, к которому оно относится, должно

повторять это родовое название без изменений в качестве эпитета, без указания автора» (Turland et al., 2025) и должно быть отвергнуто, как нелегитимное.

Bruch et al. (1847) выделили секцию IX. *Scoparia* с типовым видов *Dicranum scoparium* Hedw., единственным, предсталяющим до этого типовую секцию. Остальные виды, включенные ими в эту секцию – *D. elongatum* Schwägr. (*D. elongatum* Schleich ex Schwägr.), *D. congestum* Brid. (*D. flexicaule* Brid.), нелегитимный вид *D. palustre* Brid., и описанный новый вид – *Dicranum muehlenbeckii* Bruch & Schimp., не входят в типовую секцию в современном понимании. На мой взгляд, в выделении секции *Scoparia* необходимости нет.

Секция **II. *Orthocarpa*** Bruch et Schimp., Bryol. Eur. 1: 117 (fasc. 37–40 Mon. 11). 1847. — *Dicranum* sect. *Montana* Hartm., Handb. Skand. Fl. (ed. 5) 390. 1849. *syn. nov. prov.*

Тип секции: *Dicranum montanum* Hedw.

Двудомные растения, мужские растения немного меньше в размерах по сравнению с женскими; довольно мелкие растения в густых дерновинках; с курчавыми или односторонне серповидно-согнутыми, трубчатыми или желобчатыми в верхней части листьями; имеются специализированные органы вегетативного размножения – разветвленные выводковые флагеллы. Коробочки прямые, цилиндрические, сухие – гладкие или слабо морщинистые, клетки колечка толстостенные.

Включенные виды: *Dicranum montanum* Hedw., *D. flagellare* Hedw., *D. mayrii* Broth., *D. afoninae* Tubanova, *D. kashmirense* Broth.

Ранее включавшийся в эту секцию вид *Dicranum scottianum* (Müller, 1849) нами рассматривается в секции *Fuscescentiformia*, а *D. tauricum* Sapegin, который включали в секцию *Montana* (Nyholm, 1986), перемещен нами в секцию *Elongata*, поскольку эти виды морфологическими признаками гаметофита и молекулярно-генетическими данными гораздо ближе к видам указанных секций, несмотря на прямую цилиндрическую коробочку, из-за которой эти виды ранее были включались в секцию *Orthocarpa*.

Как уже было написано выше, в работе «Bryologia Europaea» (Bruch et al., 1847) род *Dicranum* (в широком понимании) подразделен на 11 секций с латинскими описаниями секций, но без указания их типовых видов. В том числе секция VIII. *Orthocarpa*, где объединены виды с прямой цилиндрической коробочкой, с плотной дерновиной и шиловидно-ланцетными листьями. Из 7 видов в настоящее время только 3 относятся к роду *Dicranum* (*D. montanum* Hedw., *D. flagellare* Hedw., *D. scottianum* Turn.). Остальные либо нелегитимные (*D. strictum* Schleich. (список начинается с этого вида, причем по рисунку он более всего похож на *D. fulvum – D. viride*), *D. interruptum* Brid. (=*D. montanum* Hedw.)), либо относятся к другому роду (*D. sauteri* Nob. (=*Paraleucobryum sauteri* (Bruch, Schimp & W. Gümbel) Loeske), *D. longifolium* Hedw. (=*Paraleucobryum longifolium* (Ehrh. ex Hedw.) Péterfi)). В более поздних работах (Nyholm, 1986; Bellolio-Trucco, Ireland, 1990; Hodgetts et al., 2020; и др.), виды этой секции приводятся в секции *Montana,* который был опубликован позднее (Hartman, 1849) и поэтому это название признано синонимом в данной работе.

В секцию *Orthodicranum*, позднее признанную нелегитимной, Müller (1849) включил 19 видов, из которых в настоящее время только 3 вида относятся к роду *Dicranum*.

Секция **III. *Spuria*** Bruch et Schimp., Bryol. Eur. 1: 118, 1847 (fasc. 37–40 Mon. 12) — *Undulata* Bruch & Schimp., Bryol. Eur. 1: 118, 1847 (fasc. 37–40 Mon. 12). *syn. nov. prov.*

Тип секции: *Dicranum spurium* Hedw.

Ложнооднодомные растения; растения от крупных до средних размеров, в плотных или густых дерновинках; листья килеватые с отогнутыми краями или желобчатые, со слабо загнутыми в верхней части краями; верхушка листа туповато заостренная или острая; клетки в верхней части листа паренхиматические, неправильной формы, с различными утолщениями и выпячиваниями стенок; жилка сильная, не доходит до верхушки или заканчивается на верхушке листа, шероховатая на дорсальной поверхности. Коробочка согнутая, сухая – слабо морщинистая.

Включенные виды: *Dicranum spurium* Hedw., *D. undulatum* Schrad. ex. Brid., американские виды – *D. ontariense* Peterson, *D. condensatum* Hedw.

В работе Bruch et al. (1847) секция X. *Spuria* представлена дернистыми высокими плотновойлочными растениями с отстоящими линейно-ланцетными и поперечно волнистыми листьями и согнутыми коробочками. В секцию были включены только два вида – это *Dicranum schraderi* Schwägr. и *D. spurium* Hedw. По первому виду мало информации, но судя по синонимии, данной авторами Bruch et al. (1847), по всей видимости, он является синонимом *D. undulatum* Schrad. ex Brid. В следующую секцию XI. *Undulata* (Bruch et al., 1847) был включен *Dicranum undulatum* Turn. (=*D. bonjeanii* De Not.), который позднее был выбран типовым видом этой секции. В нашей работе секция *Undulata* отнесена к синонимам секции *Spuria*, поскольку типовой вид является нелегитимным, а его современный синоним включен в типовую секцию рода *Dicranum*. Другие виды из секции *Undulata* также являются нелегитимными *D. robustum* Blytt ex Bruch & Schimp. (=*D. drummondii* Mull. Hal.) и *D. majus* Schwägr. (по всей видимости нелегитимное название, поскольку под авторством Schwägrichen этот таксон нами не найден и желательно этот вопрос изучить дополнительно).

Секция *Spuria* одна из самых многовидовых секций, куда в разное время были включены *Dicranum drummondii* C. Müll., *D. affine* Funck (=*D. undulatum* Schrad. ex. Brid.), *D. brevifolium* (Lindb.) Lindb., *D. acutifolium* (Lindb. et Arn.) C. Jens., *D. ontariense* Peterson, *D. condensatum* Hedw., *D. bardunovii* Tubanova & Ignatova, *D. dispersum* Engelmark, *D. septentrionale* Tubanova & Ignatova (Nyholm, 1986; Bellolio-Trucco, Ireland, 1990; Hodgetts et al., 2020). На наш взгляд принадлежность этих видов к секции Spuria не является очевидным, и они принадлежат к нескольким разным секциям. Так, например, *D. drummondii* – вид с округлыми в сечении в верхней части листьями и наличием вентрального эпидермиса, ближе всего к видам из секции *Convolutifolia*, а *D. acutifolium, D. bardunovii*, *D. dispersum*, *D. septentrionale* и *D. brevifolium* должны группироваться в отдельной секции, исходя из их морфологических признаков, о чем более подробно изложено ниже.

Секция **IV. *Elongata*** Hag., Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim) 1914(1): 140. 1915.

Тип секции: *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwägr.

Ложнооднодомные и двудомные растения; дерновинки очень плотные или густые; листья трубчатые, заостренные или туповатые на верхушке, ломкие или не ломкие; края листа однослойные; клетки с утолщенными или слабо утолщенными стенками, в верхней части листа квадратные, короткопрямоугольные или удлиненные. Коробочка изогнутая или прямая, сухая слабо морщинистая или гладкая, стенки клеток колечка утолщенные или тонкие.

Включенные виды: *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwägr., *D. groenlandicum* Brid., *D. fragilifolium* Lind., *D. laevidens* Williams., *D. tauricum* Sapjegin, *D. angustum* Lindb., *D. pacificum* Ignatova & Fedosov, *D. setifolium* Cardot, *D. leiodontium* Cardot, *D. hengduanense* W.Z. Huang & R.L. Zhu, *D. himalayanum* Mitt., *D. papillidens* Broth., *D. motuoense* W.Z. Huang, Tubanova & Y. Huan Wu.

Секция *Elongata* была описана норвежским бриологом Hagen (1915) и изначально включала 4 вида: *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwägr., *D. groenlandicum* Brid., *D. fragilifolium* Lindb. и нелегитимный вид *D. strictum* Schleich Schwägr. Позднее в секцию был включен *D. laevidens* Williams (Nyholm, 1986; Bellolio-Trucco, Ireland, 1990; Hodgetts et al., 2020).

Секция **V. *Fuscescentiformia*** (Kindb.) Ochyra — *Fuscescentia* Nyholm, Bot. Not. 1953: 299. 1953.

Тип секции: *Dicranum fuscescens* Sm.

Двудомные; растения средних размеров в плотных или густых дерновинках; листья односторонне-серповидно согнутые с прямыми или скрученными кончиками или прямоостоящие слегка извилистые, килеватые; клетки верхней части от квадратных до коротко прямоугольных, правильной формы, с равномерно б. м. утолщенными или тонкими стенками. Коробочка согнутая или прямая, сухая б. м. ребристая или морщинистая или гладкая, клетки колечка толстостенные.

Включенные виды: *Dicranum fuscescens* Sm., *D. flexicaule* Brid., *D. scottianum* Turn., *D. hamulosum* Mitt., *D. pallidisetum* (J.W. Bailey) Ireland, *D. cheoi* E.B. Bartram.

Dicranum hamulosum ранее из-за б. м. прямой коробочки рассматривался в секции *Orthocarpa* (Mitten, 1891), но по морфологическим признакам гаметофита и молекулярно-генетическим данным этот вид нами включен в эту секцию.

Секция **VI. *Convolutifolia*** (Kindb.) Ochyra, Biodivers. Poland 3: 107. 2003. — *Muehlenbeckia* W.L. Peterson *ex* Nyholm, 111. Fl. Nord. Mosses 1: 53. 1987.

Тип секции: *Dicranum muehlenbeckii* Bruch & Schimp.

Ложнооднодомные и двудомные растения; листья трубчатые, острые на верхушке; клетки верхней части листа короткие или слегка удлиненные, разной формы, в разной степени с утолщенными стенками, не пористые или слегка пористые; жилка на поперечном срезе с вентральным эпидермисом, иногда прерывистым. Коробочка согнутая, сухая слегка морщинистая, клетки колечка толстостенные.

Включенные виды: *Dicranum muehlenbeckii* Bruch & Schimp., *D. spadiceum* Zetterst., *D. schljakovii* Ignatova & Tubanova, *D. drummondii* Müll. Hal.

Ранее, в эту секцию включали *Dicranum angustum* Lindb. (Nyholm, 1986; Hodgetts et al., 2020), который нами отнесен к секции *Elongata*.

Секция **VII. *Crassinervia*** Roth

Basionym: *Dicranum* C. [unranked] *Orthodicrana* c. [unranked] Crassinervia Roth, Eur. Laubm. 1: 237. 1904. – Lectotype (selected here): *Dicranum viride* (Sull. & Lesq.) Lindb.

Двудомные и ложнооднодомные растения. Листья трубчатые, слабо или сильно ломкие; клетки верхней части листа короткие, поперечно прямоугольные, квадратные, коротко прямоугольные, правильные, клетки основания листа от коротко прямоугольных до слегка удлиненных, стенки клеток утолщенные, образуют балджинги; жилка широкая, составляет около 1/5–1/2 ширины основания листа. Коробочка прямая, цилиндрическая, или слегка согнутая.

Включенные виды: *Dicranum viride* (Sull. & Lesq.) Lindb., *D. fulvum* Hook., *D. hakkodense* Cardot.

Limpricht (1890) впервые применил в роде *Dicranum* название подрода *Crassidicranum*, включив в него два вышеприведенных первых вида, а также

отметил, что этот подрод заслуживает признание в качестве рода. Вслед за ним, Nyholm (1953) привела секцию *Crassidicranum* (Limpricht) Nyholm в роде *Dicranum*, но это название оказалось недействительным («invalid»). В следующей работе Nyholm (1986) включила виды этой секции в секцию *Crassinervia* Roth., ссылаясь на публикацию Roth (1904). И до сих пор название секции принимается в работах (Ochyra et al., 2003; Hodgetts et al., 2020; и др.).

Однако, в работе Roth (1904) имеются неточности. Название родов в своей работе он пронумеровал арабскими цифрами и приводит название рода «3. Gatt. **Dicranum** Hedw. 1782» (Roth, 1904: стр. 215). Но, во-первых, ранг инфрародовых названий рода *Dicranum* не ясны, и они обозначены только буквами алфавита. Если предположить, что он обозначил подразделение «подрод» (названия подразделений нами включены в кавычки, поскольку таковыми они в работе не значатся) большой буквой алфавита, например, «B. **Eudicrana** Mitt.» (Там же, стр. 220), то далее идет обозначение следующего подразделения, видимо «секции», со строчной буквы алфавита – «a) Dicr. undulata Schpr.» (Там же, стр. 220) с последующим списком видов с их морфологической характеристикой. То же самое и с третьим «подродом» «C. **Orthodicrana** C. Mull. 1848» (Там же, стр. 233), с дальнейшим указанием «секций», где третьей по списку названа «секция», которую мы рассматриваем – «c) Dicr. crassinervia.» (Там же, стр. 237), с указанием опубликованного Limpricht (1890) подрода *Crassidicranum*. Во-вторых, Roth (1904) при рассмотрении рода строчные буквы использовал не строго для обозначения «секций», как могло бы показаться. При рассмотрении «подрода» рода *Dicranum* «A. **Arctoa** (Br. Eur.) Lindb. 1879.» (Там же, стр. 215), мы видим следующую запись на немецком языке «a) Kapsel aufrecht.» (перевод: «коробочка прямая») (Там же, стр. 216), т.е. в современном понимании приведен ключ для определения таксонов, поскольку далее следует антитеза – «b) Kapsel geneigt und symmetrisch.» (перевод: «коробочка согнутая и симметричная») (Там же, стр. 217).

В этой работе ранг инфрародовых названий рода *Dicranum* всё-таки неясен, нет единого принципа обозначений, не названы типы и данное название не может быть валидным согласно более ранним публикациям по некоторым секциям мхов

(Ochyra et al., 2003; Koponen, 1968). Но, вместе с тем, согласно той же публикации Ochyra et al. (2003), которые применили новые комбинации по секциям *Fuscescentiformia* и *Convolutifolia,* но не применили новую комбинацию секции *Crassinervia* в своей работе (без каких-либо комментариев), поэтому нами это название секции оставлено пока без изменений. К тому же по данным сайта Tropicos, секция *Crassinervia* также приводится за авторством Roth.

Изначально в этой секции рассматривался *Dicranum scottianum* Turner., но этот вид переведен нами секцию *Fuscescentiformia,* поскольку он гораздо ближе к видам из нее. Дополнительно в секцию *Crassinervia* нами включен азиатский вид – *D. hakkodense* Cardot, близкий к *D. fulvum* и *D. viride*, ранее рассматривавшийся в качестве разновидности последнего вида (Takaki, 1964).

Секция **VIII. *Carinatifolia*** (Kindb.) Tubanova, *stat. et comb. nov. prov.*

Basionym: *Dicranum* VII. [unranked] *Eu-Dicranum* 3. [unranked] *Carinatifolia* Kindb., Eur. N. Am. Bryin. 2: 187. 1898. – Lectotype (selected here): *Dicranum acutifolium* (Lindb. et Arn.) C. Jens.

Ложнооднодомные растения средних размеров; листья сухие прямые или в разной степени извилистые или изогнутые, в верхней части килеватые, с прямыми или слегка отогнутыми или со сходящимися краями; клетки верхней части листа короткие, стенки клеток тонкие или с различными утолщениями. Коробочки согнутые или прямые, клетки колечка толстостенные или реже тонкостенные.

Включенные виды: *Dicranum acutifolium* (Lindb. et Arn.) C. Jens., *D. brevifolium* (Lindb.) Lindb., *D. bardunovii* Tubanova & Ignatova, *D. dispersum* Engelmark, *D. septentrionale* Tubanova & Ignatova, *D. ignatovii* Tubanova & Fedosov, *D. caesium* Mitt., *D. crispifolium* Müll. Hal.

Исходя из результатов наших исследований с применением интегративного подхода, нами принято решение установить секцию *Carinatifolia* и включить в неё виды *Dicranum* с килеватыми листьями, ранее включавшиеся в секцию *Spuria*. Так, виды этой группы, имеющие килеватые листья и укороченные клетки б. м. правильной формы в верхней части листа, на филогенетическим дереве группируются вместе и образуют сестринскую кладу, а не к видам секции *Spuria,* а

к видам типовой секции с пластинками на дорсальной стороне жилки и удлиненными клетками в верхней части листа. Что касается названия *Carinatifolia,* то это название было ранее использовано Kindberg (1897).

Позднее было установлено (Ochyra et al., 2003; Koponen, 1968), что ранги инфрародовых названий в работе Kindberg (1897) неясны. «Роды» были пронумерованы им арабскими цифрами, например 83. Dicranum (Kindberg, 1897, стр. 186), а внутриродовые таксоны были пронумерованы Римскими цифрами (I. Arctoa, II. Metzleria, III. Orthodicranum, … VII. Eu-Dicranum) (там же, стр. 186–187). В пределах группы, скорей всего «подрода» VII. Eu-Dicranum арабскими цифрами приведены 6 инфрародовых названий: 1. Falcatiformia; 2. Molliformia; 3. Carinatiformia; 4. Scopariiformia; 5. Fuscescentiformia; 6. Convolutifolia с краткими (в одно предложение) описаниями. Последние два названия были опубликованы в качестве секций в соответствии с МКБН (Ochyra et al., 2003). Таким образом, название 3. *Carinatifolia* (Kindberg, 1897, стр. 187) было опубликовано им как одно из шести неранговых подразделений *Dicranum* VII. *Eu-Dicranum*. В эту группу автором были включены 9 видов и 3 разновидности, большинство из которых являются нелегитимными (в этом списке обозначены звездочкой*) или включены в синонимы других видов (=современные названия): «24. **Dicranum undulatum* Ehrhart., *D. ontariense* Kindb. n. subsp. (=*D. polysetum* Sw.), 25. *D. drummondii* C. Mueller., 26. *D. canadense* Kindb. (=*D. scoparium* Hedw.), 27. *D. consobrinum* Renauld et Cardot (=*D. scoparium* Hedw.), 28. *D. scopariiforme* Kindb. (=*D. scoparium* Hedw.), 29. *D. camptophyllum* Kindb. n. sp. (=*D. scoparium* Hedw.), 30. *D. bergerii* Blandow (=*D. undulatum* Schrad. ex Brid.), *D. rupincola* Kindb. n. subsp. (=*D. acutifolium* (Lindb. & Arnell) C.E.O. Jensen), **D. rigidum* Kindb., 31. *D. pallidum* Bruch et Schimp. (=*D. scoparium* Hedw.), 32. *D. leucobasis* C. M. et Kindb. (=*D. fuscescens* Turner).» (Kindberg, 1898, стр. 192–194). В дальнейшем, в литературе нет упоминания этого безрангового подразделения в качестве секции рода *Dicranum*, поскольку все виды из этой группы были отнесены в другие секции: *Dicranum*, *Spuria*, *Fuscescentiformia*.

Kindberg (1897, стр. 193) описал новый подвид *Dicranum bergerii* Blandow – *D. rupincola* Kindb. n. subsp., который другими авторами был в последующем сведен в синонимы к *D. acutifolium* (Lindb. & Arnell) C.E.O. Jensen (Bellolio-Trucco, Ireland, 1990). Поскольку «carinate» означает «килеватый» и в этой секции упоминается синоним вида *D. acutifolium*, то это название *Carinatifolia* нами принято для секции, объединяющей виды с килеватыми листьями. И это неранговое название, согласно 37 статье современного МКБН (Turland et al., 2025) здесь предлагается установить как название секции *Carinatifolia* рода *Dicranum*.

5.5.2 Ключ для определения видов рода *Dicranum*

1. Листья очень ломкие, обычно отламываются шиловидные верхушки (реже слегка ломкие), вверху трубчатые ...…….... **2**

— Листья не ломкие, или, редко, с ломкой пластинкой, трубчатые или килеватые ...…….... **9**

2. Края листьев цельные или с несколькими тупыми зубчиками близ верхушки; жилка б. м. гладкая на дорсальной поверхности ……..... **3**

— Края листьев вверху крупно или мелко пильчатые; жилка б. м. шероховатая на дорсальной поверхности в верхней части листа …….. **5**

3. Жилка на поперечном срезе в нижней половине листа с субстереидами, дорсальный эпидермис не дифференцирован, вентральные субстереиды в 1(2) слоя; клетки основания листа 40–80(–120) μm дл., тонкостенные ……...……..... 25. *D. tauricum* (p. p.)

— Жилка на поперечном срезе в нижней половине листа со стереидами, с дифференцированным дорсальным эпидермисом, вентральные стереиды в 2(3) слоя; клетки основания листа 16–60(–80) μm дл., б. м. толстостенные …**4**

4. Листья сухие прямые; жилка на поперечном срезе без дифференцированного вентрального эпидермиса; клетки основания листа 40–60 μm дл.; коробочки согнутые ……..... 20. *D. fragilifolium*

— Листья сухие курчавые; жилка на поперечном срезе с дифференцированным

вентральным эпидермисом; клетки основания листа 16–26 μm дл.; коробочки прямые цилиндрические ..…… 35. *D. viride* (p. p.)

5. Жилка на поперечном срезе в нижней половине листа без дифференцированных слоев эпидермиса; клетки листа с тонкими (или слабо утолщенными) стенками ……..... **6**

— Жилка на поперечном срезе в нижней половине листа с хорошо дифференцированным дорсальным и вентральным эпидермисом, или только с дорсальным эпидермисом; клетки листа с утолщенными продольными стенками, сильно выступающими на поперечном срезе наподобие папилл (реже слабо утолщены) ……..... **7**

6. Клетки основания листа коротко прямоугольные, 20–40 μm дл., в верхней части квадратные, 7–12 μm дл.; Дальний Восток ..…….. 23. *D. pacificum*

— Клетки основания листа удлиненно прямоугольные, 40–80(–120) μm дл., в верхней части коротко прямоугольные, 12–35 μm дл.; европейская часть России …… 25. *D. tauricum*

7. Жилка б. м. резко отграниченная от пластинки листа, особенно в средней и нижней части, выпуклая; стенки клеток обычно слабо утолщенные, на поперечном срезе листа слабо выступающие ……..... 35. *D. viride*

— Жилка нерезко отграничена от пластинки листа по всей длине; стенки клеток обычно сильно утолщенные, на поперечном срезе листа округло выступающие (балджинги) …… **7**

8. Листья от слабо до умеренно ломких; клетки верхней части листа квадратные и коротко прямоугольные, (6–)10–18(–27)×(6–)7.5–10(–11) μm; Кавказ ……..... 33. *D. fulvum* (p. p.)

— Листья очень ломкие; клетки верхней части листа коротко прямоугольные и более узкие, (8–)12–24(–38)×(4.5–)5.5–8.5(–10) μm; Дальний Восток …… 34. *D. hakkodense*

9(1). Жилка на поперечном срезе с указателями, расположенными местами в 2 слоя обычно в 2–3 клетки; пластинка листа в верхней части и ближе к краю в несколько рядов клеток 2-слойная ……..... 6. *D. majus* (p.p.)

— Жилка на поперечном срезе с указателями, расположенными в 1 слой, изредка 2-м слоем добавляется 1 клетка; пластинка листа по краю 1- или 2-слойная в 1(2) ряда клеток **10**

10. Жилка на дорсальной поверхности с 2–4(6) продольными пластиночками или, реже, с двумя клетками с широким просветом, что заметно на поперечном срезе жилки, дорсальный эпидермис не дифференцирован (реже фрагментарный или дифференцирован в нижней части листа) **11**

— Жилка на дорсальной поверхности без продольных пластиночек, на поперечном срезе обычно с дифференцированным дорсальным эпидермисом (реже дорсальный эпидермис не дифференцирован или фрагментарный) **20**

11. Листья в средней части стебля оттопырено отогнутые, верхние листья прямые, прижатые, прямо отстоящие или слабо односторонне серповидно согнутые, сильно поперечно волнистые или гладкие **12**

— Листья по всему стеблю б. м. одинаково односторонне серповидно согнутые или прямо отстоящие, гладкие или слабо поперечно волнистые **13**

12. Листья обычно сильно поперечно волнистые; верхние листья прямые, прямо отстоящие; спорофиты по 1–5 из перихеция; клетки углов основания листа 2–3-слойные; широко распространенный вид ..... 9. *D. polysetum*

— Листья гладкие, не волнистые; верхние листья обычно односторонне серповидно согнутые, спорофиты по 1 из перихеция; клетки углов основания 2–4-слойные; Дальний Восток ..... 3. *D. japonicum*

13. Клетки верхней части листа (28–)43.4–140(–154) μm дл.; внутренние перихециальные листья с короткой слабой жилкой, не заходящей в короткое оттянутое острие **14**

— Клетки верхней части листа (13–)18–67(–101) μm дл.; внутренние перихециальные листья с сильной жилкой, выполняющей длинное оттянутое острие **18**

14. Листья прямые, прямо отстоящие; клетки верхней части листа 90–140 μm дл.; коробочки прямые, цилиндрические; Дальний Восток ..... 8. *D. orthophyllum*

— Листья односторонне серповидно согнутые или б. м. односторонне обращенные, прямые; клетки в верхней части листа короче 90 μm; коробочки согнутые …… **15**

15. Жилка на дорсальной поверхности без продольных пластиночек (или с фрагментарной пластиночкой в 1 клетку высотой), на поперечном срезе с 1–2 клетками с широким просветом; часто образуют сережчато облиственные верхушечные побеги ……..... **16**

— Жилка на дорсальной поверхности с четко дифференцированными 2–3(–6) зубчатыми продольными пластиночками; не образуют сережчато облиственных верхушечных побегов или очень редко их образуют ……. **17**

16. Крупные клетки на поперечном срезе жилки на дорсальной стороне по 1–2 и только в верхней части листа, иногда отсутствуют; листья в верхней части большей частью трубчатые или полого килеватые; растет на сфагновых болотах ……. 4. *D. leioneuron*

— Крупные клетки на поперечном срезе жилки на дорсальной стороне обычно по 2, иногда образуют прерывистые пластиночки, часто простираются до средней части листа; листья вверху большей частью килеватые, реже желобчатые; вид с широкой экологической амплитудой …….. 2. *D. bonjeanii*

17. Листья на верхушке туповатые или широко заостренные; клетки по краю в нижней части листа выше ушковой группы широкие, коротко прямоугольные, ближе к жилке более узкие и длинные ..…... 7. *D. nipponense*

— Листья на верхушке заостренные; клетки в нижней части листа выше ушковой группы и у жилки б. м. одинаковые ..... 1. *D. baicalense*

18. Пластинка листа в верхней половине местами 2–3-слойная в 1–2 ряда; обычно верхняя клетка 2–3-слойного фрагмента с сильно мамиллозно выпяченным верхним углом …… 11. *D. transsylvanicum*

— Пластинка листа 1-слойная; клетки гладкие или неравномерно мамилозные …….. 1**9**

19. Клетки верхней части листа (22–)38–67 μm дл., обычно с б. м. неравномерно сильно утолщенными пористыми стенками; жилка на дорсальной

поверхности с 2–4(–6) зубчатыми продольными 1-рядными пластиночками; дорсальный эпидермис в нижней части жилки не дифференцирован или фрагментарный; широко распространенный вид ……... 10. *D. scoparium*

— Клетки верхней части листа (13.5–)22–46 μm дл., со слабо утолщенными, слабо пористыми стенками; жилка на дорсальной поверхности с 2–6 зубчатыми продольными пластиночками, которые иногда могут быть 2-рядными в основании; дорсальный эпидермис в нижней части жилки фрагментарный или полный; Дальний Восток ……..... 5. *D. lorifolium*

20(10). Жилка на поперечном срезе листа с дифференцированным вентральным эпидермисом, сплошным или, изредка, б. м. прерывистым, особенно в верхней части листа ……..... **21**

— Жилка на поперечном срезе листа без дифференцированного вентрального эпидермиса ……..... **29**

21. Листья в верхней части трубчатые, на поперечном срезе б. м. округлые …**22**

— Листья в верхней части килеватые, на поперечном срезе V-образные …… **28**

22. Выводковые веточки (флагеллы) обычно развиты в пазухах верхних листьев ..……..... 14. *D. mayrii* (p. p.)

— Выводковые веточки (флагеллы) отсутствуют …… **23**

23. Листья слабо ломкие; жилка широкая, занимает 1/4–1/2 ширины листа ..……..... 33. *D. fulvum* (p. p.)

— Листья не ломкие; жилка б. м. узкая, занимает 1/15–1/6 ширины листа ….. **24**

24. Листья сухие курчавые; дерновинки б. м. плотные; предпочитает засушливые местообитания ..……... 30. *D. muehlenbeckii*

— Листья сухие односторонне серповидно согнутые или прямые, извилистые; дерновинки рыхлые; произрастает в разных условиях увлажнения ……..... **25**

25. Растения крупные; листья односторонне серповидно согнутые; обитают в основном на почве в лесах и других растительных сообществах, изредка на каменистых субстратах ……..... **26**

— Растения среднего размера или мелкие; листья прямо отстоящие, слегка извилистые, изредка односторонне серповидно согнутые, но тогда растения

среднего размера; обитают в основном в горах, на камнях и между ними .. **27**

26. Листья в верхней части на дорсальной поверхности шероховатые из-за выступающих верхних углов клеток; клетки верхней части листа б. м. изодиаметрические, не пористые …… 29. *D. drummondii*

— Листья в верхней части на дорсальной поверхности гладкие; клетки верхней части листа удлиненные, пористые ..……..... 6. *D. majus* (р. р.)

27. Растения в б. м. плотных дерновинках; листья 3–4 мм дл.; жилка в основании листа занимает около 1/6 его ширины ..... 31. *D. schljakovii*

— Растения в б. м. рыхлых дерновинках; листья 5.5–7 мм дл., жилка в основании листа занимает около 1/9 его ширины ……..... 32. *D. spadiceum*

28. Листья от прямо отстоящих до оттопыренных, сухие курчавые, 6–8(–10) мм дл.; пластинка листа не ломкая; жилка занимает около 1/9–1/6 основания листа …..……..……..... 40. *D. dispersum*

– Листья односторонне серповидно согнутые, 8–10 мм дл.; пластинка листа б. м. ломкая; жилка занимает около 1/6–1/5 основания листа ..…. 39. *D. caesium*

29(20). В пазухах листьев обычно имеются многочисленные разветвленные выводковые веточки (флагеллы); растения от довольно мелких до средних размеров; коробочки прямые, цилиндрические …..……..... **30**

— Выводковые веточки (флагеллы) отсутствуют; растения от средних размеров до крупных; коробочки согнутые, редко прямые (у *D. groenlandicum*) …….. **34**

30. Листья вверху килеватые, с б. м. отогнутыми краями; эпифит …..…… 41. *D. ignatovii* (р. р.)

— Листья вверху желобчатые, с плоскими краями; эпиксилы и эпилиты, изредка на стволах деревьев ……..…… **31**

31. Выводковые веточки не ломкие, листочки отпадают без пенёчка (видны голые участки веточек); листья узкие, 0.2–0.4 мм шир. ….... 15. *D. montanum*

— Выводковые веточки ломкие, листочки отпадают с пенёчками; листья 0.4–0.6 мм шир. ……..... **32**

32. Листья сухие прямо отстоящие или слегка односторонне согнутые (очень

редко курчавые); клетки в верхней части листа коротко прямоугольные до квадратных; широко распространенный вид …..…….. 13. *D. flagellare*

— Листья сухие курчавые; клетки в верхней части листа от квадратных до поперечно прямоугольных; Южная Сибирь и Дальний Восток ..……. **33**

33. Верхушки выводковых листочков туповатые, прижатые; жилка на поперечном срезе в нижней части листа с дифференцированным вентральным эпидермисом (иногда фрагментарным) …..……..... 14. *D. mayrii*

— Верхушки выводковых листочков заостренные, слегка отогнутые; жилка на поперечном срезе без дифференцированного вентрального эпидермиса …..……..... 12. *D. afoninae*

34(29). Листья в верхней части трубчатые, желобчатые ..……... **35**

— Листья в верхней части килеватые ..…… **40**

35. Растения в рыхлых дерновинках; листья отстоящие или оттопыренные, прямые; клетки в верхней части листа удлиненные …..... **36**

— Растения образуют очень плотные дерновинки; листья прижатые до прямо отстоящих, слегка извилистые; клетки в верхней части короткие либо удлиненные, иногда смешанные …..……..... **39**

36. Жилка в верхней части листа с 2–3 клетками указателей, в нижней части листа указатели расположены в 2 слоя, на дорсальной стороне жилка б. м. резко переходит в пластинку листа; дорсальный эпидермис ясно дифференцирован ..……. 6. *D. majus* (морфотип с прямыми листьями)

— Жилка в верхней части из 3 и более указателей, в нижней части указатели обычно расположены в 1 слой, на дорсальной стороне жилка б. м. плавно переходит в пластинку листа; дорсальный эпидермис отсутствует или фрагментарный, если имеется, то состоит из довольно мелких клеток …… **37**

37. Клетки пластинки листа с очень сильно утолщенными стенками; жилка выполняет длинную шиловидную верхушку; листья до 7 мм дл. …..…….. 24. *D. setifolium*

— Клетки пластинки листа со слабо или умеренно утолщенными стенками; жилка не выбегает, оканчивается ниже верхушки или в верхушке листа;

листья 3–5 мм дл. ..…….. **38**

38. Верхушка листа заостренная, с зубчиками по краю; зубцы перистома в нижней части продольно исчерчены ..……... 18. *D. angustum*

— Верхушка листа туповатая, часто ложковидно вогнутая, с цельными краями; зубцы перистома в нижней части гладкие ..…… 22. *D. laevidens*

39. Жилка около 1/5–1/3 ширины основания листа; клетки в верхней части листа изодиаметрические или коротко прямоугольные; верхушка листа заостренная, по краю в разной степени пильчатая ..……..... 19. *D. elongatum*

— Жилка около 1/10–1/5 ширины основания листа; клетки в верхней части листа удлиненные; верхушка листа часто туповатая до ложковидно вогнутой, иногда заостренная, с цельными или слегка пильчатыми краями …..……. 21. *D. groenlandicum*

40(34). Жилка около 1/6–1/3 основания листа; края листа в верхней части плоские или слегка внутрь загнутые, пильчатые, регулярно в 1–2 ряда 2-слойные .. **41**

— Жилка около 1/10–1/5 основания листа; края листа в верхней части внутрь загнутые или плоские, или слегка отогнутые, 1-слойные, реже местами 2-слойные ……..... **42**

41. Жилка на поперечном срезе листа с сопроводителями в центральной части с одной или с двух сторон от указателей, стереиды с утолщенными стенками; листья 0.6–0.9 мм шир.; коробочки согнутые, сухие б. м. ребристые; широко распространенный вид ..……..... 27. *D. fuscescens*

— Жилка на поперечном срезе листа без сопроводителей, стереиды из однородных клеток с утолщенными стенками; листья 0.4–0.7 мм шир.; коробочки прямые, сухие слегка согнутые, гладкие; Дальний Восток ..... 28. *D. hamulosum*

42. Листья односторонне серповидно согнутые; стебель рыхло облиственный; дерновинки обычно рыхлые; стенки клеток слабо или умеренно, равномерно утолщенные ..... 26. *D. flexicaule*

— Листья прямо отстоящие, прямые или извилистые, иногда курчавые; стебель б. м. густо облиственный; дерновинки плотные или рыхлые; стенки клеток

умеренно или б. м. сильно, неравномерно утолщенные ..……... **43**

43. Листья на верхушке туповатые, прямые, на верхушке стебля в сухом состоянии часто закрученные вокруг оси; края листа в верхней части б. м. широко отогнутые; пластинка листа обычно 1-слойная ..……. **44**

— Листья на верхушке заостренные, в сухом состоянии прямые или курчавые; края листа плоские или внутрь загнутые; пластинка листа 1-слойная или по краю с 2-слойными участками ..…….. **45**

44. Листья от слабо до сильно поперечно волнистых; выводковые веточки отсутствуют; коробочки согнутые; обычно растёт на влажной почве; широко распространенный вид ……..... 17. *D. undulatum*

— **Л**истья не бывают поперечно волнистыми; выводковые веточки обычно развиты в пазухах верхних листьев; коробочки прямые; эпифит; Дальний Восток …..……..... 41. *D. ignatovii*

45. Листья из широко яйцевидно-ланцетного основания б. м. резко суженные в заостренную верхушку; европейская часть России ..…….. 16. *D. spurium*

— Листья из яйцевидно-ланцетного основания постепенно суженные, длинно заостренные; б. м. широко распространенные виды ..…… **46**

46. Клетки пластинки листа с умеренно утолщенными стенками, на дорсальной поверхности в верхней части листа с папиллозно выступающими верхними углами; листья в верхней части от б. м. сильно до слабо поперечно волнистых, 6–7 мм дл., узко и длинно заостренные, обычно с плоскими краями ..……... 37. *D. bardunovii*

— Клетки пластинки листа с умеренно или сильно утолщенными стенками, на дорсальной поверхности без выступающих углов; листья не бывают поперечно-волнистыми, до 5.5 мм дл., б. м. коротко заостренные, обычно с загнутыми вовнутрь краями ..…… **47**

47. Листья сухие прижатые, б. м. прямые до извилистых; клетки с неравномерно, сильно или местами слабо утолщенными стенками …….. 36. *D. acutifolium*

— Листья сухие курчавые; клетки с сильно и равномерно утолщенными продольными стенками (сильно выступающими на поперечном срезе листа –

балджингами) ……..... **48**

48. Клетки пластинки листа постепенно укорачиваются от основания вверх, в средней части листа (11–)16.5–31(–52) μm дл.; предпочитает кальцийсодержащие субстраты ..…… 42. *D. septentrionale*

— Клетки пластинки листа б. м. резко переходят от удлиненных в основании к коротким в середине листа, в средней части листа (6–)10–18(–28) μm дл.; предпочитает нейтральные и кислые субстраты ..……. 38. *D. brevifolium*

5.5.3 Конспект видов рода *Dicranum*

Виды в конспекте сгруппированы по секциям, внутри которых расположены по алфавиту. Для каждого вида приведены синонимы, названия на русском языке, морфологическое описание, даны ссылки на рисунки (фотографии) в работе. Номера рисунков, сопровождающие полное описание вида в конспекте, выделены полужирным шрифтом, и затем перечислены номера рисунков, приведенных в тексте других глав диссертации, а также перечислены приложения с упоминанием вида. Указаны экология, распространение, приведена сравнительная характеристика видов. Синонимика таксонов принята нами вслед за опубликованными работами (Ochyra, et al, 2003; Crum, Anderson, 1981; Bellolio-Trucco, Ireland, 1990; Ignatov et al., 1992; Takaki, 1964; Noguchi, Iwatsuki, 1988; Hegewald, 1977; Gao, 1994; Peterson, 1979; и т.д.). Спорные варианты пропущены для последующего уточнения. Например, *D. labradoricum* Müll. Hal. относят в синонимы как *D. elongatum* (Crum, Anderson, 1981), так и *D. groenlandicum* (Williams, 1913; Peterson, 1979; Ignatov et al., 1992). Или *D. congestum* Brid., который относят в синонимы либо *D. fuscescens* (Crum, Anderson, 1981), либо *D. flexicaule* (Ochyra et al., 2003; Hodgetts et al., 2020). В Приложении Б дан «Список изученных образцов», где нумерация видов соответствует их нумерации в Главе 5.

5.5.3.1 Секция **I. *Dicranum***

5.5.3.1.1 ***Dicranum baicalense*** Tubanova, Arctoa 31(2): 147, f. 2–3. 2022 — **Дикранум байкальский.** Рисунки **5.5,** 4.5: 4, 4.8: 3, 4.12: 1, 4.14: 2, 4.16: 1, 4.21: 3, 6.6. Приложения А; Б; В: Рисунки В.6, В.7; Г: Карта Г.5.

Растения довольно крупные, в рыхлых дерновинках, желтоватые до светло-зеленого цвета, б. м. блестящие. *Стебель* 6–8 см дл., войлочный, б. м. густо облиственный. *Листья* односторонне обращенные, иногда слегка серповидно согнутые, сухие мало измененные, (5–)5.5–7×0.6–0.9 мм, из яйцевидно- ланцетного основания постепенно длинно заостренные, килеватые или слегка желобчатые в верхней части; *края* листа 1-слойные, выше середины пильчатые, плоские; *пластинка* листа 1-слойная, на поперечном срезе листа клетки неравномерно мамиллозные; *жилка* довольно узкая 85–120(–130) μm шир., занимает около (1/11–)1/9–1/7 ширины листа, оканчивается ниже верхушки или в верхушке листа, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с дорсальным и вентральным стереидными пучками, с дорсальным эпидермисом, вентральный эпидермис отсутствует, на дорсальной стороне с 2–3(4) зубчатыми продольными пластиночками; *клетки верхней части* листа удлиненные, (35–)60–105(–142)×(9–)10–12.5(–14.5) μm, со слабо утолщенными стенками, пористые; *клетки основания* листа удлиненно прямоугольные или линейные (69–)82–124(–159)×(9–)11–15(–18) μm, умеренно толстостенные, пористые; *клетки углов основания* листа 2-слойные, буроватые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Ложнооднодомный*. *Спорофиты* часто, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* обратнояйцевидный с короткой жилкой, не доходящей до верхушки, вверху туповатый, резко суженный в короткое острие, гладкое или с несколькими зубчиками. *Ножка* 2.5–3 см, желтоватая. *Коробочка* 2.5 мм, согнутая, гладкая, коричневая. *Колечко* 1-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки тонкостенные. *Споры* 13–24 μm, папиллозные.

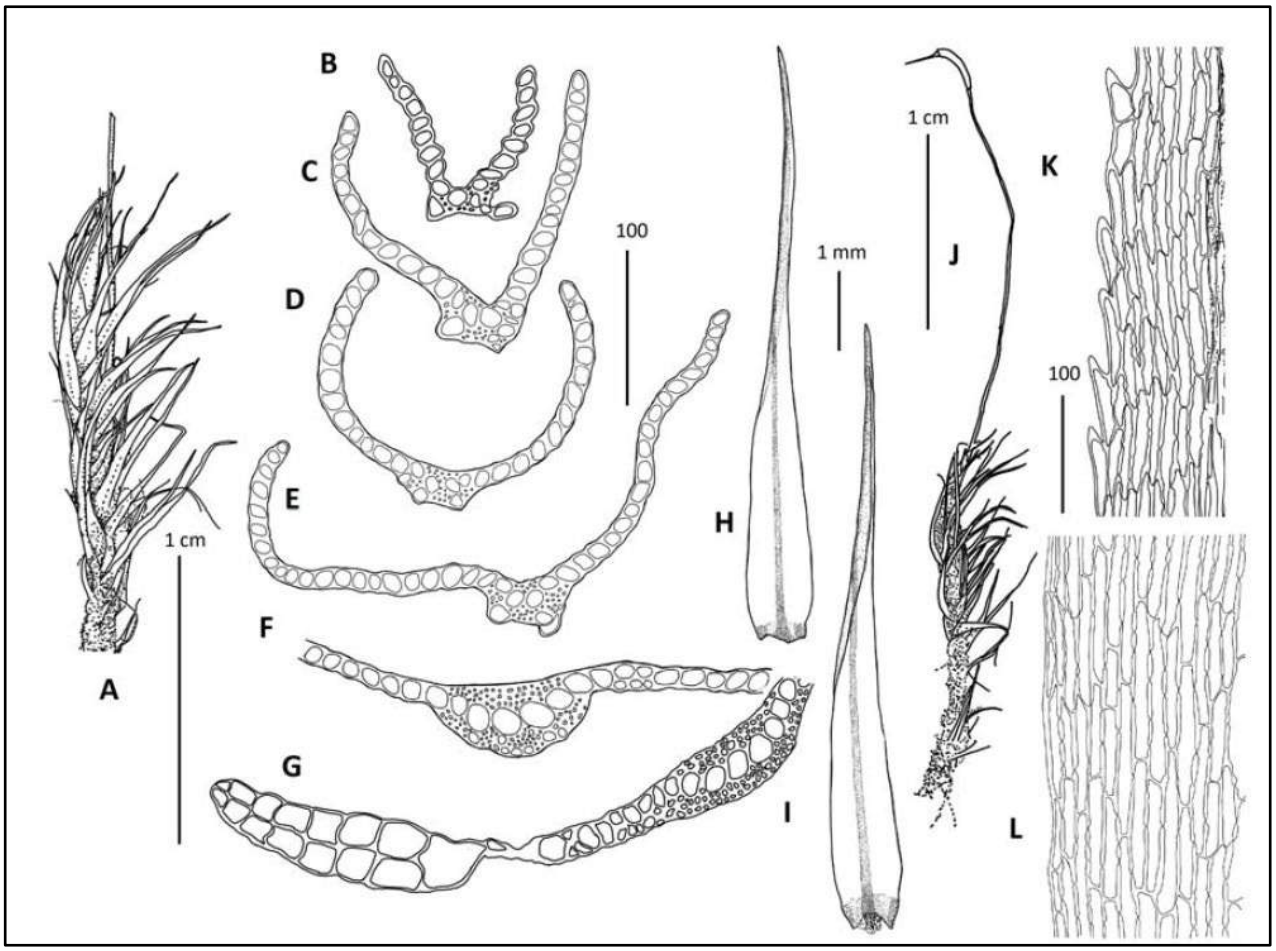


Рисунок 5.5 *Dicranum baicalense*: влажное растение – A; поперечный срез листа – B–G; листья – H–I; сухое растение со спорофитом – J; клетки верхней части листа – K; клетки основания листа – L. Шкала: 1 см для A, J; 1 мм для H, I; 100 мкм для B–G, K–L.

Описан из России (Бурятия). Известен в России по югу Сибири от оз. Байкал до Приморского края на Дальнем Востоке. Отмечен на северо-востоке Китая и в Монголии (Huang et al., 2024b; Ellis et al., 2025). Растет на гнилой древесине, корнях деревьев, почве и подстилке в смешанных лесах. В Амурской области этот вид найден на покрытых мелкоземом гранитных обнажениях.

Dicranum baicalense своими односторонне отстоящими листьями, удлиненными пористыми клетками в верхней части листа и наличием пластиночек на дорсальной стороне жилки близок к *D. scoparium,* но листья у *D. baicalense* прямые, распростёртые, клетки верхней части листа более длинные 70–100 μm тогда как у *D. scoparium* листья односторонне серповидно-согнутые, клетки 25–60 μm. Кроме того, у *D. baicalense* амплитуда ширины клеток небольшая, они б. м. равномерно расширенные (10–12.5 μm), а у *D. scoparium* клетки сильнее

различаются и не равномерно расширенные (10–17 μm); у *D. baicalense* на поперечном срезе листа клетки неравномерно неправильно маммилозные, а у *D. scoparium* клетки б. м. правильные, гладкие; у *D. baicalense* коробочка в сухом состоянии гладкая, а у *D. scoparium* ребристая. Отличия *D. baicalense* от *D. japonicum* следующие: клетки верхней части листа узкие и ширина клеток равномерная против широких и неравномерно расширенных; клетки углов основания 2-слойные против 2–4-слойных; коробочки у этих видов согнутые, но ширина коробочки у *D. baicalense* равномерная по всей длине, сухая гладкая, в то время как у *D. japonicum* слегка расширенная к устью, сухая б. м. ребристая. Ещё один азиатский вид с длинными клетками *D. orthophyllum* отличается от *D. baicalense* всесторонними отстоящими листьями, более длинными клетками верхней части листа (90–140 μm против 70–100 μm) и прямой, а не согнутой коробочкой.

5.5.3.1.2 ***Dicranum bonjeanii*** De Not., Elenc. Musch. 29. 1837. — *D. juniperifolium* Sendtn., Flora 23: 59. 1840. — *D. congestiforme* Müll. Hal. & Kindb., Macoun, Cat. Canad. Pl. 6: 29. 1892. — *D. dipteuroneuron* Müll. Hal., Flora 70: 221. 1887. — *D. planoalare* Müll. Hal. & Kindb., Macoun, Cat. Canad. Pl. 6: 31. 1892. — *D. undulifolium* Müll. Hal. & Kindb., Macoun, Cat. Canad. Pl. 6: 32. 1892. — *D. subpalustre* Müll. Hal. & Kindb., Macoun, Cat. Canad. Pl. 6: 33. 1892. — *D. roellii* (Barnes) Kindb., Hedwigia 35: 60. 1896. — *D. hyalinum* Kindb., Hedwigia 35: 61. 1896. — *D. interlludens* Stirt., Ann. Scott. Nat. Hist. 12 (46): 114. 1903. — *D. undulatum* Turner, Miscol. Hibern. Spic. 59. 1804. nom. illeg. — *D. perichaetiale* Kindb., Hedwigia 35: 61. 1896. nom. illeg. — *D. latifolium* J.J. Amann, Fl. Mouss. Suisse 2: 53, pl. 3, f. 4. 1918. nom. illeg. — **Дикранум Бонжана**. Рисунки **5.6,** 4.11: 3, 4.15: 5, 4.21: 7, 6.3. Приложения А; Б; В: Рисунок В.8; Г: Карта Г.6.

Растения среднего размера, в рыхлых и густых дерновинках, светло-зеленые, желто-зеленые до буроватых, б. м. блестящие. *Стебель* 3–6(–8) см дл., слабо войлочный, часто на верхушке стебля образуется сережчато облиственный молодой побег. *Листья* прямо отстоящие до слегка оттопыренных, реже

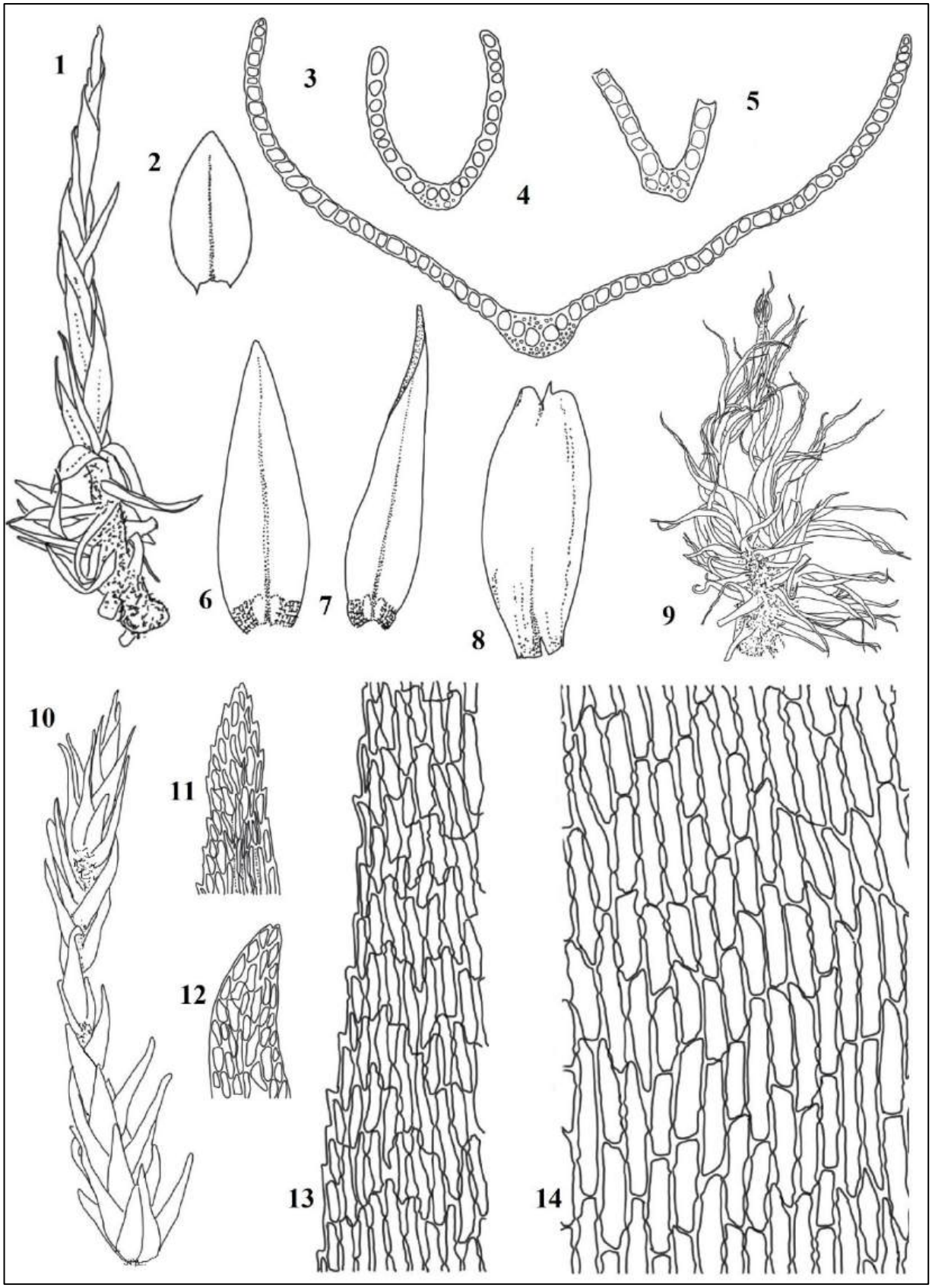


Рисунок 5.6 *Dicranum bonjeanii*: сухое растение – 1, 10; лист верхушечного побега – 2; поперечный срез листа – 3–5; листья –6–7; внутренний перихециальный лист – 8; сухое растение с удлиненными поперечно-волнистыми листьями – 9; верхушка листа – 11–12; клетки верхней части листа – 13; клетки основания листа – 14.

прилегающие, редко слабо серповидно согнутые, сухие не измененные, (2.5–)3.5–5(–7)×0.7–1.3(–1.6) мм, из удлиненно яйцевидного основания постепенно суженные в ланцетную верхушку, вверху туповато заостренные, килеватые или желобчатые; *листья сережчатого побега* прижатые, 3–3.5×1.2–1.5 мм, из широко яйцевидного или эллиптического основания суженные в короткую верхушку, туповато заостренные или туповатые, б. м. ложковидно вогнутые, с более широкими и короткими клетками; *края* листа в верхней части туповато пильчатые или б. м. остро пильчатые, реже почти цельные; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая не волнистая или от слабо до сильно поперечно-волнистой; *жилка* слабая, 50–100 μm шир., узкая, занимает около 1/20–1/10 ширины листа, обычно оканчивается немного ниже верхушки листа, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, вентральным и дорсальным стереидными пучками, дорсальный и вентральный эпидермисы отсутствуют, на дорсальной стороне в верхней части листа имеются 2 крупные клетки, которые иногда выдаются за контур жилки в местах, где жилка имеет зубцы, которые не сливаются в продольные пластиночки или иногда сливаются во фрагментарные низкие продольные пластиночки; *клетки верхней части* листа удлиненные, часто неправильно угловатые, (28.5–)44–74.5(–126.5)×(9–)14.5–21(–28) μm, с неравномерно утолщенными пористыми стенками; *клетки основания* листа прямоугольные до линейных, (40–)61–94(–131.7)×(11–)14–18.5(–22.6) μm, с утолщенными стенками, пористые; *клетки углов основания* листа 2-слойные, бурые, не достигающие жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Вегетативное размножение* осуществляется с помощью ломкой верхушки молодого побега стебля. *Ложнооднодомный*. *Спорофиты* редко, по 1–2 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* высоковлагалищный широкий обратно яйцевидный с очень короткой и слабой жилкой, на верхушке выямчатый резко суженный в короткое острие, выполненное пластинкой листа. *Ножка* 2.0–3.0 см дл., желтоватая. *Коробочка* наклоненная, 1.5–2 мм дл., продолговатая, слегка согнутая, сухая неясно бороздчатая. *Колечко* 1–2-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки тонкостенные. *Споры* 16–24 μm, папиллозные.

Описан с северо-запада Италии (Ne'boschi della Mandria). Широко распространенный вид, известен в Северной Америке, Гренландии, Европе, значительно реже в Азии. В России распространен почти во всех регионах, но гораздо реже близкородственного вида *D. scoparium*. Растет на сырых заболоченных лугах, минеротрофных болотах, на минеральном грунте на слабо нарушенных местах, изредка на валежнике и основании стволов деревьев. Название дано в честь Джозефа Бонжана (J. Bonjean, 1780–1846), итальянского ботаника.

Dicranum bonjeanii часто путают с *D. leioneuron*, с которым он морфологически очень близок, а вариабельность признаков этих видов довольно широкая. Но тем не менее, их можно различать по следующим признакам: 1) крупные клетки на дорсальной стороне жилки обычно по 2 и иногда образуют прерывистые пластинки, часто простираются до средней части листа против 1–2 клетки на дорсальной стороне жилки довольно слабые и имеются только в верхней части листа, иногда отсутствуют; 2) листья в верхней части большей частью килеватые до желобчатых против в верхней части большей частью трубчатые до полого килеватых; 3) вид с широкой экологической амплитудой против предпочитающего сфагновые болота. Судя по гербарным образцам, можно спутать с *D. polysetum*, по поперечно-волнистым листьям и у которого пластинки на дорсальной стороне жилки могут быть довольно слабыми, но у этого вида обычно листья острые, с острыми крупными зубцами. Сложно бывает отличить от не типичных, прямолистных и слабо развитых образцов *D. scoparium*, от которого *D. bonjeanii* отличается слабой жилкой с очень слабыми пластинками до отсутствующих, тогда как у *D. scoparium* пластинки всегда б. м. хорошо развиты, и на поперечном срезе видны 3–4 «зубца» на дорсальной стороне жилки. Также эти виды различаются формой верхушки внутреннего перихециального листа – выемчатой у *D. bonjeanii*, в отличие широко заостренной у *D. scoparium*. Но у этих видов спорофит встречается не часто.

5.5.3.1.3 ***Dicranum japonicum*** Mitt., Trans. Linn. Soc. London, Bot. 3: 155. 1891. — **Дикранум японский**. Рисунки **5.7**, 3.23, 4.10: 2, 4.12: 5, 4.17: 5, 6.6. Приложения А; Б; В: Рисунки В.9, В.10; Г: Карта Г.7.

Растения средних размеров до крупных, в довольно рыхлых дерновинках, желтовато-зеленые или желтовато-бурые, слегка блестящие. *Стебель* 4–5(–12) см дл., б. м. рыхло облиственный, густовойлочный. *Листья* в средней части стебля отстоящие от стебля почти под прямым углом, верхние иногда б. м. серповидно согнутые, и обращенные в одну сторону или прямо отстоящие и прямые, сухие мало измененные, 8–9(–11)×0.9–1.1 мм, из продолговатого основания линейные, постепенно суженные в длинную острую верхушку, килеватые; *края* листа 1-слойные, плоские, зубчатые или остропильчатые в верхней половине листа; *пластинка* листа 1-слойная, не волнистая, клетки на поперечном срезе неравномерно мамиллозные; *жилка* узкая, 90–120 μm шир., занимает около 1/11–1/9 ширины листа, оканчивается в кончике или немного ниже, на дорсальной стороне с 2–3 низкими, зубчатыми продольными пластиночками, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с дорсальным и вентральным стереидными пучками, дорсальный (иногда фрагментарный в нижней части) и вентральный эпидермисы отсутствуют; *клетки верхней части* листа длинные, (68–)80–112(–136)×(11.5–)12.5–15.5(–18) μm, с утолщенными и сильно пористыми стенками; *клетки основания* листа прямоугольные до линейных, (75–)82–130(–173)×(14–)16–19(–20) μm, с утолщенными, сильно пористыми стенками; *клетки углов основания* листа 2–4-слойные, бурые, не достигающие жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются в большом количестве, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Ложнооднодомный*. *Спорофиты* редко, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* высоковлагалищный широко овальный с узкой длинной выбегающей жилкой с широко заостренной верхушкой, резко суженный в длинное пильчатое острие из выбегающей жилки и пластинки. *Ножка* длинная, 4–5(–6) см дл., ярко-красная до красновато-желтой. *Коробочка*

2.5–3(–4.5) мм дл., согнутая, сухая слегка бороздчатая. *Колечко* 1–2(3)-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки тонкостенные. *Споры* 13–24 μm, папиллозные.

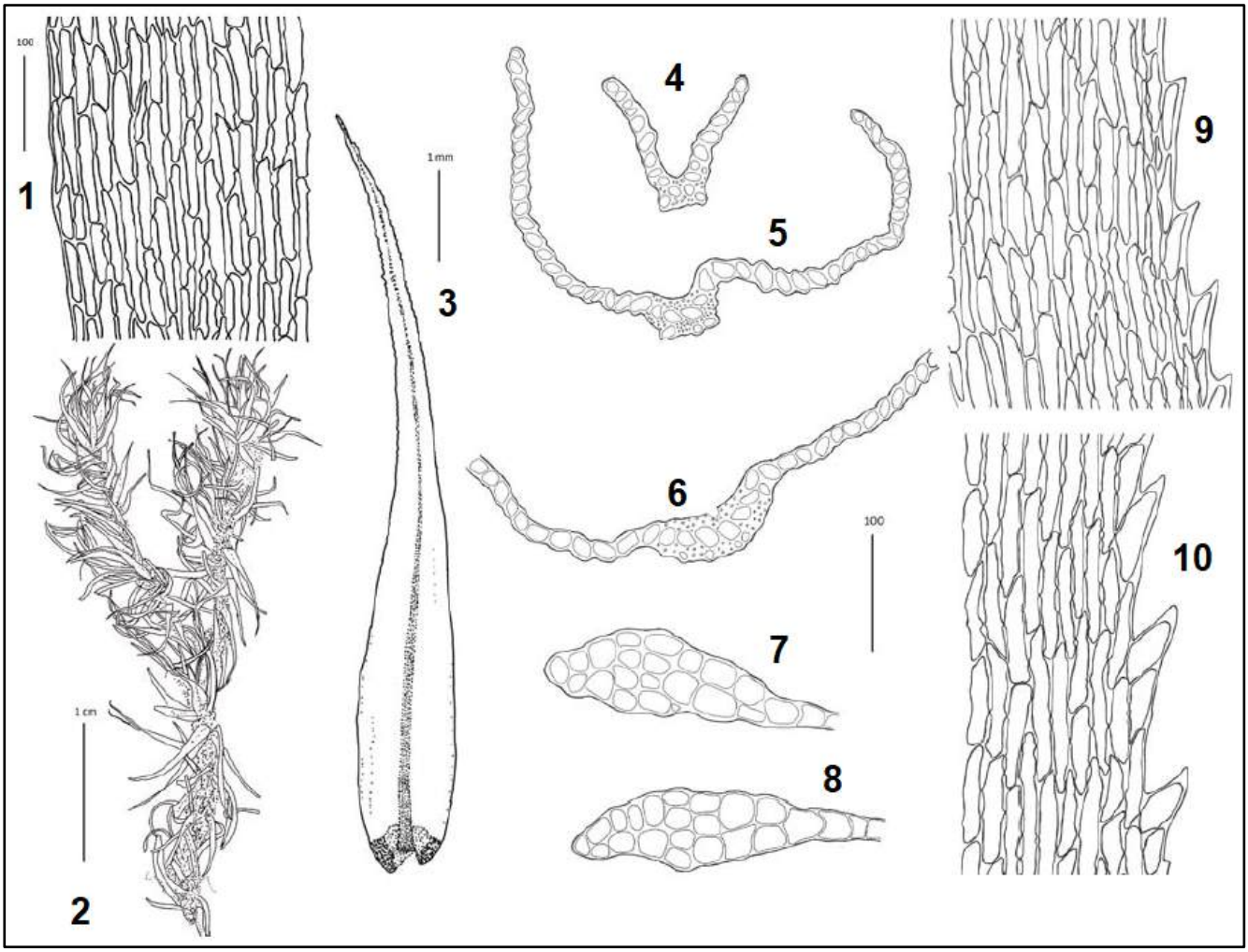


Рисунок 5.7 *Dicranum japonicum*: клетки основания листа – 1; сухое растение –2; лист – 3; поперечный срез листа – 4–6; поперечный срез клеток углов основания листа – 7, 8; клетки верхней части листа – 9, 10. Масштаб: 1 см для 2; 1 мм для 3; 100 мкм для 1, 4–10.

Описан из Японии (Oyama and Fujisan). Известен также из Китая и Кореи. В России вид встречается довольно редко в регионах Дальнего Востока с муссонным климатом: на Камчатке, южных Курилах и в Приморском крае. Растет на почве, камнях со слоем гумуса и лесной подстилке на открытых участках и в смешанных лесах. В Японии “этот вид чаще всего растет на богатой гумусом почве в умеренно влажных и затененных местах, где этот вид иногда образует широкие чистые ковры, как это делает *D. scoparium*” (Takaki, 1964: c. 117).

По морфологическим признакам *Dicranum japonicum* своими оттопырено-отогнутыми листьями наиболее близок к *D. polysetum*, но листья у него б. м. гладкие против сильно поперечно-волнистых; обычно 1 спорофит из перихеция против 3–7; клетки верхней части листа более длинные, начиная от 70 μm против от 40 μm. Наличием длинных и неправильно мамиллозных на срезе клеток и прямых листьев *D. japonicum* б. м. близок к *D. orthophyllum,* от которого он отличается отогнутыми листьями ниже верхушки стебля против слегка отстоящих до прижатых к стеблю в сухом состоянии, а также слегка согнутой чуть более расширенной к устью коробочкой против цилиндрической, прямой. От остальных видов рода *Dicranum* с пластинкой на дорсальной поверхности жилки *D. japonicum* хорошо отличается. Отличия от *D. baicalense* обсуждаются в комментариях к нему. Основные отличия *D. japonicum* от *D. scoparium* с прямыми листьями следующие: 1) клетки верхней части листа 80–110 μm против 40–60 μm; 2) прямая коробочка против согнутой; 3) листья прямые оттопыренные против листья б. м. прижатые или прямоотстоящие.

У образцов *Dicranum japonicum* с Дальнего Востока России наблюдается небольшое изменение размера клеток дистальной пластинки по сравнению с типовым образцом. Например, клетки в кунаширских образцах *D. japonicum* составляют (63–)88–128(–143)×13–17(–20) мкм, а в образцах из Приморского края – (47–)72–112(–143)×(14–)15.5–20(–24) мкм. Эти клетки шире, чем у типового экземпляра. Клетки углов основания листа у верхних молодых листьев часто состоят всего из 2 слоев. По литературным данным, во флоре мхов Японии длина клеток верхней части листа указана 45–80 мкм (Noguchi, Iwatsuki, 1987). Изучение образцов этого вида из Японии показало, что клетки верхней части пластинки листа 50–75 мкм длиной и клетки углов основания листа только 2-слойные. Только у одного исследованного образца из Японии (№1311) морфологические признаки совпадали с данными типового образца, но имели более длинные клетки пластинки листа и 2–4-слойные клетки углов основания.

5.5.3.1.4 ***Dicranum leioneuron*** Kindb., Bull. Torrey Bot. Club 16: 92. 1889. — **Дикранум гладкожилковый**. Рисунки **5.8,** 4.11: 4. Приложения А; Б; В: Рисунок В.11; Г: Карта Г.8.

Растения средних размеров, в б. м. рыхлых дерновинках, желто- или буровато-зеленые, б. м. блестящие. *Стебель* около 2–3(–8) см дл., слабо войлочный, часто на верхушке стебля, иногда на боковых ветвях, образуется сережчато облиственный молодой побег. *Листья* прямо отстоящие до отстоящих, прямые, сухие прямо отстоящие слегка извилистые, (2.2–)3.4–4.9(–5.8)×(0.5–)0.7–1.0(–1.2) мм, из обратнояйцевидного основания постепенно суженные в острую до туповато заостренной верхушку, вверху желобчатые или трубчатые до слегка полого килеватых; *листья сережчатого побега* прижатые 3–3.5×1.2–1.5 мм, из широкояйцевидного или овального основания тупые, б. м. ложковидно вогнутые до туповато заостренных с более широкими и короткими клетками; *края* листа 1-слойные, гладкие до слабо пильчатых в верхней части; *пластинка* листа 1-слойная, б. м. гладкая до слегка шероховатой из-за неправильно мамиллозных клеток; *жилка* узкая, 45–80(–90) μm шир., занимает около 1/20–1/10 ширины листа, оканчивается немного ниже верхушки листа, на поперечном срезе с 1 рядом указателей из 3–5 клеток с средней части, со слабыми дорсальным и вентральным стереидными пучками, дорсальный и вентральный эпидермисы отсутствуют, на дорсальной стороне в верхней части имеются 1–2 крупные клетки до отсутствующих, не образующие продольных пластиночек; *клетки верхней части* листа удлиненные, (42–)57–83(–110)×(8.3–)10.5–18(–24.5) μm, с равномерно или б. м. не равномерно утолщенными и пористыми стенками; *клетки основания* листа прямоугольные до линейных, (53.5–)80–115(–142)×(12–)14.5–19(–25) μm, с утолщенными, сильно пористыми стенками; *клетки углов основания* листа 2-слойные, бурые, не достигающие жилки, тонкостенные ломкие клетки между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* отсутствуют, вегетативное размножение осуществляется с помощью ломкой верхушки стебля с туповатыми листочками. Генеративные органы не изучены. [*Двудомный*

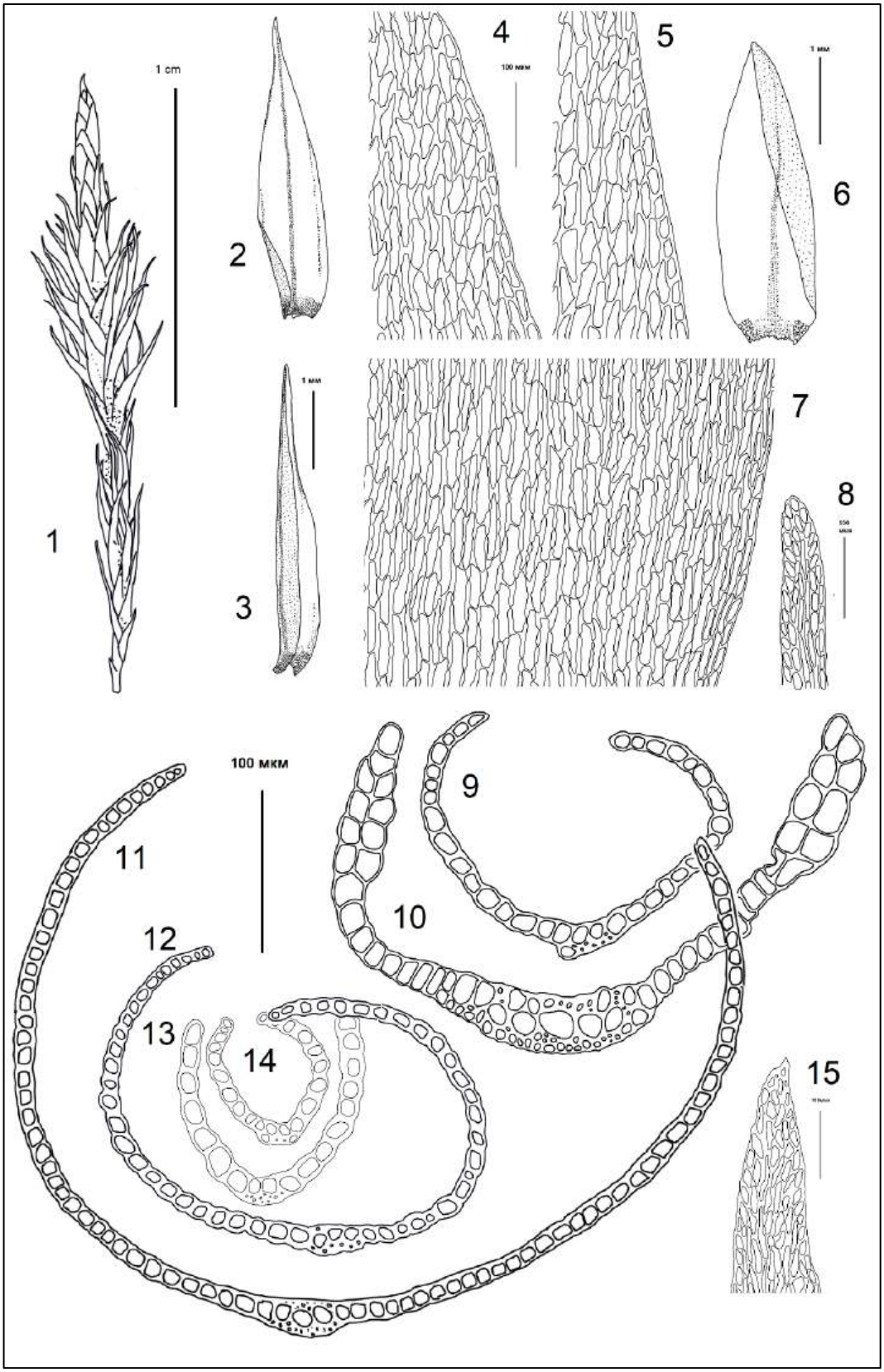


Рисунок 5.8 *Dicranum leioneuron* (Sweden, 06.10.2002, Hedenäs L. #B116708 Dupla (S, UUH)): сухое растение – 1; листья середины стебля – 2–3; клетки верхней части листа – 4–5; клетки основания листа – 6; лист сережчато облиственного побега стебля – 7; верхушка листа – 8, 15; поперечный срез листа – 9–14.

(возможно, *ложнооднодомный*). *Спорофиты* по 1 из перихеция. *Перихециальные листья* резко суженные в гладкую или слегка мелкогородчатую верхушку. *Ножка* 2–5 см дл., светло желтая, очень тонкая. *Коробочка* 2.5–3 мм, зеленовато-коричневая, узкоцилиндрическая, согнутая, сухая бороздчатая. Перистом типичный для видов рода. *Колечко* не изучено. *Споры* 18–25 μm, слабо папиллозные.]

Описан из Канады (Nova Scotia). Приводится в Европе (Финляндия, Швеция, Норвегия, Германия, Эстония, Латвия, Шотландия) и с севера Северной Америки (Ньюфаунленд, Новая Шотландия, Квебек, Онтарио). В России ранее приводился для многих регионов, но молекулярно-филогенетический анализ не подтвердил пока ни одной находки вида в России. Вероятно, вид встречается на северо-западе европейской части России. Растет на верховых болотах среди сфагновых мхов (pH 3.5–4.0). Морфологическое описание и рисунок по фотографии этого вида для «Флоры мхов России» (2025) приводится по образцам из Швеции, принадлежность которых к этому виду подтверждена с помощью анализа ДНК (Lang et al., 2015).

Изученные образцы *Dicranum leioneuron* габитуально схожи с *D. laevidens*, но отличаются наличием на дорсальной стороне жилки 1–2 увеличенных клеток (не всегда имеющихся в наличии), тогда как у *D. laevidens* дорсальный эпидермис не дифференцирован; у *D. leioneuron* листья с б. м. широкими туповатыми верхушками, по краю слабо пильчатые, а у *D. laevidens* верхушки листьев узкие, тупые, ложковидно вогнутые, с цельными краями. Их можно также различать по признакам спорофитов, но они встречаются очень редко. Отличия от морфологически сходного *D. bonjeanii* рассмотрены в комментариях к этому виду.

5.5.3.1.5 *Dicranum lorifolium* Mitt., J. Proc. Linn. Soc., Bot., Suppl. 1: 15. 1859. — **Дикранум ремнелистный.** Рисунок **5.9**; 3.40; 4.7: 12; 4.16: 5; 5.10, 6.6. Приложение А; Б; В: Рисунок В.12; Г: Карта Г.9.

Растения средних размеров, в рыхлых или густых дерновинках, ярко-, желто- или буровато-зеленые, б. м. блестящие. *Стебель* 3(–7) см дл., со слабо развитым войлоком или очень густым белым или буроватым войлоком. *Листья*

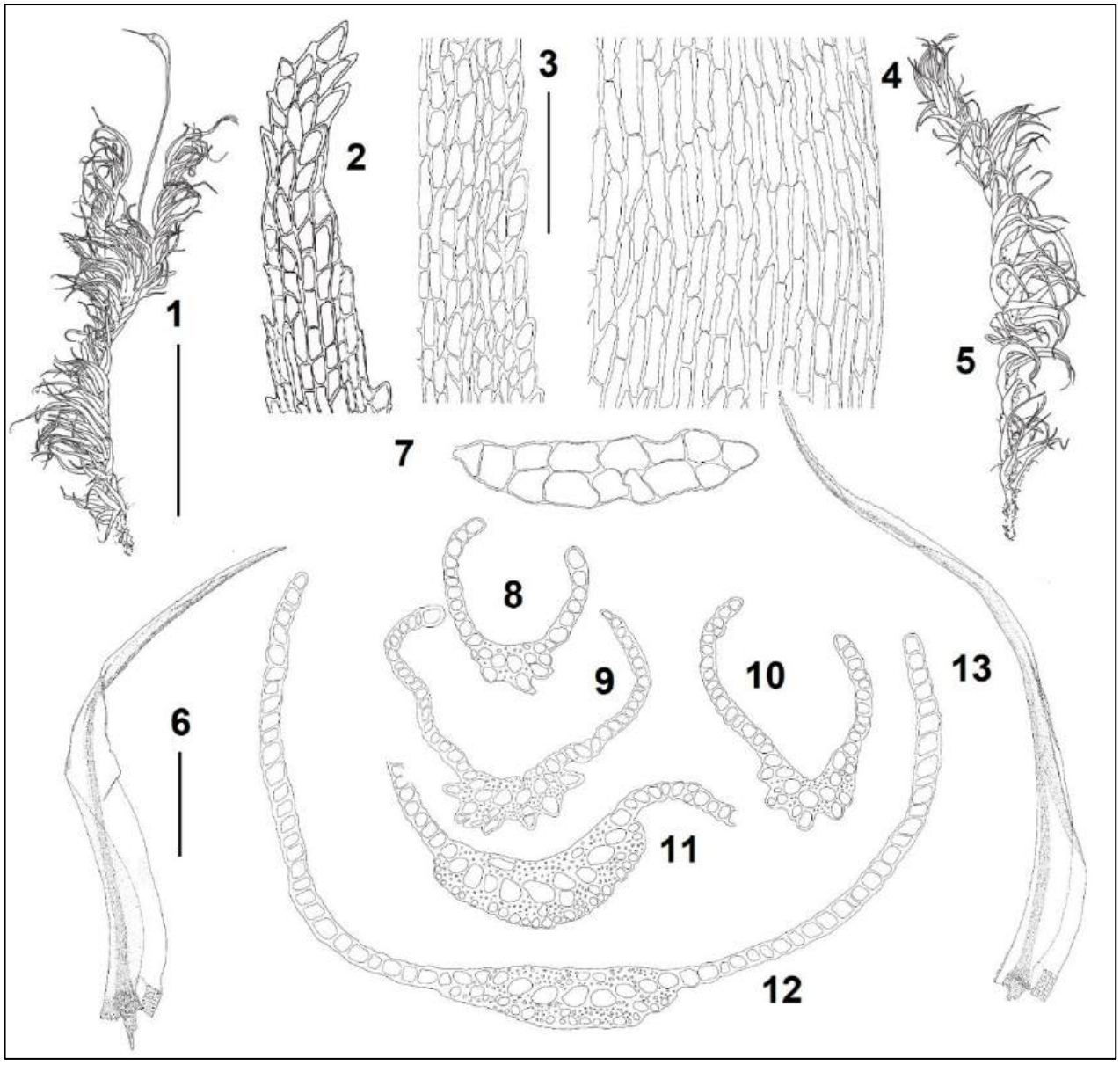


Рисунок 5.9 *Dicranum lorifolium*: сухое растение со спорогоном – 1; верхушка листа – 2; клетки верхней части листа – 3; клетки основания листа – 4; влажное растение – 5; листья – 6, 13; поперечный срез листа – 7–10, 12; поперечный срез клеток основания листа – 11. Масштаб: 1 см для 1, 5; 1 мм для 6, 13; 100 мкм для 2–4, 7–12.

односторонне серповидно согнутые, сухие односторонне серповидно согнутые с извилистыми до закрученных верхушками, (4–)5–7(–9)×0.8–1.0(–1.5) мм, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно суженные в длинную узкую острую верхушку, вверху килеватые или желобчатые; *края* листа 1-слойные, сильно пильчатые в верхней части, плоские; *пластинка* листа 1-слойная, слегка шероховатая из-за неправильно мамиллозных клеток, не волнистая; *жилка* сильная, 125–150 μm шир., занимает около 1/10–1/6 ширины листа, оканчивается

ниже верхушки листа или коротко выбегает, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с дорсальным и вентральным стереидными пучками, без вентрального эпидермиса, дорсальный эпидермис в нижней части имеется полный до фрагментарного, в верхней части отсутствует, на дорсальной стороне с 4–6 продольными пластиночками 1–2 клетки высотой и шириной в основании, разделенными группой стереид; *клетки верхней части* листа удлиненные, (13.5–)22–46(–75.5)×(6–)7.5–12(–15) μm, со слабо утолщенными и со слабо или не пористыми стенками, б. м. неправильно мамиллозные; *клетки основания* листа прямоугольные до линейных, (36–)50–77.5(–106)×(9–)10.5–14(–18) μm, умеренно толстостостенные, сильно пористые; *клетки углов основания* листа 2-слойные, бурые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Двудомный. Спорофиты* не часто, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* овальный или обратнояйцевидный с узкой, длинной выбегающей жилкой и туповатой верхушкой, резко суженный в длинное острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 1.5–2 см дл., красновато-коричневатая. *Коробочка* 2–3 мм дл., слабо-согнутая или умеренно согнутая, темно-коричневая, сухая гладкая или слабо борозчатая. *Колечко* 1-рядное, отпадающее фрагментарно, клетки толстостенные. *Споры* 20–25 μm, папиллозные.

Описан из Непала (Nepal). Известен также из Индии, Китая и Японии, в России встречается на юге Дальнего Востока. Растет на почве, гнилой древесине, камнях и валунах в лесах. Впервые в России *Dicranum lorifolium* был приведен под вопросом по результатам молекулярно-генетических исследований по образцам с согнутыми коробочками (Lang, Stech, 2014). Сомнения были из-за того, что коробочка в первоописании прописана как прямая цилиндрическая. Недавно лектотипом вида был выбран образец из Непала (NY01094020) с б. м. согнутой коробочкой (Рисунки 3.40: 1a, 5.10) (Long, 2022). Настоящее описание вида основано на образцах из России с согнутыми коробочками, имеющими сходные молекулярно-генетические данные с образцами из статьи (Lang, Stech, 2014).



Рисунок 5.10 Коробочка образца *Dicranum lorifolium,* выбранного с лектотипом (Непал, NY01094020).

Этот вид относится к типовой секции *Dicranum* по наличию пластинок на дорсальной стороне жилки и отличается от *D. scoparium* следующими признаками: 1) длинно и узко заостренные листья, на кончике б. м. кудрявые против более широких на верхушке, прямых, не кудрявых; 2) клетки со слабо утолщенными и слабо пористыми или без пор стенками в верхней части листа против имеющих сильно утолщенные стенки; 3) продольные пластиночки местами до 2 клеток шириной в основании против состоящих из 1 ряда клеток; 4) часто образует дорсальный эпидермис на жилке в нижней половине листа против редко; 5) клетки на поперечном срезе листа неправильно слабо мамиллозные против б. м. гладких. От другого вида с укороченными клетками в верхней части листа и пластинками на дорсальной стороне жилки – *D. transsylvanicum,* отличается 1-слойной пластинкой листа. От других видов секции отличается более короткими клетками верхней части листа и узкими извилистыми в верхней части листьями.

5.5.3.1.6 *Dicranum majus* Sm., Fl. Brit., 3: 1202. 1804. — *D. majus* Turner, Muscol. Hibern. Spic. 58–59. 1804. — *D. polysetum* Brid. Muscol. Recent. Suppl. 1: 174. 1806.— *D. scoparium* var. *majus* (Turner) Wahlenb., Fl. Carpat. Princ. 343. 1815. — *D. scoparium* var. *latifolium* J. Kickx f., Fl. Cript. Louvain 51. 1835. — *D. takakii* Sakurai., J. Jap. Bot. 27: 153. 1952. — **Дикранум большой**. Рисунки **5.11,** 4.7: 6, 4.7: 11, 4.12:

4, 4.16: 6, 5.12. Приложения А; Б; В: Рисунок В.13; Г: Карта Г.10.

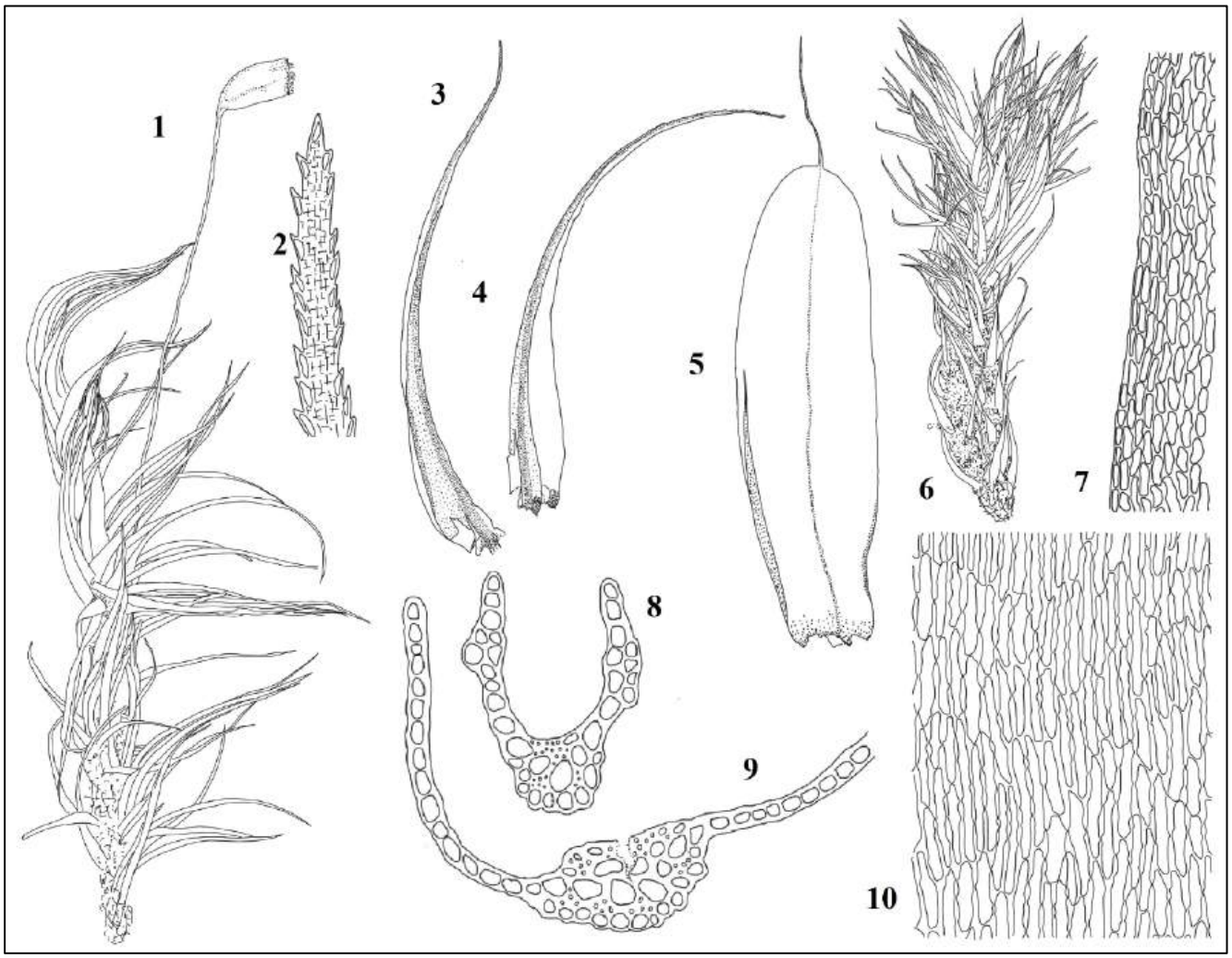


Рисунок 5.11 *Dicranum majus*: влажное растение со спорофитом – 1; верхушка листа – 2; листья – 3–4; внутренний перихенциальный лист – 5; сухое растение с прямыми листьями – 6; клетки верхней части листа – 7; поперечный срез листа – 8–9; клетки основания листа – 10.

Растения крупные, в рыхлых и густых дерновинках, ярко-, желтовато- или буро-зеленые, б. м. блестящие. *Стебель* 3–8(–15) см дл., слабо или умеренно войлочный. *Листья* односторонне серповидно согнутые или прямые, прямоотстоящие, сухие в верхней части побегов мало измененные, прямые или односторонне серповидно согнутые, а нижние извилистые до слабо скрученных, изредка слабо поперечно волнистые, (3.5–)6–9(–12)×0.9–1.5 мм, из б. м. широкого яйцевидно-ланцетного основания постепенно суженные в длинную, узкую верхушку, вверху желобчатые; *края* листа1-слойные, вверху туповато или остро пильчатые; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая, или ближе к краю (за 2–3 клетки

от края) с 1–2(–3) рядами из 2 слоёв клеток, которые протягиваются параллельно краю из верхней части до середины листа, иногда очень слабая и малозаметная; *жилка* узкая, 80–110 μm шир., занимает около 1/14–1/9 ширины листа, оканчивается в верхушке листа или коротко выбегает, вверху на дорсальной стороне слабо или б. м. сильно шероховатая от мамиллозно выступающих углов клеток, на поперечном срезе с (1)2 рядами указателей, с вентральным и дорсальным стереидными пучками, с дорсальным эпидермисом, без дифференцированного или с дифференцированным вентральным эпидермисом до прерывистого в нижней части листа; *клетки верхней части* листа удлиненные, (29–)44–83(–123)×(6.5–)8.5–12(–15.5) μm, с умеренно утолщенными, от слабо до сильно пористых, стенками; *клетки основания* листа удлиненные до линейных, (26–)70–114(–174)×(7.5–)10–14(–18) μm, умеренно толстостенные, пористые; *клетки углов основания* листа 1–2(3)-слойные, бурые, не доходящие или почти доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками клетки между клетками углов основания и жилкой имеются в большом количестве, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Ложнооднодомный*. *Спорофиты* изредка, по (1–)2(–5) из одного перихеция. *Внутренний перихециальный лист* овально-яйцевидный высоковлагалищный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке туповатый, резко суженный в длинное острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 2–3.5(–5) см дл., желтоватая. *Коробочка* 2–3 мм дл., слегка наклоненная, до горизонтальной, согнутая, сухая слабо морщинистая или слабо бороздчатая. *Колечко* 2–3-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки тонкостенные. *Споры* 15–20 μm, слабо папиллозные.

Описан из Англии. Широко распространенный вид в Европе, северной половине Северной Америки, в Азии доходит до юга Китая и Тайваня. В России широко распространен на севере европейской части и по всей территории азиатской части. Растет в напочвенном покрове разных лесных экосистем, на лугах, в кустарниковых сообществах, тундрах, на болотах и по берегам рек, на основаниях стволов деревьев, изредка на сильно разрушенной гнилой древесине, на камнях со слоем гумуса и между камнями.

Вариабельность *Dicranum majus* была подробно изучена на 82 образцах из центральной, северной и западной Европы (Hedenäs et al., 2006). Были проанализированы 6 признаков: 1) слойность верхних субмаргинальных клеток, 2) гладкость или шероховатость верхних клеток на дорсальной стороне пластинки листа, 3) шероховатость верхней части жилки на дорсальной стороне, 4) слойность указателей жилки в её нижней части (1/3), 5) согнутость листа, 6) длина листа. Изученные признаки значительно варьировали в зависимости от широты и в меньшей степени от долготы, и были выявлены 2 типа растений, которые имеют географическую приуроченность. Первые, северные растения, имеют признаки разновидности var. *orthophyllum*, с б. м. прямыми листьями, 1-слойными указателями и б. м. гладкими пластинками листа на дорсальной стороне (Рисунок 5.12: B). Вторая группа – это южный фенотип (Рисунок 5.12: A), соответствующий классическому описанию *D. majus* (Smith, 1804; Turner, 1804). При этом обнаруживается некоторое перекрытие параметров признаков. Также ими выявлено, что типовой экземпляр *D. majus* var. *orthophyllum* A. Braun ex Milde относится к южному фенотипу (хотя некоторые верхние листья б. м. прямые) и вряд ли может быть использован для северных морфотипов.

Dicranum majus очень вариабельный по морфологическим признакам вид, но наши молекулярно-генетические исследования по ядерному (ITS1-2) и хлоропластным (trnLF, rps4) маркерам показали однородность гаплотипов по всему ареалу вида в России. Совокупность морфологических признаков, характерная для вида – это, во первых, 2-рядный слой клеток в 1–3 ряда ближе к краю листа (за 2–3 клетки от края), протягивающийся параллельно краю из верхней части до середины; во вторых, указатели на жилке, образующие 2 слоя (фрагментарно) обычно только по центру; в третьих, длинные односторонне серповидно согнутые листья с узкой жилкой и длинными толстостенными пористыми клетками по всей длине. Такая совокупность обычно сохраняется только в условиях достаточного увлажнения и, вероятно, теплообеспеченности. Субмаргинальная 2-слойность пластинки листа не всегда выражена, но обычно даже у угнетенных или северных

образцов с прямыми листьями в верхней части листа, чаще всего сохраняется небольшими фрагментами (Рисунок 5.12: B, стрелка).

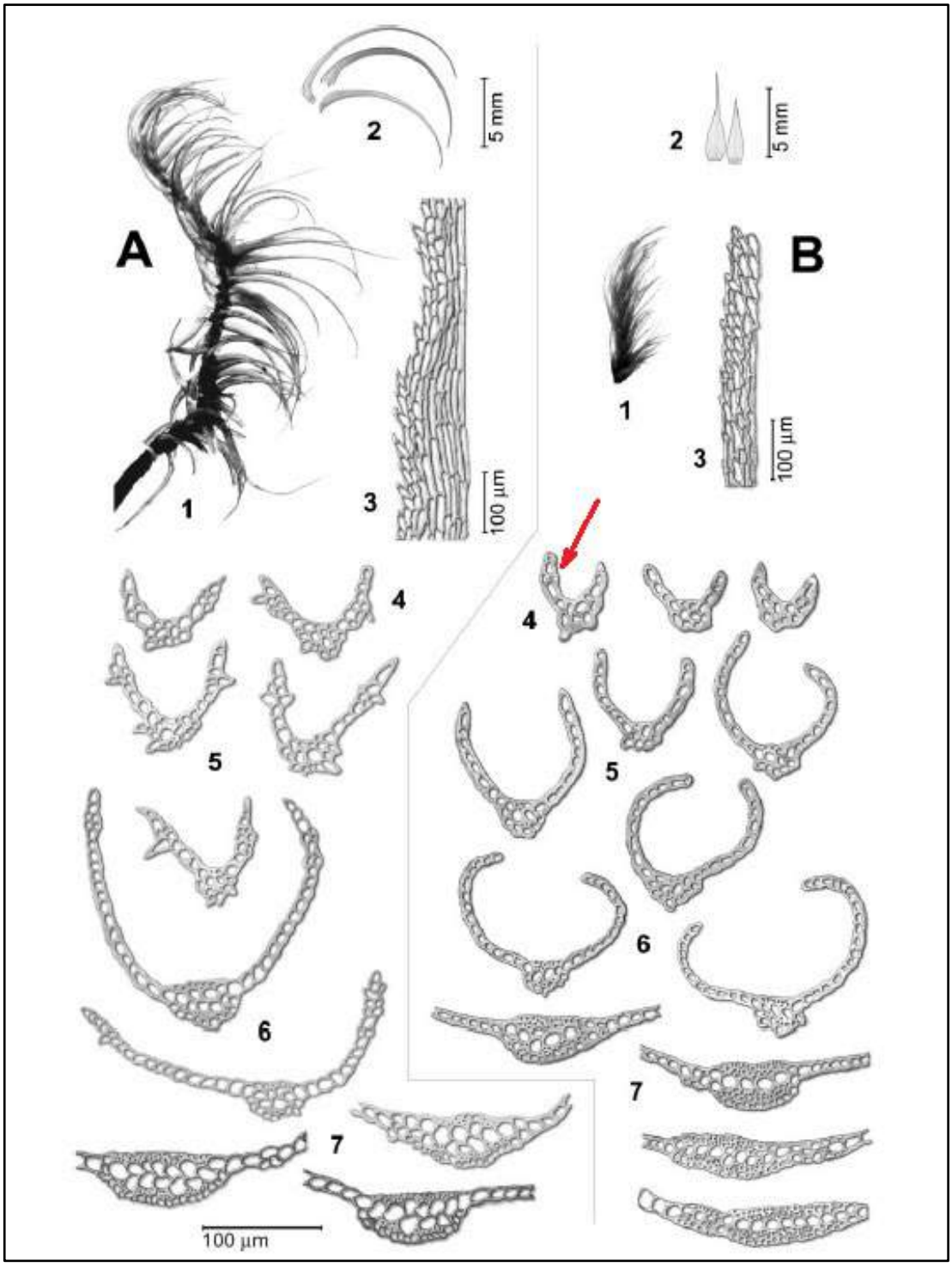


Рисунок 5.12 *Dicranum majus* южный фенотип (A) из Швейцарии, северный фенотип (B) из Швеции. Побег – 1, листья – 2, край листа в верхней части – 3, поперечные срезы листа – 4–7. (по: Hedenäs et al., 2006).

Узкая жилка – одна из морфологических особенностей вида, б. м. сохраняющаяся на всем протяжении ареала при вариабельности других признаков.

Наиболее важен признак перехода между жилкой и пластинкой листа, который довольно резкий, жилка по форме б. м. «короновидная» с указателями из 2–3(4) крупных клеток и хорошо дифференцированными клетками дорсального эпидермиса, иногда довольно крупными, что заметно на поперечном срезе листа (Рисунок 5.12: B).

На Дальнем Востоке России встречаются крупные растения с односторонне серповидно согнутыми листьями и хорошо выраженной субмаргинальной 2-слойностью пластинки листа, с узкой жилкой, оканчивающейся в верхушке листа или коротко выбегающей как у типовой разновидности, но с четким прерывистым или полным вентральным эпидермисом на поперечном срезе листа в его нижней части. Это подтверждает сильную вариабельность данного вида и необходимость его дальнейших исследований на всем протяжении ареала (Hedenäs et al., 2006), что, возможно, приведет к описанию новых или восстановлению «старых» таксонов, как внутри вида, так и внутри рода.

Судя по исследованным гербарным образцам, иногда *Dicranum majus* путают с *D. flexicaule*, поскольку у обоих видов односторонне серповидно согнутые листья. Но килеватый лист и укороченные клетки верхней части листа четко отличают *D. flexicaule* от *D. majus*. Также иногда прямолистные формы *D. majus* путают с *D. groenlandicum*, если у него листья острые и с зубчиками. Жилка в этом случае у последнего вида в верхней части без дорсального эпидермиса, с более сглаженным переходом к пластинке листа против у *D. majus* жилка б. ч. на поперечном срезе немного «короновидная», всегда с крупными клетками дорсального эпидермиса; растения в плотных дерновинках против рыхлых. Различия у этих двух видов еще и в форме коробочки и внутреннего перихециального листа, но они не всегда имеются. Прямолистные образцы *D. majus* иногда путают с *D. spadiceum*, но клетки у последнего вида короче и шире, имеется вентральный эпидермис, простирающийся обычно от основания до верхней части листа.

5.5.3.1.7 ***Dicranum nipponense*** Besch., Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 7, 17: 332. 1893. — **Дикранум старояпонский.** Рисунки **5.13**, 4.2: 2, 4.5: 1, 4.6: 5, 4.7: 7, 4.16: 7, 5.14,

6.6. Приложения А; Б; В: Рисунок В.14; Г: Карта Г.11.

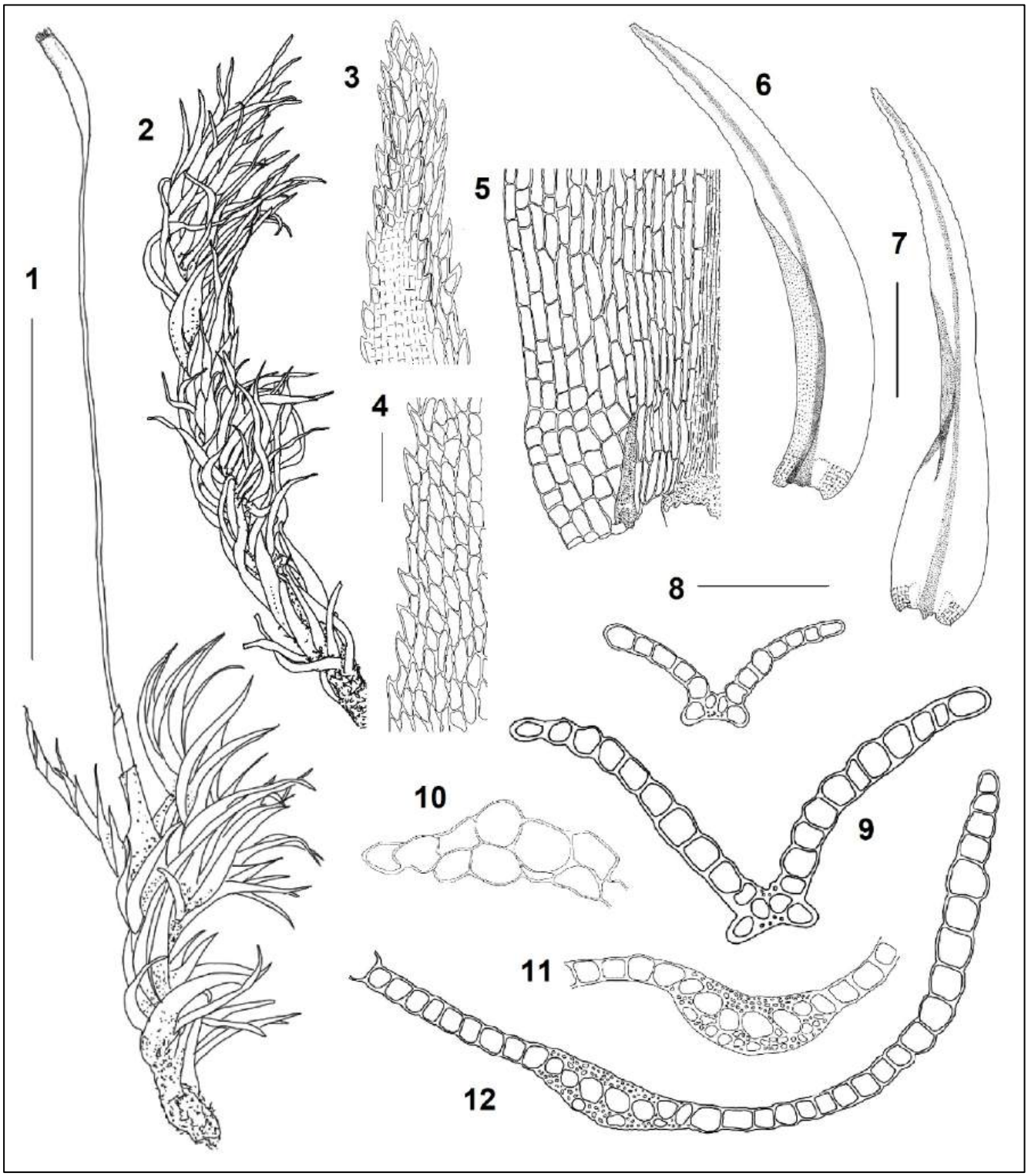


Рисунок 5.13 *Dicranum nipponense*: влажное растение со спорогоном – 1; сухое растение – 2; верхушка листа – 3; клетки верхней части листа – 4; клетки основания листа – 5; листья – 6, 7; поперечный срез листа – 8–11; поперечный срез клеток основания листа – 12. Масштаб: 1 см для 1, 2; 1 мм для 6, 7; 100 мкм для 3–5, 8–11.

Растения средних размеров, в б. м. рыхлых дерновинках, зеленые, темно-

зеленые, не блестящие. *Стебель* 2–5 см дл., б. м. войлочный, рыхло облиственный. *Листья* прямоотстоящие до односторонне серповидно-согнутых, сухие слегка прижатые до односторонне слегка серповидно согнутых, 4–5(–7)×0.7–1.1 мм из овально ланцетного основания постепенно туповато заостренные до туповатых, вверху килеватые; *края* листа 1-слойные сильно пильчатые выше середины; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая; *жилка* узкая, 70–120 μm шир., занимает около 1/10–1/7 ширины листа, оканчивается в верхушке или ниже, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с вентральным и дорсальным стереидными пучками, без дорсального и вентрального эпидермиса, на дорсальной стороне с 2–3 продольными пильчатыми пластиночками в 1(2) клетку высотой, обычно разделенными группами стереид; *клетки верхней части* листа удлиненные, линейно-ромбоидальные, (28–)43.5–68(–94.5)×(11–)15–20(–28) μm, с умеренно утолщенными пористыми стенками; *клетки основания* листа прямоугольные до линейных, (28–)83–115(–133)×(8–)13–23(–28) μm, умеренно толстостенные, пористые; клетки по краю листа над клетками углов основания листа квадратные до коротко прямоугольных, шире и короче соседних клеток, расположенных ближе к жилке, 40–50×23–28 μm; *клетки углов основания* 2-слойные, вздутые, буроватые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими и ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются в большом количестве, в зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Двудомный* и *ложнооднодомный*. *Спорофиты* по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* широко обратнояйцевидный с короткой и слабой жилкой, на верхушке тупые, резко суженные в короткое острие, выполненное пластинкой. *Ножка* 2–4 см дл., красновато коричневая. *Коробочка* 3–4 мм дл., прямая до слабо согнутой, коричневая, сухая гладкая. *Колечко* 1–2-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки тонкостенные. Споры 15–25 μm, папиллозные.

Описан из Японии (Aomori, Iwagisan, Yokoska). Также известен из Китая, Кореи, Тайваня. В России встречается только на юге Дальнего Востока. Растет на гнилой древесине, на пнях, в основании стволов деревьев в лесах.

Dicranum nipponense можно распознать в поле из-за темно-зеленой окраски растений, коротких, большей частью прямых и туповатых листьев. Одним из основных микроскопических признаков, который отделяет его от остальных видов секции *Dicranum*, это наличие расширенных укороченных клеток над группой окрашенных вздутых клеток углов основания, тянущихся в виде рядов в несколько клеток высотой вдоль края листа. Клетки ближе к жилке в основании листа в 2–3 раза у́же, чем расширенные краевые (Рисунок 5.14). На цветной фотографии этот признак более четко виден, чем на черно-белом графическом изображении.

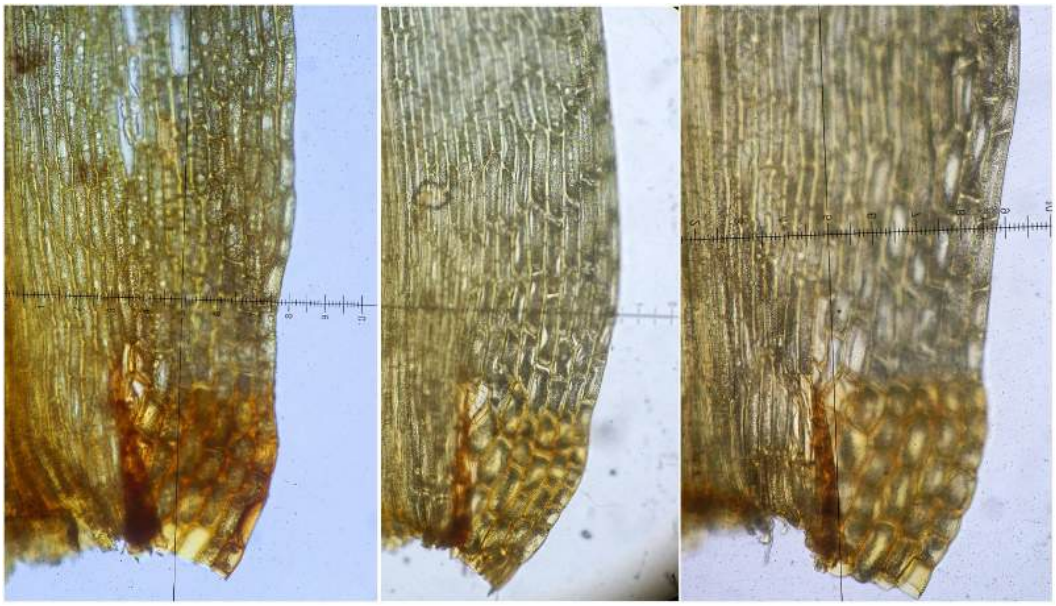


Рисунок 5.14 Клетки основания листа *Dicranum nipponense*: широкие клетки над выпуклыми клетками углов основания листа и узкие клетки ближе к жилке.

5.5.3.1.8 *Dicranum orthophyllum* Broth., Symb. Sin. 4: 27. 1929. — **Дикранум прямолистный**. Рисунки **5.15,** 3.41, 4.17: 4, 6.6. Приложения А; Б; В: Рисунок В.15; Г: Карта Г.12.

Растения крупные, в густых дерновинках, зеленые или желтоватые, б. м. блестящие. *Стебель* 2–7 см дл., рыжевато-войлочный до верхушки, б. м. густо облиственный. *Листья* прямые, отстоящие и не отличающиеся от сухих, иногда сухие б. м. прилегающие до прямо отстоящих (6–)7–8(–9)×0.7–0.9(–1.0) мм, из ланцетного основания постепенно длинно заостренные, шиловидные, вверху

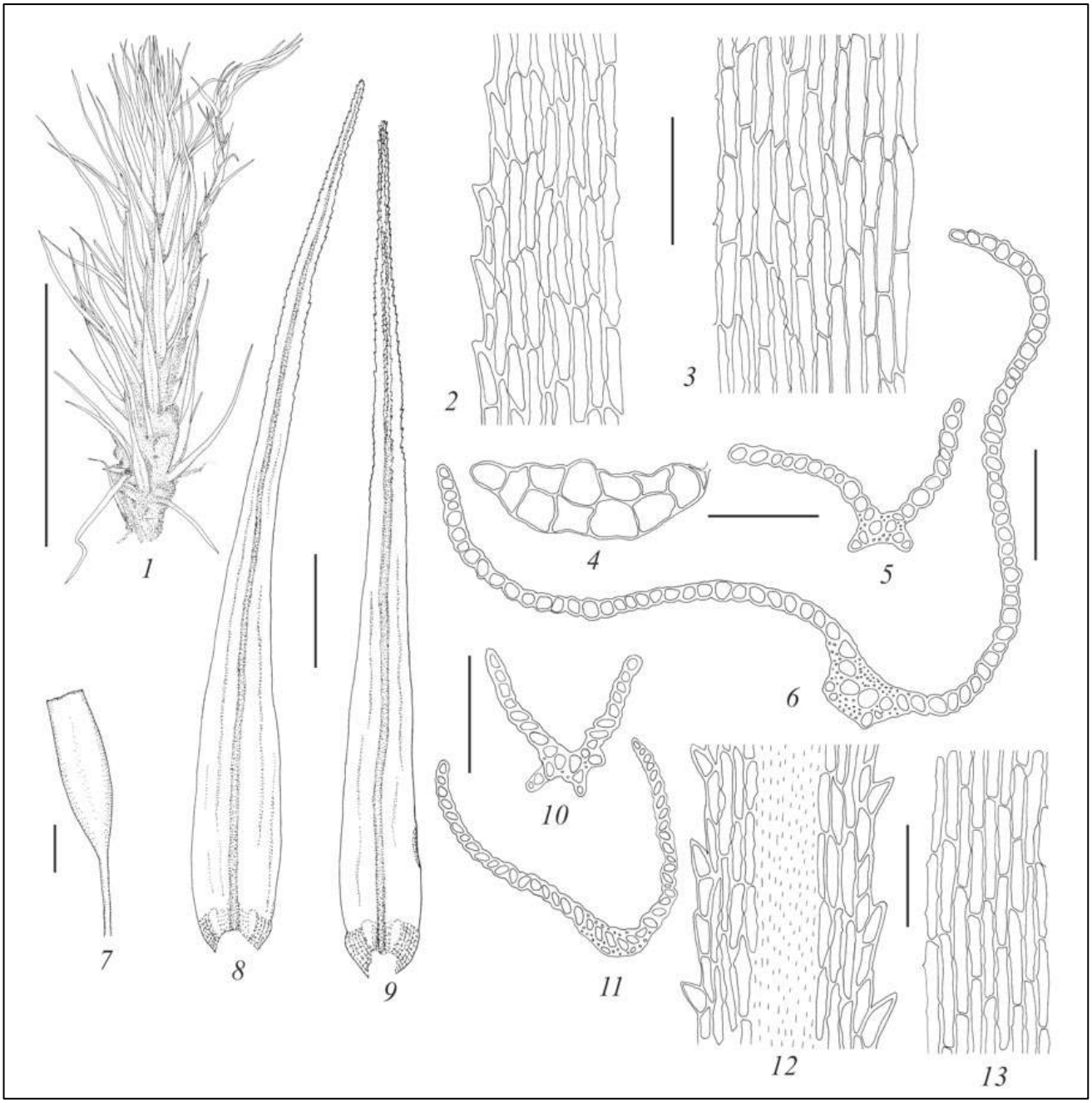


Рисунок 5.15 *Dicranum orthophyllum*: сухое растение – 1; клетки верхней части листа – 2, 12; клетки основания листа – 3, 13; листья – 8, 9; поперечный срез клеток основания листа – 4; поперечный срез листа – 5, 6, 10, 11; коробочка – 7. Масштаб: 1 см для 1; 1 мм для 7–9; 100 мкм для 2–6, 10–13.

килеватые; *края* листа плоские, 1-слойные, от верхушки до середины сильно зубчатые; *пластинка* листа 1-слойная, слабо продольно складчатая, клетки на срезе неравномерно мамиллозные; *жилка* б. м. узкая, 105–140(–156) μm шир., занимает около 1/11–1/8 ширины листа, оканчивается в верхушке или коротко выступает, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с вентральным и дорсальным стереидными

пучками, без дорсального и вентрального эпидермисов, на дорсальной стороне с 2–4 продольными пластиночками в 1–2(3) клетки высотой, разделенные группами стереид, края пластиночек сильно пильчатые; *клетки верхней части* листа удлиненные, (54–)92–140(–154)×(13–)16–20(–22) μm, с умеренно утолщенными, пористыми стенками; *клетки основания* листа прямоугольные до линейных, (60–)80–130(–150)×(14–)15–21(–27) μm, умеренно толстостенные, пористые; *клетки углов основания* листа 1–2-слойные, буроватые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях обычно разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Спорофиты* на территории России неизвестны. [*Ложнооднодомный*. *Спорофиты* по 1 из одного перихеция. *Внутренний перихециальный лист* широко овальный высоковлагалищный с короткой и слабой жилкой на верхушке широко заостренный, б. м. резко суженный в очень короткое или б. м. вытянутое слабо зубчатое острие, выполненное из пластинки. *Ножка* 1.5–2 см дл., тонкая, красновато-бурая. *Коробочка* около 3 мм дл., прямостоячая, цилиндрическая до слабо согнутой, темно коричневая, б. м. гладкая. (Перистом у эксикатного образца сильно разрушен. Можно только констатировать, что он имеется.). *Споры* 20–25 μm, гладкие.].

Описан из Китая (Yunnan). Очень редкий вид. Известен из двух точек в России (Амурская область, Забайкальский край) и locus classicus в Юго-Восточной Азии (Тубанова, Афонина, 2016; Ellis et al., 2019). В Забайкалье *Dicranum orthophyllum* был собран на валежнике на берегу ручья в смешанном лесу на высоте 600 м над ур. м., а в Амурской области на почве в тополево-лиственнично-еловом лесу. Он образовывал довольно плотную дерновинку с небольшой примесью печеночников – *Barbilophozia barbata* (Schmidel ex Schreb.) Loeske, *Sphenolobus minutus* (Schreb.) Berggr., *Tritomaria quinquedentata* (Huds.) H. Buch, *Calypogeia* sp.; рядом росли *Brachythecium baicalense* Ignatov, *Drepanocladus polygamus* (Bruch et al.) Hedenäs, *Mnium spinulosum* Bruch et al., *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G.L. Sm., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. В Китае вид собран на песчаном субстрате в горах.

У *Dicranum orthophyllum* коробочки прямостоячие или слегка наклоненные, этим данный вид отличается от других видов *Dicranum,* имеющих с пластинки на дорсальной стороне жилки. Гаметофит *D. orthophyllum* отличается прямыми, прямоотстоящими листьями, клетки верхней части листа одни из самых длинных (90–140 μm) в роде, стоит отметить, что для видов секции *Dicranum* типичны удлиненные клетки. Отличия *D. orthophyllum* от *D. japonicum* и *D. baicalense* приведены в комментариях к этим видам. В отличие от *D. orthophyllum*, у *D. scoparium* коробочки согнутые, листья односторонне серповидно согнутые, клетки верхней части листа более короткие (40–60 μm) и гладкие, не мамиллозные, (что видно на поперечном срезе листа). У последнего вида в европейской части России встречается разновидность с прямыми листьями – *D. scoparium* var. *orthophyllum* Brid., но по другим морфологическим признакам (согнутая коробочка и более короткие клетки в верхней части листа) и молекулярно-генетическим данным эта разновидность полностью соответствует *D. scoparium*.

5.5.3.1.9 *Dicranum polysetum* Sw. Montly Rev. 34: 538. 1801. — *D. rugosum* (Hoffm. ex Funck) Brid., Muscol. Recent. Suppl. 1: 175. 1806. — *Bryum rugosum* Hoffm. ex Funck, Allg. Lit.-Zeitung. (Jena) 1801 (38): 301. 1801. — *D. undulatum* Ehrh. ex F. Weber & D. Mohr, Index Mus. Pl. Cryp. 2 [recto]. 1803. — *D. undulatum* subsp. *ontariense* Kindb., Eur. N. Amer. Bryin. 2:192. 1897[1898]. — *D. undulatum* auct. non Schrad. ex. Brid. — **Дикранум многоножковый**. Рисунки **5.16**, 4.2: 3, 4.3: 2, 4.12: 2, 4.14: 1, 4.17: 6. Приложения А; Б; В: Рисунки В.16, В.17; Г: Карта Г.13.

Растения крупные, в рыхлых или густых дерновинках, или образующие обширные покровы, светло- или желто-зеленые, б. м. блестящие. *Стебель* (2–)5–10(–15) см дл., б. м. расставлено облиственный на большей части, вверху часто выражено хохолковый: молодые листья скученные и б. м. прилегающие, а ниже расположенные внезапно далеко до горизонтально отстоящих, ризоидный войлок обычно очень обильный, густой, беловатый или буроватый. *Листья* прямые, от прямо до горизонтально отстоящих и вниз отогнутых, извилистые до скрученных, сухие так же направленные, 6–8×1.3–2.0 мм, широко ланцетные, постепенно

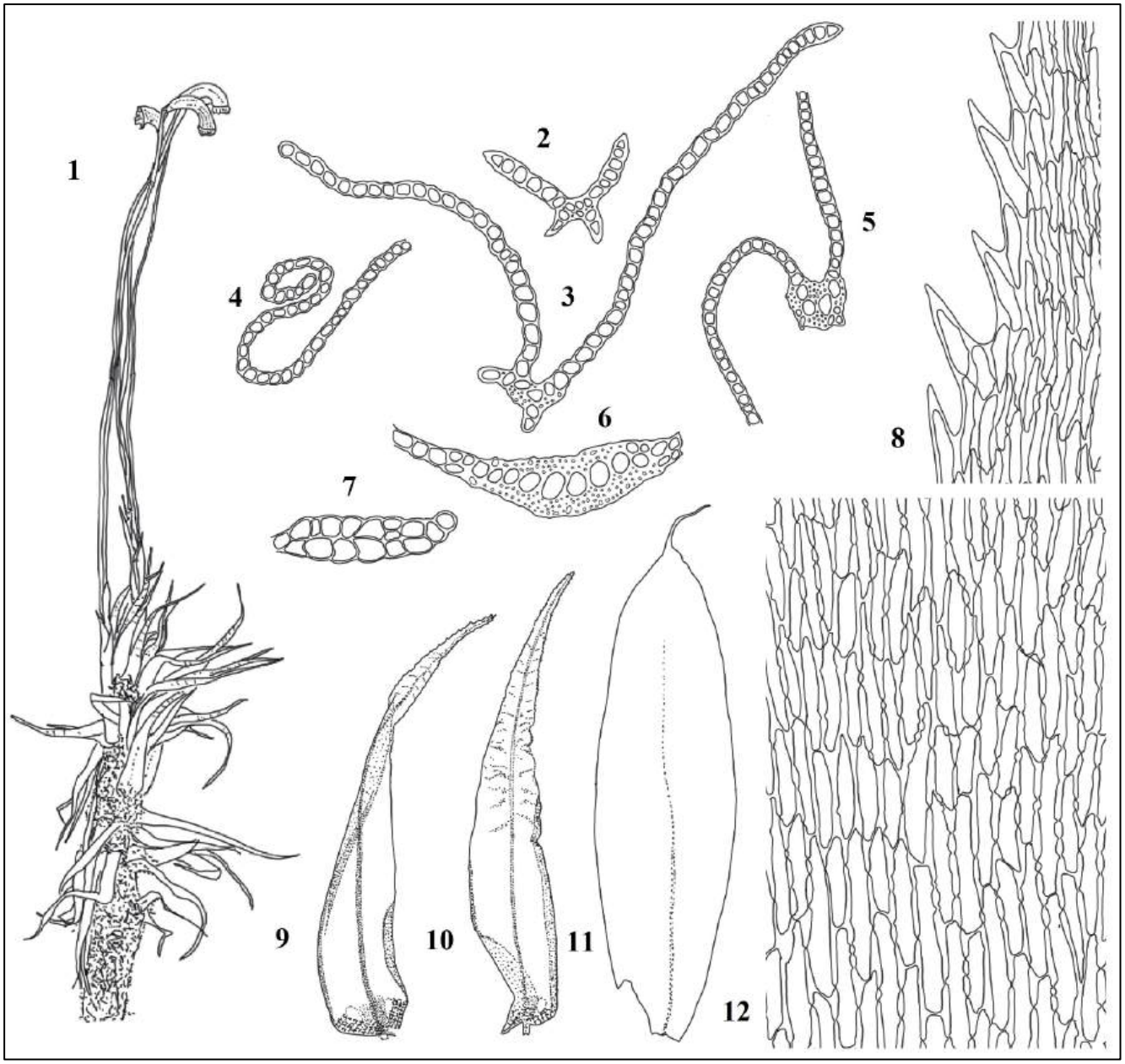


Рисунок 5.16 *Dicranum polysetum*: сухое растение со спорофитами – 1; поперечный срез листа – 2–7; клетки верхней части листа – 8; листья – 9–10; внутренний перихециальный лист – 11; клетки основания листа – 12.

суженные в длинную ланцетную верхушку, остро или туповато заостренные, вверху килеватые; *края* листа 1-слойные, в верхней половине остро и крупно зубчатые, в верхней части плоские или узко отогнутые, в нижней части плоские или узко отогнутые до закрученных (узко отогнуто-загнутые одновременно); *пластинка* листа 1-слойная, сухая сильно поперечно-волнистая; *жилка* узкая, 50–100(–120) μm шир., занимает около 1/20–1/10 ширины листа, заканчивается ниже верхушки; на поперечном срезе с 1 рядом указателей, со слабыми до б. м. сильных

дорсальным и вентральным стереидными пучками, без дорсального и вентрального эпидермиса, на дорсальной стороне с 2(4) продольными пластиночками 1–2(3) клетки высотой, разделенные группой стереид, края пластиночек сильно пильчатые; *клетки верхней части* листа удлиненные до линейных, (40–)59–88(–128)×(9–)10–15(–18) μm, с утолщенными, пористыми стенками; *клетки основания* листа линейные, (58–)75–114(–155)×(12–)14–18(–22) μm, с утолщенными стенками, пористые; *клетки углов основания* листа 2(3)-слойные, бурые, не достигающие жилки; клетки с тонкими ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются в большом количестве, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Ложнооднодомный*. *Спорофиты* часто, по (1)3(7) из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* очень длинный овальный или яйцевидный со слабой жилкой, едва доходящей до верхушки, на верхушке неравномерно зубчатый и широко или более узко заостренный, резко суженный в укороченное слабо пильчатое острие, выполненное пластинкой. *Ножка* 3–4 см дл., желтоватая до красноватой. *Коробочка* сильно согнутая, 2.5–4 мм дл., сухая бороздчатая. *Колечко* 1-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки тонкостенные. *Споры* 12–25 μm, слабо папиллозные.

Описан из Европы. Широко распространенный в бореальной зоне Голарктики вид, редко заходящий в Арктику, в горах проникает на юг до Пиренеев, Турции, северного Китая, Японии, Мексики. В России обычен в европейской части и на юге Сибири, в более северных районах б. м. редок. Растет на почве в лесах, редко на гнилой древесине.

Вариабельный в сухих холодных условиях стебель густо облиственный, во влажных условиях растения вытягиваются и стебель более рыхло облиственный. Один их самых легко узнаваемых видов рода в полевых условиях, по оттопыренным поперечно-волнистым листьям с остропильчатыми краями, плотно войлочным стеблям и большому количеству спорофитов из одного перихеция. Отличия от *Dicranum japonicum* и *D. orthophyllum* даны в комментариях к этим двум видам. Слабо развитую форму *D. polysetum* можно спутать с крупными растениями

D. *bonjeanii* с поперечно-волнистыми листьями, при детерминации нужно учесть, что у первого вида прослеживается хорошая войлочность стебля и листья у него в нижней части специфически отогнуто-завернутые (Рисунок 5.16: 4).

5.5.3.1.10 *Dicranum scoparium* Hedw., Sp. Musc. Frond. 126. 1801. — *D. alatum* (Barnes) Cardot & Thér, Bot. Gaz. 37: 364. F. 1. 1904. — *D. canadense* Kindb., Bull. Torrey Bot. Club 17: 87. 1890 — *D. consobrinum* Renauld & Cardot, Bot. Gaz. 15:59. 5B. 1890. — *D. dillenii* Taylor, Ann. Mag. Nat. Hist. 12: 129. 1843. — *D. kindbergii* Paris, Index Bryol. 356. 1895. — *D. mexicanum* Schimp., Ném. Soc. Natl. Sci. Nat. Cherbourg 16: 164. 1872 — *D. recurvatum* Schultz, Prod. Fl. Starg. (265)295. 1806. — *D. rigidifolium* Sakurai, J. Jap. Bot. 27: 154. ic. 1952. — *D. scopariiforme* Kindb., Ottawa Naturalist 2(12): 154-155.1889. (March 1889). — *D. subscoparium* Kindb., Rev. Bryol. 32: 35. 1905. — *D. tectorum* Warnst. & H. Klinggr., Leber- Laubm. W.-Ostpreuss. 125. 1893. — *Dicranoloma otii* Sakurai, Bot. Mag. (Tokio) 65: 254. d. 1952. — **Дикранум метловидный**. Рисунки **5.17,** 4.13, 4.14: 3, 4.17: 8. Приложения А; Б; В: Рисунки В.18, В.19; Г: Карта Г.14.

Растения средних размеров до крупных, в рыхлых или густых дерновинках, ярко-, желто- или буровато-зеленые, б. м. блестящие. *Стебель* (2–)3–7(–10) см дл., слабо или очень сильно беловато- или буровато войлочный. *Листья* чаще всего односторонне серповидно согнутые, иногда почти прямые, прямо отстоящие до отстоящих или слабо скрученные, сухие мало изменяющиеся, односторонне серповидно согнутые, отстоящие или слабо скрученные, 4–7(–10)×0.7–1.0(–1.5) мм, б. м. широко ланцетные, постепенно суженные в острую верхушку, вверху килеватые до желобчатых; *края* листа 1-слойные, почти цельные или сильно пильчатые, б. м. плоские; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая, иногда в верхней половине слабо поперечно-волнистая; *жилка* б. м. узкая, 80–120 μm шир., занимает около 1/10–1/5 ширины листа, оканчивается ниже верхушки или коротко выбегает; на поперечном срезе с 1 рядом указателей, со слабыми вентральным и дорсальным стереидными пучками, без или с фрагментарным дорсальным эпидермисом, без вентрального эпидермиса, на дорсальной стороне с (3)4(6) продольными

пластиночками 1–3 клетки высотой, разделенными группой стереид, края пластиночек от слабо до сильно пильчатых; *клетки верхней части* листа удлиненные, (22–)38–67(–101)×(6.5–)10–17(–27) μm, с умеренно или сильно

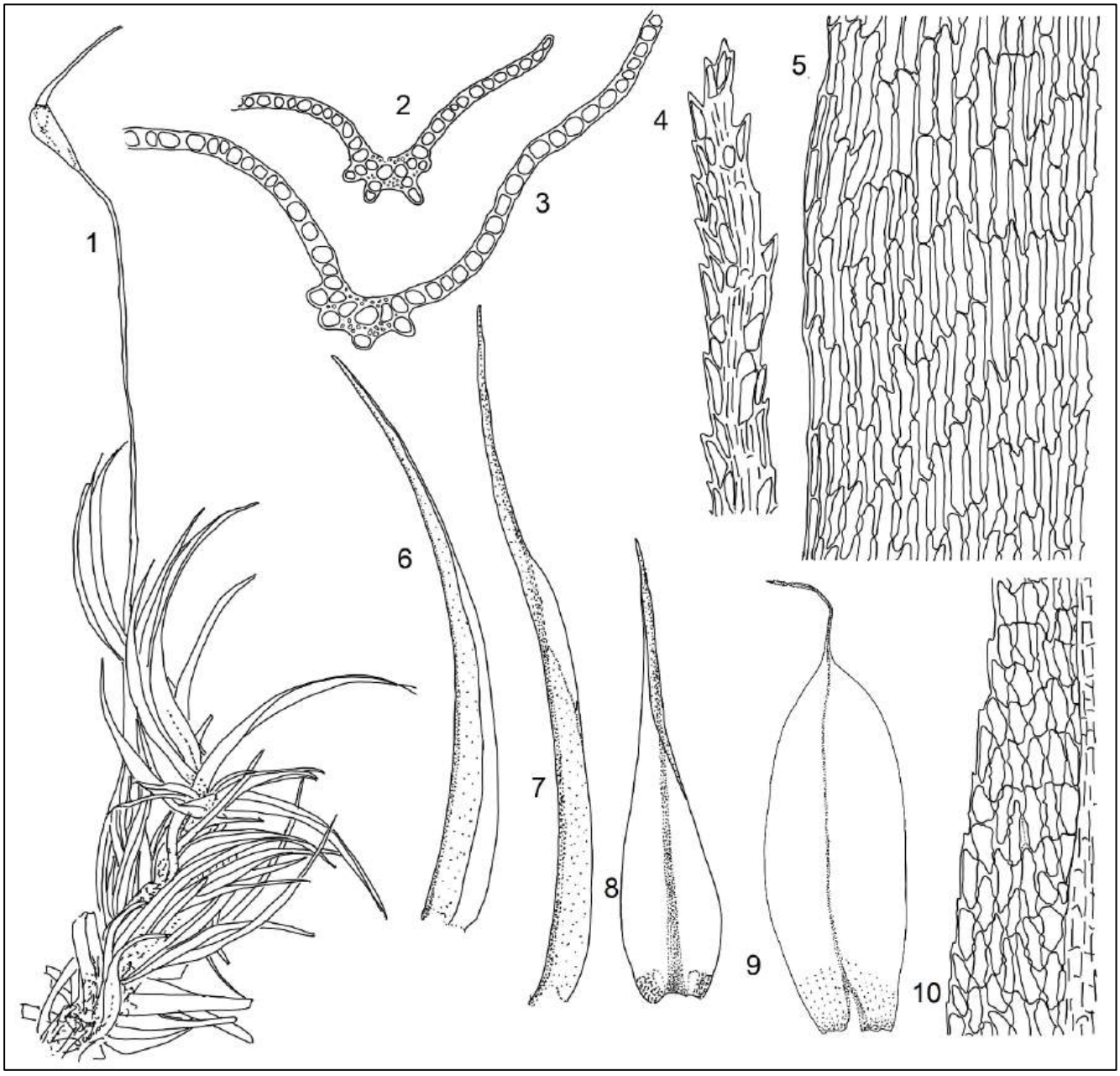


Рисунок 5.17 *Dicranum scoparium*: влажное растение со спорогоном – 1; поперечный срез листа – 2, 3; верхушка листа– 4, клетки основания листа – 5; листья – 6–8; внутренний перихециальный лист – 9; клетки верхней части листа – 10.

утолщенными пористыми стенками; *клетки основания* листа прямоугольные до линейных, (40–)61–98(–129)×(9–)12–16(–20) μm, умеренно толстостенные, сильно пористые; *клетки углов основания* листа 1–2-слойные, бурые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и

жилкой имеются в большом количестве, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Ложнооднодомный* или *двудомный*. *Спорофиты* не часто, по 1(2) из одного перихеция. *Внутренний перихециальный лист* овальный или яйцевидный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке широко заостренный или туповатый, резко суженный в длинное слабо пильчатое острие, выполненное из жилки и пластинки. *Ножка* 2–4 см дл., желтоватая до красной. *Коробочка* 2.5–4 мм дл., слегка наклоненная до горизонтальной, согнутая, слабо бороздчатая. *Колечко* 1–2-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки тонкостенные. *Споры* 15–25 μm, папиллозные.

Описан из Европы, США и Гренландии. Широко распространенный в мире вид, в том числе и в России. Растет в почвенном покрове лесов и других растительных сообществ, на гнилой древесине, на мелкоземе на каменистых субстратах, в высокогорьях между камнями курумников, в горах чаще в нижнем и среднем поясах, на Кавказе до 2800 м над ур. м., на Алтае до 2950 м над ур. м.

Dicranum scoparium очень вариабельный вид. Размеры клеток могут довольно сильно варьировать, например, более широкие клетки у европейских образцов 12–17 μm, в среднем, а у дальневосточных образцов 9–12 μm, длина клеток верхней части листа может иметь довольно широкий диапазон амплитуды от 20 до 100 μm, но в среднем составляет 40–60 μm. Поэтому не удивительно, что этот вид имеет большое количество описанных форм и разновидностей (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970). Так, например, прямолистные формы вида относят к разновидности var. *integrifolium* Lindb., но молекулярно-генетический анализ не выявил никаких особенностей внутри этого вида. Сравнение с близкими видами с пластинками на дорсальной стороне жилки (*D. bonjeanii, D. lorifolium*, *D. baicalense, D orthophyllum, D. japonicum*) даны в комментариях к этим видам. Судя по некоторым гербарным образцам *D. scoparium* могут спутать по внешнему облику с *D. flexicaule*, в таких случаях необходим срез листа для точного определения.

5.5.3.1.11 ***Dicranum transsylvanicum*** Lüth, Cryptog., Bryol. 23: 18. f. 1–2. 2002. — **Дикранум трансильванский**. Рисунки **5.18,** 4.4: 2, 6.6. Приложения А; Б; В: Рисунок В.20; Г: Карта Г.15.

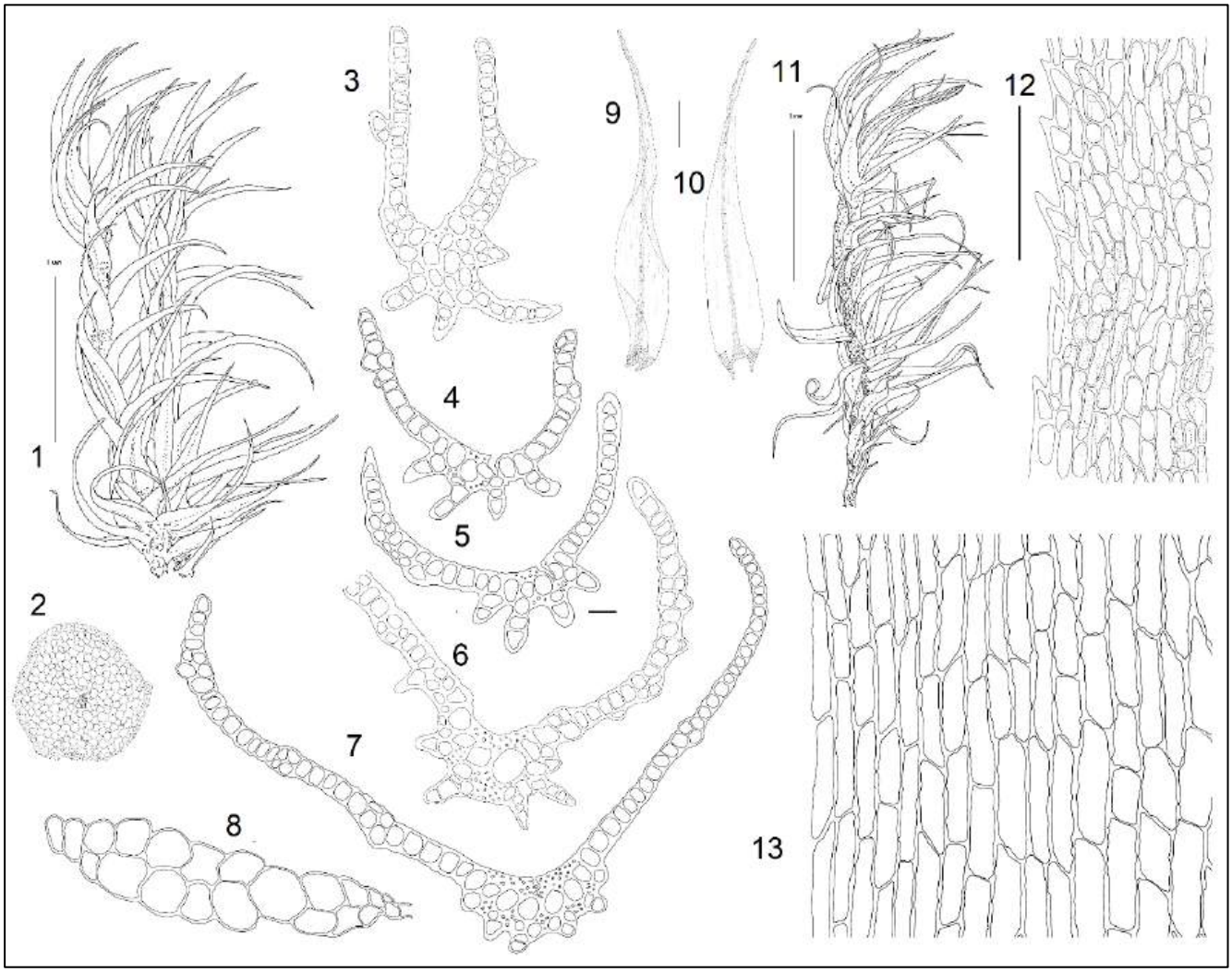


Рисунок 5.18 *Dicranum transsylvanicum*: влажное растение – 1; поперечный срез стебля – 2; поперечный срез листа – 3–7; поперечный срез клеток углов основания листа – 8; листья – 9–10; сухое растение – 11, клетки верхней части листа – 12; клетки основания листа – 13. Масштаб: 5 мм для 1, 11; 1 мм для 9, 10; 100 мкм для 3–8, 12–13.

Растения средних размеров, в рыхлых дерновинках, ярко-, желто- или буровато-зеленые, матовые или слабо блестящие. *Стебель* 3–5(–7) см дл., слабо или сильно буровато войлочный. *Листья* односторонне серповидно согнутые, сухие слабо измененные, 5–6×0.9–1.2 мм, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно длинно и узко заостренные, вверху килеватые или желобчатые; *края* листа 1-слойные, зубчатые в верхней части, зубцы острые из 1–2(3) клеток; *пластинка* листа 1-слойная, местами узкими рядами 2(3)-слойная в верхней

половине листа, на дорсальной поверхности шероховатая из-за выступающих верхних углов клеток; *жилка* б. м. узкая, 90–120 μm шир., занимает около 1/10–1/8 ширины листа, оканчивается ниже верхушки или коротко выбегает, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с вентральным и дорсальным стереидными пучками, без дорсального (до прерывистого в основании) и вентрального эпидермисов, на дорсальной стороне с 4–6 продольными пластиночками 1–3(5) клеток высотой, разделенные группой стереид, в верхней части иногда очень слабыми – из нескольких клеток, края пластиночек сильно пильчатые, иногда зубцы из нескольких клеток; *клетки верхней части* листа коротко прямоугольные, (13–)18–27(–34)×(7–)8.5–11.5(–15) μm, с утолщенными, пористыми стенками; *клетки основания* листа удлиненные, прямоугольные, (25.5–)44–72(–87)×(11–)15–21(–26) μm, умеренно толстостенные, пористые; *клетки углов основания* листа 2-слойные, бурые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* и *спорофиты* не известны.

Описан из Румынии (Transsylvania). Редкий вид, известен из нескольких точек в мире: из Турции, Швейцарии и с хребта Хамар-Дабан в России. Растет на почве под пологом хвойных лесов.

Dicranum transsylvanicum по нескольким маркерам хлоропластной и ядерной ДНК не отличается от *D. scoparium*. Описан *D. transsylvanicum* (Lüth, 2002) по морфологическим признакам, отличающим его от *D. scoparium*: 1) пластинка листа у первого вида имеет 2–3-слойные участки в верхней части, которые верхними углами сильно выпирают, образуя шероховатую поверхность, в то время как у второго вида пластинка листа 1-слойная, гладкая; 2) клетки пластинки листа короче в верхней части (13–)18–27(–34) в основании листа (25.5–)44–72(–87) против (22–)38–67(–101) μm, (40–)61–98(–129) μm (но в целом этот признак довольно вариабельный у последнего вида); 3) стебель на срезе треугольно округлый до треугольного против округлого. В Европе распространен б. м. похожий на него вид *D. crassifolium,* который отличается от *D. transsylvanicum* тем, что пластинка листа

местами 2-слойная, б. м. широкими полосами, и б. м. гладкая против 2–3-слойные полосы узкие, на дорсальной стороне верхние клетки этих полос проратные, из-за чего дорсальная поверхность листа в верхней части шероховатая; края листа в верхней части с простыми зубцами против зубцы 1–3 клеточные; морфометрические признаки у них б. м. сильно перекрываются. По молекулярно-генетическим данным *D. crassifolium* не отличается от *D. scoparium* (Lang et al., 2015), по нашим молекулярно-генетическим данным *D. transsylvanicum* также не отличается от *D. scoparium.* Таким образом, этот комплекс видов с идентичным гаплотипом, возможно, является одним таксоном, а адаптация к экологическим условиям увеличивают слойность листовой пластинки. Но, требуются дополнительные молекулярно-генетические исследования этих видов для подтверждения или опровержения этого предположения.

5.5.3.2 Секция **II. *Orthocarpa***

5.5.3.2.1 ***Dicranum afoninae*** Tubanova, Arctoa 33(1): 33. F. 2–4. 2024 — **Дикранум Афониной.** Рисунки **5.19**, 3.43: A–B, 4.17: 1, 4.21: 6, 4.21: 10, 6.6. Приложения А; Б; В: Рисунки В.21, В.22; Г: Карта Г.16.

Растения мелкие или средних размеров, в плотных дерновинках иногда обширных, светло-зеленые, темно-зеленые или буроватые, не блестящие. *Стебель* (0.7–)1–2 см дл., часто ветвящийся, б. м. войлочный. *Листья* прямоотстоящие, сухие курчавые, (1.5–)2–3(–4)×0.4–0.6 мм, из ланцетного основания постепенно заостренные, трубчатые или слегка килеватые; *края* листа плоские, 1-слойные, цельные или слегка зубчатые в верхней части; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая, не волнистая; *жилка* сильная, 60–100 μm шир., занимает около 1/7–1/5 ширины листа, оканчивается в верхушке или коротко выступает, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с вентральным и дорсальным стереидными пучками, с фрагментарным дорсальным эпидермисом, без вентрального эпидермиса, б. м. шероховатая на дорсальной стороне; *клетки верхней части* листа поперечно прямоугольные, квадратные, (2.5–)8–14(–20)×(7.5–)10–15(–17) μm, б. м.

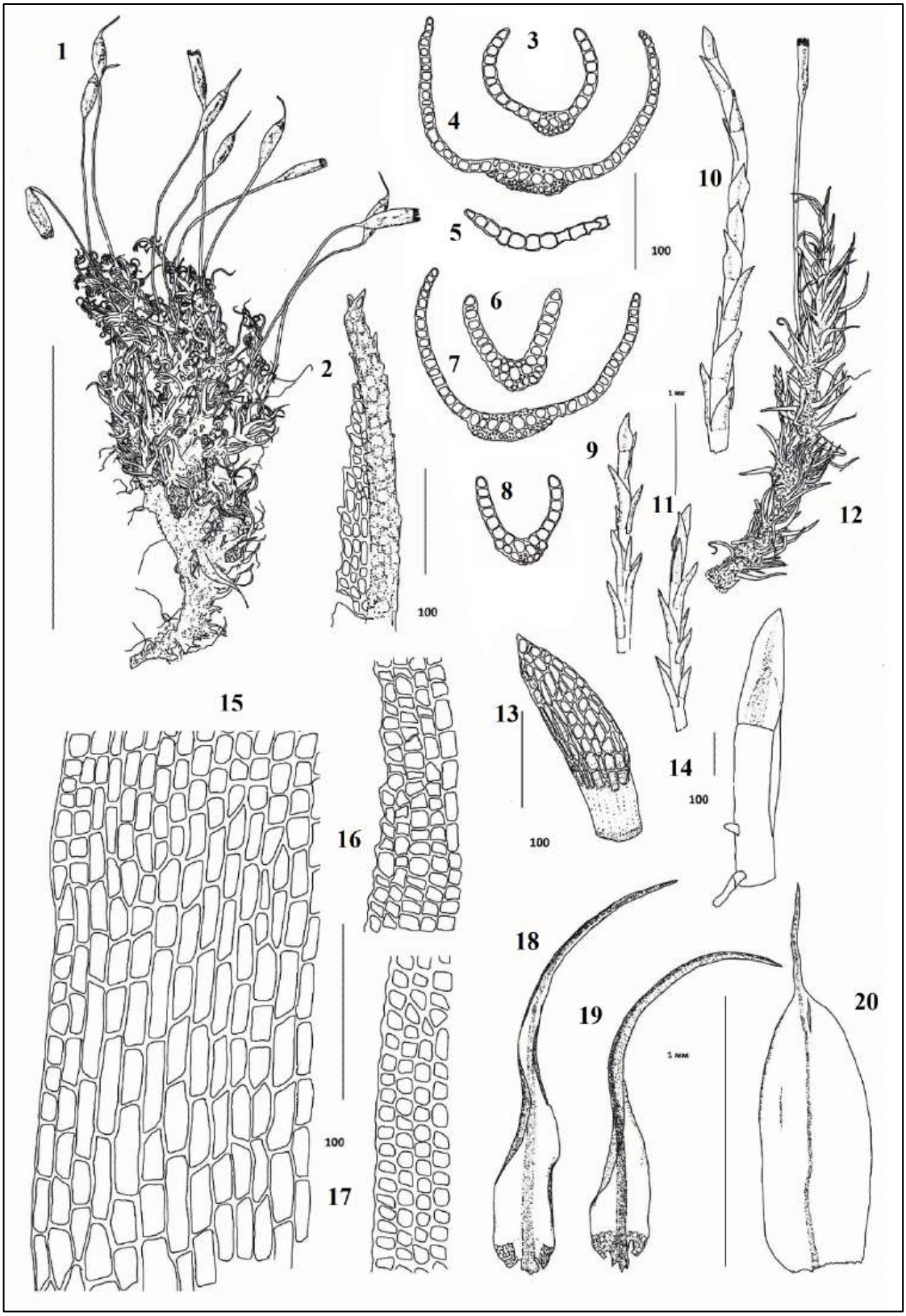


Рисунок 5.19 *Dicranum afoninae* (Голотип): сухое растение – 1; верхушка листа – 2; поперечный срез листа – 3–8; веточки флагелл – 9–11; влажное растение – 12; листочки флагелл – 13–14; клетки основания листа – 15; клетки верхней части листа – 16–17; стеблевые листья – 18–19; внутренний перихециальный лист – 20. Шкала: 1 см для 1, 12; 1 мм для 9–10, 18–20; 100 μм для 2–8, 13–17.

тонкостенные, без пор; *клетки основания* листа коротко-прямоугольные до удлиненных, (14–)24–46(–79)×(8–)10–14(–21) μm, умеренно толстостенные, пористые, довольно быстро и резко укорачиваются к средней части листа, иногда имеются утолщения продольных стенок (балджинги); *клетки углов основания* листа 1-слойные, буроватые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между жилкой и клетками углов основания имеются в малом количестве, иногда отсутствуют. *Вегетативное размножение* посредством разветвленных ломких выводковых веточек с листочками со слегка отогнутыми верхушками, листочки отпадают с пенёчком. *Двудомный*. *Спорофиты* не часто, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* удлиненно овальный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке широко заостренные, резко суженный в б. м. длинное гладкое острие, выполненный жилкой и пластинкой. *Коробочка* прямая, 1.5–2 мм, палевая, сухая слегка морщинистая. *Ножка* 0.6–1.0 см. дл., желтоватая, коричневатая в основании. *Колечко* 1–2-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 15–20 μm, папиллозные.

Описан из России (Забайкалье). Встречается в южных районах Сибири до Дальнего Востока. Отмечен в Монголии и в Китае (неопубликованные данные). Растет большей частью на каменистых обнажениях горных пород с гумусом, где образует очень низкие плотные дерновины, изредка на гнилой древесине и основании стволов деревьев. Название дано в честь Ольги Михайловны Афониной (род. 1945), коллектора типового образца этого вида, ведущего российского бриолога из Санкт-Петербурга (БИН РАН).

Dicranum afoninae можно спутать с другими видами рода с выводковыми флагеллами. Вид довольно близок к *D. montanum* своими укороченными клетками верхней части листа и курчавыми в сухом состоянии листьями, но они отличаются строением выводковых флагелл. Так, у последнего вида флагеллы сильно разветвленные и листочки флагелл отпадают от веточки, оставляя голые участки флагелл. В отличие от него у *D. afoninae* флагеллы похожи на таковые у остальных флагеллоносных видов и листочки у них отпадают, отламываясь с кусочком веточки (с пенёчком). Еще один вид, *D. flagellare* отличается тем, что растения

немного крупнее, листья в сухом состоянии, б. м. односторонне согнутые, клетки листа в верхней части б. м. удлиненные коротко прямоугольные до квадратных, листочки флагелл прижатые, тогда как у *D. afoninae* растения мелкие, дерновинки низкие, листья сухие сильно курчавые, клетки верхней части листа продольно укороченные, листочки флагелл со слегка отогнутыми кончиками. Можно спутать *D. afoninae* с другим дальневосточным видом *D. mayrii.* Они похожи своими укороченными клетками верхней части листа и сухими скрученными листьями, но на поперечном срезе жилки листа у этих видов отличаются: отсутствует вентральный эпидермис на поперечном срезе жилке против имеется полный или фрагментарный вентральный эпидермис в нижней части листа. Кроме того, у *D. afoninae* листочки флагелл со слегка отогнутыми заостренными верхушками, спорогон короче и окрашен в светлые тона, не блестящий против листочки флагелл туповато заостренные прижатые, спорогон длиннее и темно-коричневый, блестящий у *D. mayrii*. Отличия *D. afoninae* от *D. ignatovii* довольно существенные: листья узко заостренные против широко заостренных до туповатых, листочки флагелл мелкие против довольно крупных, большей частью эпилит и эпиксил против эпифита.

5.5.3.2.2 ***Dicranum flagellare*** Hedw., Sp. Musc. Frond. 130. 1801. — *D. miquelonense* Renauld & Cardot, Ann. Soc. Bot. Lyon 15: 106. 1887[1888]. — *Holomitrium falcatum* E.B. Bartram, Bryologist 49: 111. 1946. — *Orthodicranum flagellare* (Hedw.) Loeske, Stud. Morph. Syst. Laubm. 85. 1910. — **Дикранум флагеллоносный.** Рисунки **5.20,** 3.34: C–D, 4.15: 3, 4.21: 4. Приложения А; Б; В: Рисунок В.23; Г: Карта Г.17.

Растения небольших размеров, в б. м. плотных дерновинках, светло зеленые до зеленых, не блестящие. *Стебель* 3–5(–10) см дл., слабо войлочный. *Листья* прямоотстоящие, извилистые, до слегка односторонне серповидных согнутых, сухие мало измененные, 3–4×0.4–0.6 мм, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно суженные в длинную шиловидную верхушку, трубчатые; *края* листа 1-слойные, плоские, б. м. пильчатые в верхней части; *пластинка* листа 1-слойная,

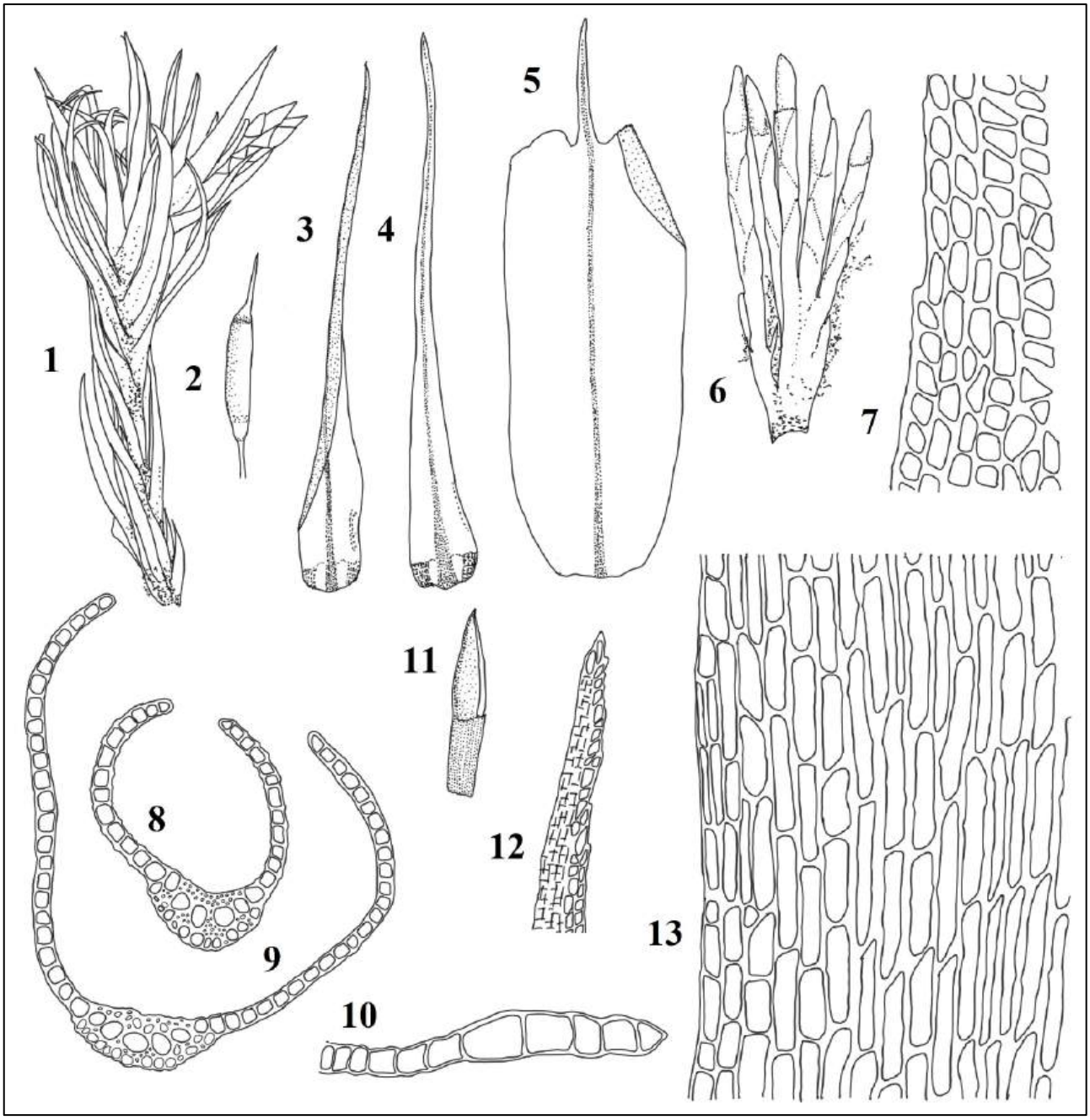


Рисунок 5.20 *Dicranum flagellare*: влажное растение с флагеллами – 1; коробочка – 2; листья – 3, 4; внутренний перихециальный лист – 5; разветвленная веточка флагеллы – 6; клетки верхней части листа – 7; поперечный срез листа – 8–10; листочек флагеллы – 11; верхушка листа – 12; клетки основания листа – 13.

гладкая до шероховатой на дорсальной стороне в верхней части, не волнистая; *жилка* б. м. сильная, 70–120 μm шир., занимает около 1/4–1/6 ширины листа, оканчивается до или в верхушке или коротко выступает, на дорсальной стороне слегка шероховатая, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с вентральным и дорсальным стереидными пучками (субстереидами), без дорсального эпидермиса,

иногда местами имеются отдельные крупные клетки, иногда фрагментарный до полного, без вентрального эпидермиса; *клетки верхней части* листа квадратные до коротко прямоугольных, большей частью правильной формы, (4.5–)8–20(–41)×(5–)8–12(–16) μm, с умеренно равномерно утолщенными стенками, без пор; *клетки основания* листа удлиненно прямоугольные (16.5–)27–54(–84)×(5–)9–13(–17.8) μm, стенки умеренно равномерно утолщенные, слабо пористые; *клетки углов основания* листа 1(2)-слойные, буроватые, почти доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой отсутствуют или имеются в небольшом количестве. *Вегетативное размножение* посредством слабо ветвящихся ломких выводковых веточек с прижатыми туповато заостренными до ложковидно вогнутых листочками, которые отпадают с пенёчком. *Двудомные. Спорофиты* не часто, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* удлиненный овально-яйцевидный или прямоугольный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке выемчатый с гладкими или пильчатыми плечиками, резко суженный в узкое б. м. короткое слабо пильчатое острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 1.5–2.5 см дл., желтоватая до красноватой. *Коробочка* 2–2.5 мм, прямая, цилиндрическая, сухая ребристая, светлая или коричневатая. *Колечко* 1–2-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. Споры 13–22 μm, папиллозные.

Описан из Германии (Franconia). Широко распространен в пределах бореальной зоны Голарктики, но не заходит в Арктику. Встречается во многих горных районах Европы, от Скандинавии до горных районов Центральной Европы и Средиземноморья, в Северной и Восточной Африке, Азии, Северной и Центральной Америке. В России известен в европейской части, Сибири и на Дальнем Востоке. Растет на гниющей древесине, на основании и выше по стволам деревьев.

В отличие от других видов с выводковыми флагеллами у *Dicranum flagellare* листья слабо извилистые (а не курчавые), иногда односторонне серповидно согнутые, и клетки верхней части более длинные, коротко прямоугольные (а не квадратные). По форме листочков флагелл на этот вид похож дальневосточный *D.*

mayrii, но у последнего жилка на поперечном срезе с хорошо дифференцированным, полным или фрагментарным, вентральным эпидермисом и клетки верхней части квадратные. Отличия от *D. ignatovii* следующие: листья заостренные против туповатых до туповато заостренных; листья на срезе трубчатые против широко килеватых со слегка отогнутыми краями; листочки флагелл мелкие, прилегающие против листочки флагелл крупнее, б. м. извилистые; большей частью эпиксил против эпифит. На Дальнем Востоке встречаются образцы *D. flagellare* с более укороченными клетками верхней части листа (4.5–)7.5–11.5(–15.5) μm, чем у европейских образцов (7–)11.5–18(–27.5) μm, но по молекулярно-генетическим данным все образцы этого вида однородны. Отличия от другого близкого вида *D. afoninae* приведены в комментариях к нему.

5.5.3.2.3 *Dicranum mayrii* Broth., Hedwigia 38. 207. 1899. — *D. euschistodon* Card., Bull. Herb. Boiss. ser. 2, 8: 331. 1908. — *D. formosicum* Broth., Rev. Bryol. n.s. 2: 1. 1929. — *Holomitrium nodosum* Dix. et Sak., Bot. Mag. Tokyo. 54: 5. f. 1. 1940. — *Orthodicranum mayrii* (Broth.) Smirnova, Novosti Sist. Nizsh. Rast. 6: 256. 1969 (1970). — **Дикранум Майра.** Рисунки **5.21,** 3.43: G–H, 4.1.: 1, 4.15: 2, 6.6. Приложения А; Б; В: Рисунок В.24; Г: Карта Г.18.

Растения мелкие или средних размеров, в б. м. плотных дерновинках, темно-зеленые до буровато-зеленых, слабо блестящие. *Стебель* (0.7–)2–6 см дл., рыхло облиственный, б. м. войлочный. *Листья* односторонне серповидно согнутые, изредка прямоотстоящие, извилистые, сухие сильно курчавые, (2.5–)4–5×0.7–0.9 мм, из ланцетного основания постепенно длинно заостренные, вверху желобчатые, иногда широко килеватые; *края* листа 1-слойные, в верхней части слабо или сильно зубчатые; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая или шероховатая, не волнистая; *жилка* б. м. сильная, 100–150 μm шир., занимает около 1/5–1/3 ширины листа, оканчивается в верхушке или коротко выступает, на срезе с 1 рядом указателей, с дорсальным и вентральным стереидными пучками, с дорсальным эпидермисом, с вентральным эпидермисом в нижней части листа, иногда фрагментарным, в верхней прерывистый до отсутствующего, на дорсальной стороне сильно

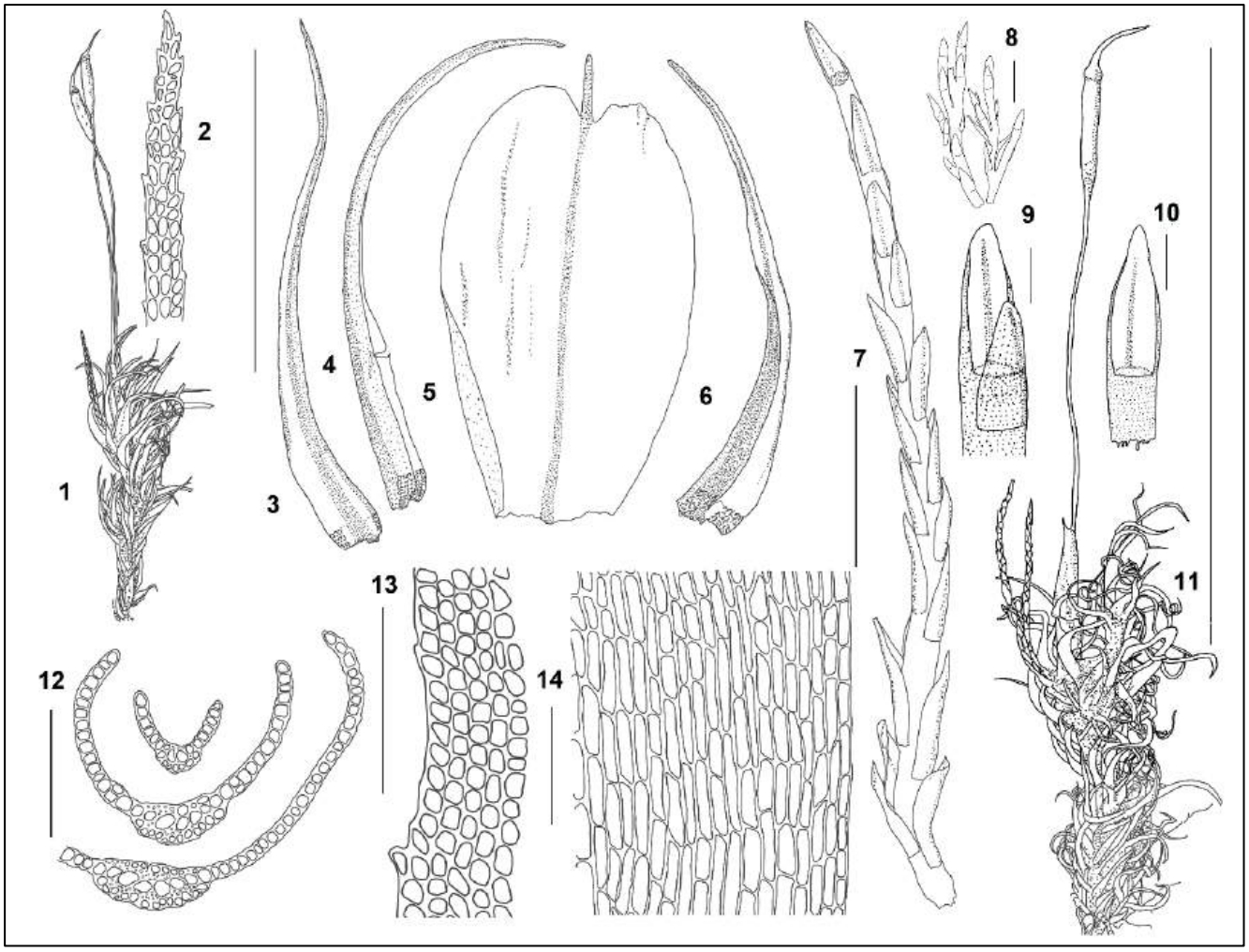


Рисунок 5.21 *Dicranum mayrii*: влажное растение со спорогонами и флагеллами – 1; верхушка листа – 2 листья – 3, 4, 6; внутренний перихециальный лист – 5; выводковые веточки (флагеллы) – 7, 8; листочек флагеллы – 9, 10; сухое растение – 11; поперечные срезы листа – 12; клетки верхней части листа – 13; клетки основания листа – 14. Масштаб: 100 мкм для 12–14; 0,2 мм для 9– 10; 1 мм для 3–8; 1 см для 11.

шероховатая выше средней части; *клетки верхней части* листа короткие, изодиаметрические до поперечно прямоугольных, (5.5–)8.5–15(–20)×(5.5–)8–12.5(–13) μm, со слабо утолщенными стенками, без пор; *клетки основания* листа прямоугольные, (26.5–)38.5–67(–86.6)×(9–)11–15(–17) μm, с умеренно утолщенными продольными стенками (балджингами) до слабо утолщенных, слабо пористые, б. м. постепенно укорачиваются кверху; *клетки углов основания* листа 1-слойные, коричневатые, почти доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой отсутствуют или их мало. *Вегетативное размножение* посредством слабо ветвящихся ломких выводковых

веточек с прижатыми туповатыми слегка вогнутыми листочками, которые отпадают с пенёчком. *Двудомные. Спорофиты* не часто, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* обратнояйцевидный, со слабой не доходящей до верхушки или с выбегающей жилкой, на верхушке выемчатый, резко суженный в узкое короткое цельное или слабо пильчатое острие. *Ножка* 1.2–2.0 см дл., желтоватая. *Коробочка* 1.5–2.5 мм дл., цилиндрическая, прямая, сухая гладкая, темно коричневая, блестящая. *Колечко* 2–3-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 13–22 μm, папиллозные.

Описан из Японии (Hondo), встречается в Китае и Южной Корее. В России распространен на юге Дальнего Востока. Растет в основном на гниющей древесине, на основании стволов деревьев, изредка на камнях. Название дано в честь Генриха Майра (Heinrich Mayr, 1856–1911), лесовода, дендролога и ботаника из Германии, собравшего образцы вида во время путешествия по Японии.

Довольно вариабельный вид, клетки основания листа у некоторых образцов могут быть более короткими и узкими (5–)7.5–11(–19)×(5–)7.4–9.5(–11) μm, но такие образцы не отличаются по молекулярно-генетическим данным. *Dicranum mayrii* сходен по внешнему облику и флагеллам с *D. afoninae* и *D. flagellare,* отличия от которых приводятся в рамках обсуждения данных видов.

5.5.3.2.4 *Dicranum montanum* Hedw., Sp. Musc. Frond. 143. *35 f. 8-13*. 1801. – – *Orthodicranum montanum* (Hedw.) Loeske, Stud. Morph. Syst. Laubm. 85. 1910. — *D. hostianum* Schwägr., Sp. Musc. Frond., Suppl. 1: 177. pl. 44. 1811. — **Дикранум горный.** Рисунки **5.22,** 3.43: E–F, 4.17: 3, 6.4. Приложения А; Б; В: Рисунок В.25; Г: Карта Г.19.

Растения мелкие, в низких, рыхлых или б. м. плотных дерновинках, темно-зеленые, не блестящие. *Стебель* 1.0–4.0 см дл., б. м. войлочный, рыхло облиственный. *Листья* прямоотстоящие слегка изогнутые до односторонне серповидно согнутых, сухие курчавые, (1.5–)2.5–3.5(–4)×0.2–0.4 мм, из ланцетного основания постепенно длинно заостренные, узкие, вверху желобчатые до слегка

килеватых; *края* листа 1-слойные, от слабо до сильно пильчатых иногда почти до основания, плоские; *пластинка* листа 1-слойная, шероховатая на дорсальной

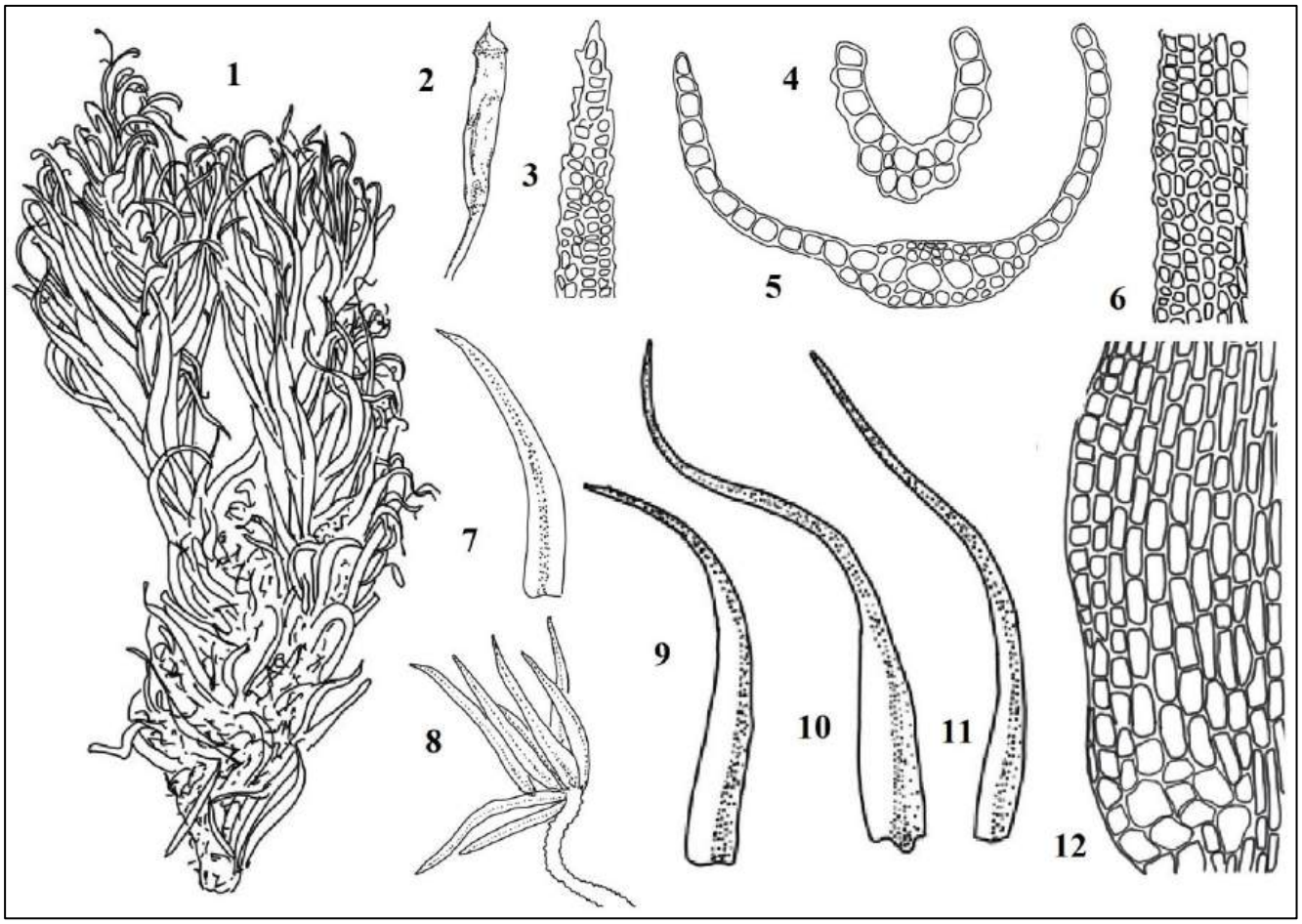


Рисунок 5.22 *Dicranum montanum*: сухое растение с флагеллами – 1; коробочка –2; верхушка листа – 3; поперечный срез листа –4–5; клетки верхней части листа –6; листочек флагеллы – 7; выводковая веточка (флагелла) – 8; листья – 9–11; клетки основания листа – 12.

стороне вверху из-за мамиллозных выпячиваний клеточных стенок; *жилка* узкая, 40–80 μm шир., занимает около 1/5–1/4 ширины листа, оканчивается в верхушке или коротко выступает, сильно шероховатая на дорсальной стороне, на срезе с 1 рядом указателей, со слабыми вентральным и дорсальным стереидными пучками, иногда доходящими до середины листа, с фрагментарным дорсальным эпидермисом, без вентрального эпидермиса; *клетки верхней части* листа укороченные, квадратные до поперечно прямоугольных и неправильной формы, (4–)8.5–14(–25)×(6.8–)9.5–13(–17.8) μm, стенки клеток тонкие или слабо утолщенные, без пор; *клетки основания* листа квадратные, коротко прямоугольные

до удлиненно прямоугольных, (11.3–)20–42(–72)×(4.8–)8–12(–15.5) μm, умеренно толстостенные, слабо пористые; *клетки углов основания* листа 1-слойные, бурые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой отсутствуют или их мало. *Вегетативное размножение* посредством сильно ветвящихся выводковых веточек с опадающими листочками, из-за чего часто просвечивают голые участки флагелл, листочки узкие, вверху пильчатые (0.3–1.1 мм дл.), в сухом состоянии курчавые. *Двудомный*. *Спорофиты* редко, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* обратнояйцевидный или овальный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке широко заостренный, резко суженный в длинное слегка зубчатое острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 0.7–1.5 см дл., желтоватая. *Коробочка* прямая, цилиндрическая, 1.5–2.5 мм дл., коричневатая, сухая бороздчатая. *Колечко* 1–2-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 10–18 μm, слабо папиллозные.

Описан из Германии. Широко распространен в пределах Голарктики, большей частью в различных лесах. Известен из Европы, Северной Америки, Азии. В России широко распространен (европейская часть, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток), но не встречается в арктических районах азиатской части страны. Растет на гнилой древесине, в основании стволов деревьев и выше по стволу, реже на покрытых мелкоземом камнях, не содержащих извести.

Вид довольно легко распознаваем в поле по комплексу признаков: мелкие размеры растения, курчавые листья в сухом состоянии, разветвленные флагеллы с мелкими курчавыми листочками, которые опадают, оголяют веточки и заметны при рассмотрении в лупу. Своими характерными флагеллами и узкими листьями, *Dicranum montanum* отличается от других флагеллоносных видов рода – *D. afoninae, D. flagellare D. ignatovii, D. mayrii*, и отличия рассмотрены в комментариях к *D. afoninae*.

5.5.3.3 Секция **III.** ***Spuria***

5.5.3.3.1 ***Dicranum spurium*** Hedw., Sp. Musc. Frond. 141. 1801. — *Cecalyphum spurium* Beauv., Prodr. Aethéogame. 50. 1805. — *Cecalyphum longirostratum* Beauv., Prodr. Aethéogame. 51. 1805. — *Oncophorus fragilis* Brid., Bryol. Univ. 1: 403. 1826. — **Дикранум ложный**. Рисунки **5.23,** 4.5: 6, 4.15: 6, 6.5. Приложения А; Б; В: Рисунок В.26; Г: Карта Г.20.

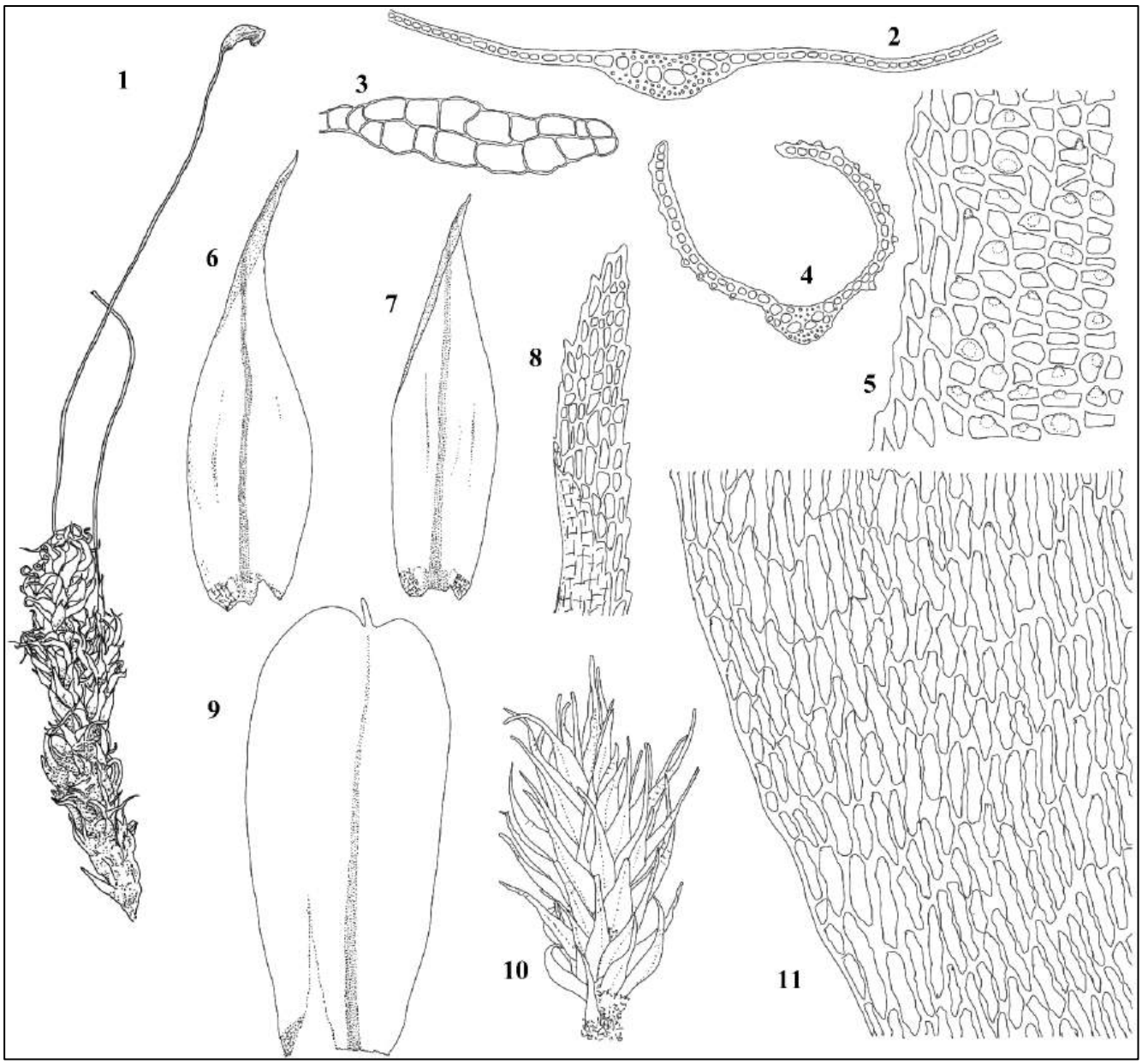


Рисунок 5.23 *Dicranum spurium*: сухое растение со спорофитом – 1; поперечный срез листа – 2–4; клетки верхней части листа – 5; листья – 6–7; верхушка листа – 8; внутренний перихециальный лист – 9; влажное растение – 10; клетки основания листа – 11.

Растения средних размеров до б. м. крупных, в густых дерновинках, желто-зеленые или зеленые, до буроватых, слабо блестящие. *Стебель* 3–7(–10) см дл., густо буровато войлочный, очень густо вздуто облиственный. *Листья* прямые, прямо отстоящие слегка загнутые вовнутрь, сухие б. м. прилегающие и внутрь согнутые, со скрученными верхушками, 4.5–6×1.5–1.8 мм, из вогнутого широко обратнояйцевидного основания б. м. резко суженные в короткую треугольно-ланцетную верхушку, вверху туповато-заостренные, широко килеватые или б. м. трубчатые; *края* листа1-слойные, в верхней части мелко и туповато пильчатые; *пластинка* листа 1-слойная, шероховатая на дорсальной стороне, плоская внизу, вверху ближе к краю загнутая, от слабо до сильно поперечно волнистой; *жилка* узкая, 75–100 μm шир., занимает около 1/17–1/10 ширины листа, оканчивается ниже верхушки или в ней, вверху на дорсальной стороне слабо мамиллозная до гладкой, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с дорсальным и вентральным стереидными пучками, без или с фрагментарным дорсальным эпидермисом, вентральный эпидермис отсутствует; *клетки верхней части* листа короткие, изодиаметрические, поперечно-укороченные, неправильно многоугольные, (6–)8.5–16.5(–21)×(7–)10–17(–21.5) μm, с неравномерно утолщенными стенками, не пористые, на дорсальной стороне с мамиллозно выпяченными верхними углами, реже почти гладкие; *клетки основания* листа удлиненные до линейных, (28.5–)44–67(–85)×(7.5–)9–13(–16) μm, умеренно толстостенные, пористые; *клетки углов основания* листа 1–2-слойные, буроватые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой отсутствуют, имеются толстостенные желтовато-красноватые удлиненные клетки. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Ложнооднодомный*. *Спорофиты* редко, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* широкий обратнояйцевидный или прямоугольный со слабой жилкой, на верхушке выемчатый, резко суженный в короткое острие, выполненное пластинкой и очень слабым кончиком жилки. *Ножка* 1.2–3.0 см дл., желтоватая. *Коробочка* 2.0–2.5 мм дл., наклоненная до горизонтальной, продолговатая, согнутая, сухая бороздчатая, с маленьким зобиком. *Колечко* 1–2-рядное,

фрагментарно отпадающее, клетки тонкостенные. *Споры* 20–24 μm, слабопапиллозные.

Описан из Германии. В России известен только из европейской части: Карелии, Ленинградской и Псковской областей. Встречается в большинстве стран Западной Европы, а также на восточной половине Северной Америки. В Азии имеются указания только из нескольких точек севера Китая, которые не подтверждены. Растет на сухой песчаной или торфянистой почве в сосновых лесах.

Вздуто облиственные растения *Dicranum spurium* с листьями б. м. широкими в основании и короткой заостренной верхушкой с поперечно-волнистой пластинкой легко отличимы от остальных видов рода на территории России. Вид б. м. близок к *D. drummondii*, но отличается следующими признаками: листья от 8 мм против от 4.5 мм у *D. spurium* чаще односторонне серповидно согнутые до оттопыренных против более прижатых (растение вздуто облиственное), листья длинно постепенно заостренные против коротко, б. м. резко заостренных; дорсальный эпидермис имеется против отсутствует; клетки основания листа длиннее (85–107 μm) против короче (44–67 μm). От второго близкого вида секции – *D. undulatum* со схожими клетками по форме верхушки листа, отличается формой листа: у *D. spurium* листья из широкого основания б. м. резко и б. м. коротко сужены в верхушку, в то время как у *D. undulatum* листья постепенно сужены.

5.5.3.3.2 *Dicranum undulatum* Schrad. ex Brid., J. Bot. (Schrader) 1800. 1(2): 294. 1801. — *D. bergeri* Bland. ex Hoppe, Bot. Zeit. (Regensb.) 5: 52 (28 Feb. 1806). – – *D. affine* Funck, Crypt. Gew. Fichtelgeb. 6: 2 (20 April 1806). — *Cecalyphum undulatum* Beauv., Prodr. Aethéogame. 52. 1805. — *Dicranum fastigiatum* Schultz, Prodr. Fl. Starg. 300. 1806. — **Дикранум морщинистый**. Рисунки **5.24,** 4.6: 4, 4.15: 4. Приложения А; Б; В: Рисунок В.27; Г: Карта Г.21.

Растения крупные или средних размеров, в густых или плотных дерновинках, светло- или желто-зеленые, не блестящие. *Стебель* 3–5(–17) см дл., умеренно-войлочный. *Листья* прямо отстоящие, сухие б. м. прилегающие, со скрученными верхушками, нередко на верхушке побегов односторонне

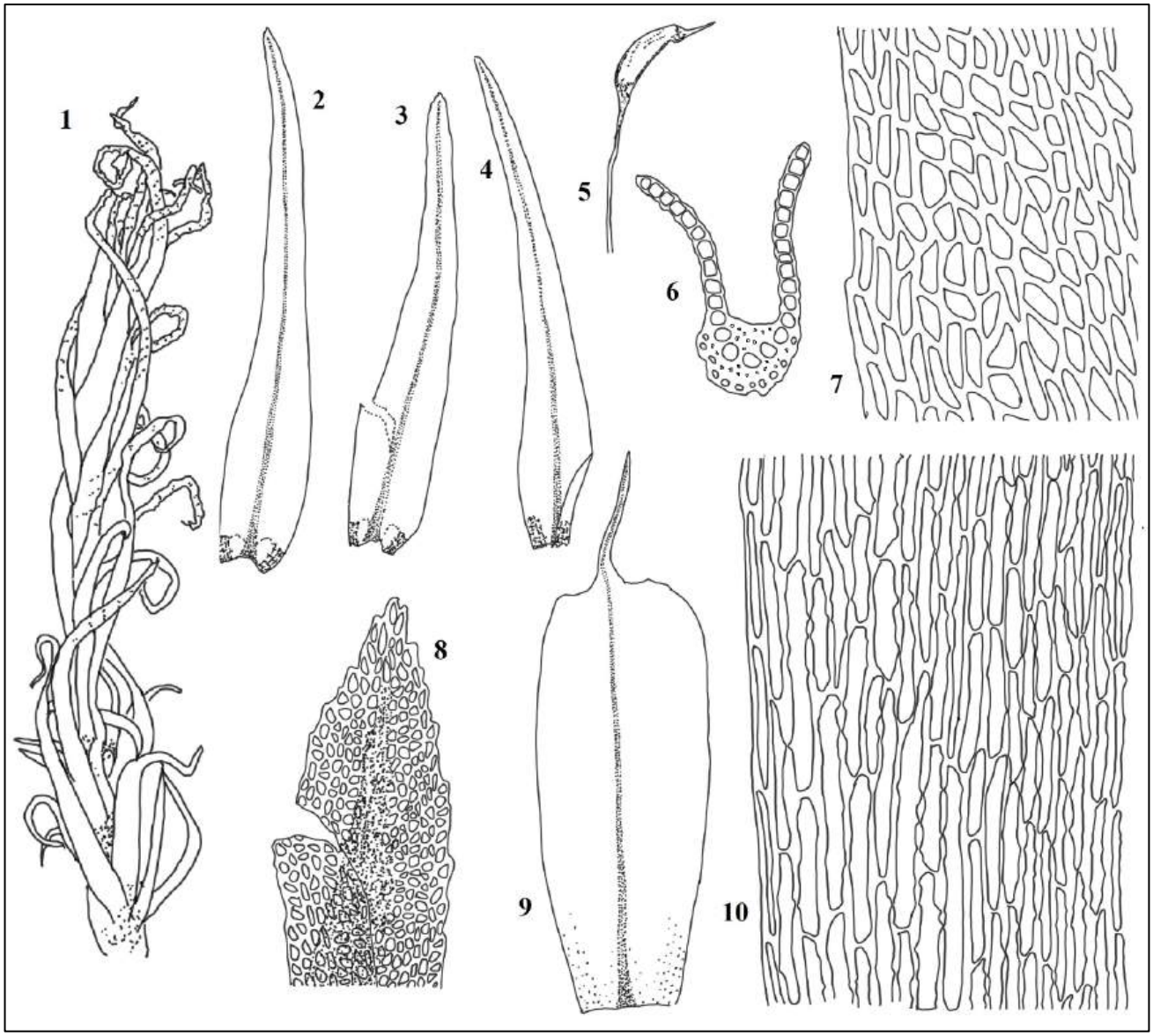


Рисунок 5.24 *Dicranum undulatum*: сухое растение – 1; листья – 2–4; коробочка – 5; поперечный срез верхней части листа – 6; клетки верхней части листа – 7; верхушка листа – 8; внутренний перихециальный лист – 9; клетки основания листа – 10.

обращенные, (3–)5–6.5(–8)×0.5–0.8(–1.1) мм, из продолговато ланцетного основания постепенно суженные в широкую туповатую верхушку, коротко заостренную и закругленную, вверху широко килеватые; *края* листа 1-слойные, пильчатые только в верхушке или до середины листа и ниже, плоские до отогнутых; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая или шероховатая на дорсальной стороне в верхней части листа из-за мамиллозно-папиллозных клеток или от утолщений продольных стенок клеток, поперечно волнистая; *жилка* узкая, 100–150 μm шир., занимает около 1/10–1/7 ширины листа, оканчивается ниже верхушки, на дорсальной стороне вверху гладкая или шероховатая, на поперечном срезе с 1

рядом указателей, с вентральным и дорсальным стереидными пучками, с дорсальным эпидермисом, вентральный эпидермис отсутствует; *клетки верхней части* листа неправильно многоугольные, от изодиаметрических до коротко удлиненных, (6–)9–28(–38)×(6–)9–14(–20) μm, б. м. толстостенные, не пористые или слабо пористые, гладкие или на дорсальной стороне мамиллозные; *клетки основания* листа узкие, линейные, (40–)56–90(–125)×(7–)8–12(–15) μm, толстостенные, пористые; *клетки углов основания* листа 2(3)-слойные, буроватые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими клетками между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Ложнооднодомный. Спорофиты* изредка, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* обратнояйцевидный или широко прямоугольный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке выемчатый, резко суженный в короткое острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 1.5–2(–3.2) см дл., желтоватая. *Коробочка* 2–2.5 мм дл., наклоненная до горизонтальной, согнутая, сухая бороздчатая. *Колечко* 1–2(3)-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 15–25 μm, слабо папиллозные.

Описан из Германии. Распространен в Европе, Северной Америке, Азии (Монголия, Китай, Япония). В России вид широко распространен в северных и горных регионах страны, к югу чаще встречается на сильно заболоченных территориях, а на остальных территориях известен по единичным находкам. Предпочитает влажные местообитания. Растет на болотах, на почве в сырых лесах, на вырубках, иногда на гнилой древесине, камнях со слоем гумуса, на основании стволов деревьев.

По поперечно волнистым в сухом состоянии листьям и туповатой верхушке листа, слегка закрученной вокруг оси, *Dicranum undulatum* легко узнаваем. Этот вид сходен с *D. ignatovii* по туповатой верхушке листа и слегка отогнутым краям верхней части листа; различия между ними описаны в комментариях к последнему виду. Поперечно волнистые листья характерны для *D. polysetum, D. bardunovii, D. drummondii, D. spurium* и *D. bonjeanii*, но листья у них длинно или коротко

заостренные, а также отличаются по форме клеток в верхней части листа. Отличия от некоторых из них даны в комментариях к этим видам.

5.5.3.4 Секция **IV. *Elongata***

5.5.3.4.1 ***Dicranum angustum*** Lindb., Morgonbladet 1880(266): 3. 1880. — *D. bonjeanii* subsp. *angustum* (Lindb.) Podp., Consp. Musc. Eur. 148. 1954. — **Дикранум узкий**. Рисунки **5.25,** 3.19: C–D, 3.19: H–I, 3.19: M–N, 4.16: 1, 4.17: 15. Приложения А; Б; В: Рисунок В.28; Г: Карта Г.22.

Растения средних размеров, тонкие, в бледно-зеленых, зеленых или желтовато-зеленых или буроватых в рыхлых или густых дерновинках, б. м. блестящие. *Стебель* 2–4 см дл., прямостоячий, со слабым буроватым войлоком. *Листья* прямые, отстоящие, сухие слегка извилистые и более прижатые, (2–)3–4.4(–5.6)×0.6–0.7 мм, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно длинно узко-шиловидно заостренные, трубчатые; *края* листа 1-слойные, цельные или самом кончике с немногими мелкими зубчиками; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая, не волнистая, клетки по всей длине листа вытянутые и б. м. одинаковой длины; *жилка* узкая (50–)60–85 μm шир., занимает около 1/10–1/9 ширины листа, оканчивается в верхушке листа или чуть ниже, на нижней стороне гладкая, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с 2 слабыми стереидными пучками (дорсальный стереидный пучок представлен несколькими клетками до почти отсутствующего), с дорсальным эпидермисом, иногда прерывистым, вентральный эпидермис отсутствует; *клетки верхней части* листа удлиненные, (20–)30–50(–68)×8–10(–11.5) μm, с тонкими или слегка утолщенными стенками, без пор; *клетки основания* листа удлиненные, (23–)32–50(–75)×(8–)9–12(–14) μm, стенки тонкие или слегка утолщенные, слабо пористые; *клетки углов основания* листа 1–2-слойные, вздутые, тонкостенные до слегка утолщенных; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Ложнооднодомный. Спорофиты* редко, по 1 из перихеция. *Внутренний*

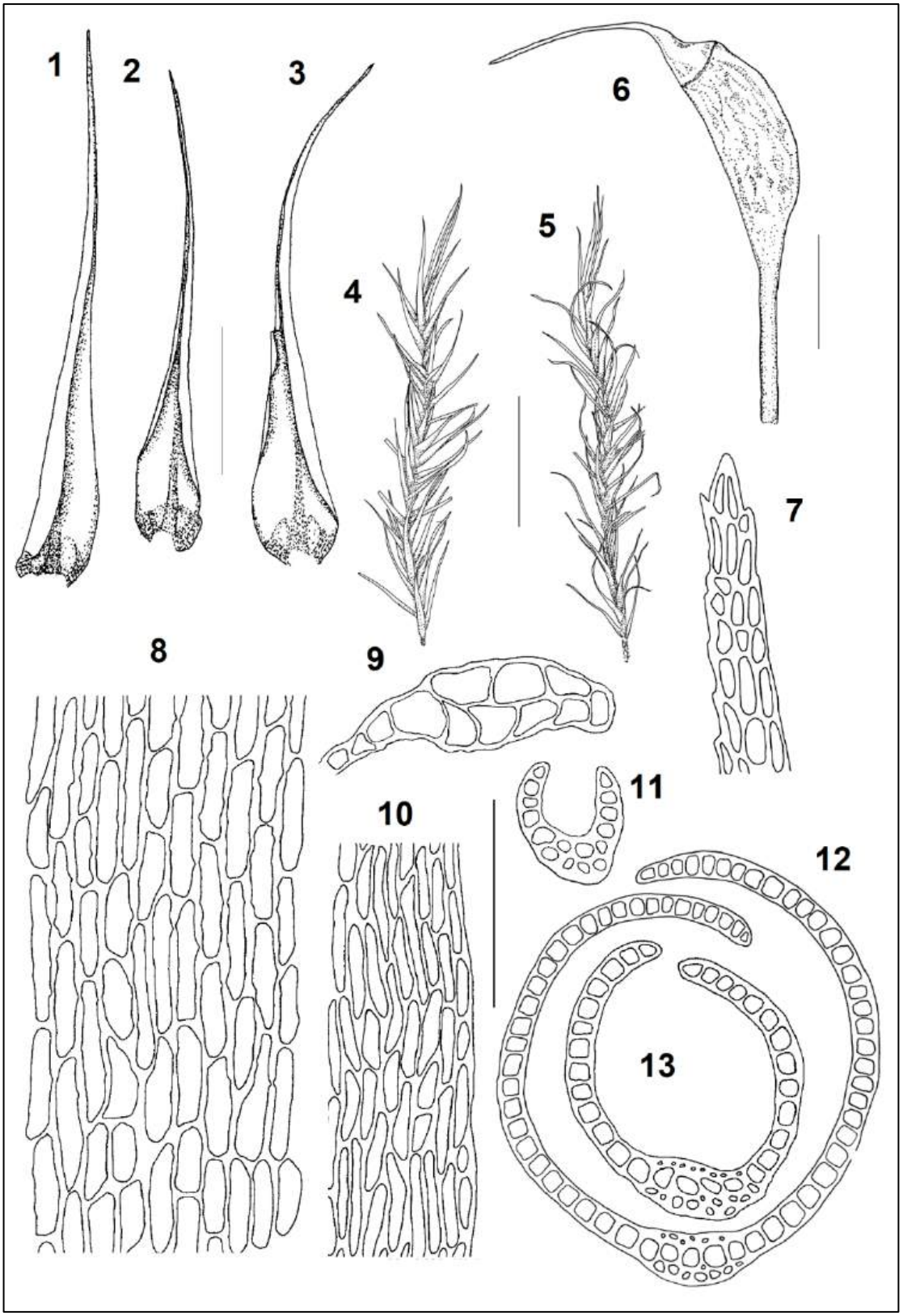


Рисунок 5.25 *Dicranum angustum* (Голотип): листья – 1–3; влажное растение – 4; сухое растение – 5; коробочка – 6; верхушка листа – 7; клетки основания листа – 8; поперечный срез клеток углов основания листа –9; клетки верхней части листа 10; поперечный срез листа: верхней части – 11, средней части – 13, основания – 12. Шкала: 1 см для 4, 5; 1 мм для 1–3, 6; 100 мкм для 8–13.

перихециальный лист узкий обратнояйцевидный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке широко или более узко заостренный, резко суженный в длинное острие, выполненное из пластинки и жилки. *Ножка* 2–3.5 см, желтая. *Коробочка* наклоненная, около 2–2.5 мм, слабо согнутая, сухая гладкая или слабо морщинистая. *Колечко* 2-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 16–20 μm, слабо папиллозные.

Описан с севера Финляндии (Finnish Lappmarken). Редкий, арктомонтанный вид. Известен в Северной Европе, в Канаде, на Аляске, в Гренландии. В России отмечен в Мурманской области, Ямало-Ненецком АО, в Якутии, на севере Красноярского и Камчатского краев, в горах на Алтае. Растет на влажной почве в тундрах и среди каменистых россыпей в высокогорьях, на болотах, в ерниках и лиственничниках в лесном поясе, по поросшим кустарниками берегам речек.

По внешнему облику *Dicranum angustum* наиболее близок к *D. laevidens*, но листья у первого вида заостренные, до 0.7 мм шир., и стенки клеток более тонкие, без пор в верхней части и обычно имеется слабый дорсальный эпидермис против листья туповатые до ложковидно вогнутых, от 0.7 мм шир. и стенки клеток утолщенные, пористые от основания до верхней части листа. В отличие от *D. spadiceum* и *D. schljakovii*, у *D. angustum* нет вентрального эпидермиса на поперечном срезе жилки, клетки листа по всей длине прозенхиматические, с более тонкими и не пористыми стенками против имеется вентральный эпидермис, клетки верхней части листа б. м. паренхиматические и в основании удлиненные с утолщенными и пористыми стенками.

5.5.3.4.2 *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwägr., Sp. Musc. Frond., Suppl. 1: 171. pl. 43. 1811. — *D. tundrae* Lindb. & Arnell, Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl., n.s. 23(10): 82. 1890. — *D. sendtneri* Limpr., Laubm. Deutschl. 1: 360. 1886. — *D. sphagni* Wahlenb., Fl. Lapp. 337. 1812. — *D. subflagellare* Cardo & Thér., Proc. Wash. Acad. Sci. 4: 298. 13 f. 3. 1902. — *D. atratum* Geh., Flora 62: 473. 1879. — **Дикранум удлиненный**. Рисунки **5.26,** 3.31, 3.32, 4.17: 10. Приложения А; Б; В: Рисунок В.29; Г: Карта Г.23.

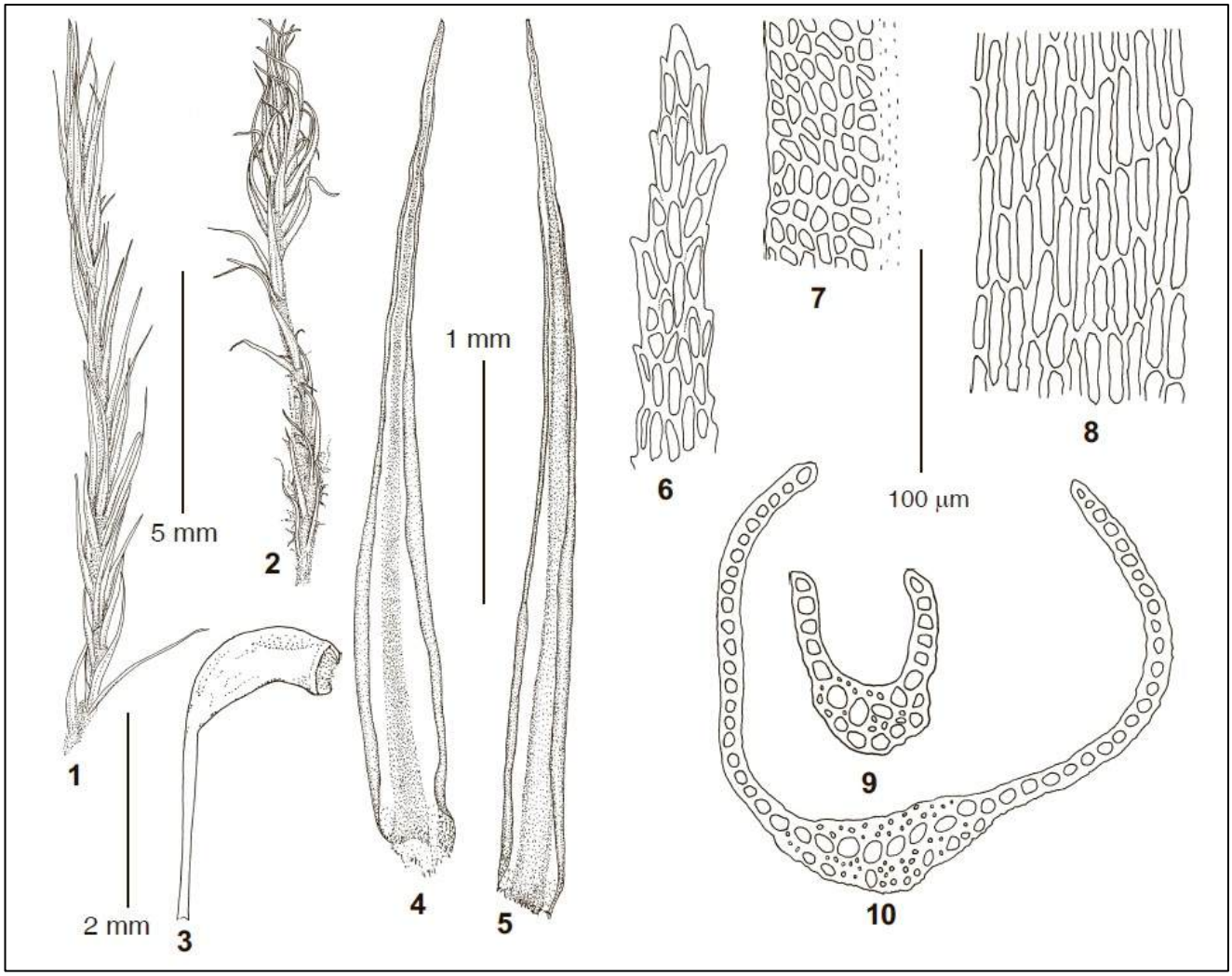


Рисунок 5.26 *Dicranum elongatum*: влажное растение – 1; сухое растение – 2; коробочка – 3; листья – 4, 5; верхушка листа – 6; клетки верхней части листа – 7; клетки основания листа – 8; поперечный срез листа – 9, 10. Масштаб: 5 мм для 1, 2; 2 мм для 3; 1 мм для 4, 5; 100 мкм для 6–10.

Растения средних размеров, в очень плотных дерновинках большей частью трудно разделяемые, желтоватые, светлозеленые, слабо блестящие. *Стебель* 1–8(–16) см дл., рыжевато войлочный, б. м. рыхло облиственный. *Листья* прямые, прижатые, сухие б. м. извилистые, (2.5–)3–4.5(–6)×0.3–0.6 мм, из ланцетного, иногда слегка овально-ланцетного основания, постепенно длинно заостренные, трубчатые или желобчатые; *края* листа 1-слойные, гладкие, в верхней части слабо пильчатые; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая, иногда на спинной стороне в верхней части б. м. шероховатая; *жилка* широкая, 80–120 μm шир., занимает около 1/3–1/6(–1/7) ширины листа, оканчивается в верхушке или коротко выступает, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, 2 стереидными пучками, без вентрального

и дорсального эпидермисов, с отдельными клетками с крупным просветом на дорсальной стороне, гладкая или б. м. шероховатая выше средней части на дорсальной стороне; *клетки верхней части* листа короткие, изодиаметрические, слегка удлиненные, либо смешанные, (8–)13–23(–34)×(7–)8–10(–13) μm, с б. м. утолщенными стенками, без пор; *клетки основания* листа прямоугольные до линейных, (14–)20–58(–100)×(3–)5–10(–12) μm, толстостенные, пористые; *клетки углов основания* 1-слойные, буроватые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются в небольшом количестве до отсутствующих. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Двудомный. Спорофиты* редко, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* узкий обратнояйцевидный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке широко или б. м. узко заостренный, резко суженный в б. м. длинное острие, выполненное из пластинки и жилки. *Ножка* 1–1.7 см дл., желтоватая. *Коробочка* 1–1.8 мм дл., несимметричная, согнутая, сухая б. м. гладкая или морщинистая до слегка ребристой. *Колечко* 2-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 15–22 μm, папиллозные.

Описан из Франции (M. Touly). Распространен в Северной Европе, Гренландии, Исландии, Азии (Монголия, Китай, Япония) и Северной Америке. В России довольно широко распространен в Арктике, Сибири, не редко встречается на Урале, Дальнем Востоке, на севере европейской части России, изредка на Кавказе. Растет на различных болотах, в напочвенном покрове лиственничных, березовых и смешанных лесов, иногда на валежинах, на гумусированном субстрате в щелях или на поверхности выходов горных пород, на почве между камней в горах, в различных типах тундр, в вороничниках.

Очень вариабельный вид. Изредка образует формы с длинными листьями с зубчатыми верхушками (видимо var. *longifolium* (C. Jens.) C. Jens., с мелкими туповатыми листьями на сережчато облиственном отрастающем молодом побеге стебля, похожем на флагеллы (видимо var. *flagelliferum* (Th. Jens.) C. Jens.). Самостоятельность разновидностей не подтверждена молекулярно-генетическим анализом, но признавать их в качестве формы или разновидности вполне возможно.

Своими очень плотными дерновинками *Dicranum elongatum* похож на *D. groenlandicum*, от которого отличается более широкой жилкой в соотношении к пластинке в основании листа (см. ключ), заканчивающейся в самом кончике листа против более узкая жилка, не доходящая до верхушки листа; более узкая пластинка в основании листа против б. м. широкая; несимметричная, согнутая коробочка против симметричная прямая; более короткие и узкие клетки основания листа и короткие клетки верхней части листа против все клетки длинные. По субтильному внешнему виду на *D. elongatum* может быть похож *D. schljakovii*, но последний вид растет в более рыхлых дерновинках и на поперечном срезе жилки листа имеются вентральный и дорсальный эпидермисы против роста в плотных дерновинках, жилка без вентрального и дорсального эпидермисов, иногда с отдельными клетками на ее дорсальной стороне.

5.5.3.4.3 *Dicranum fragilifolium* Lindb., Öfvers. Kongl. Vetensk.-Akad. Förh. 14(4): 125–126. 1857. — *Orthodicranum fragilifolium* (Lindb.) Podp., Consp. Musc. Eur. 152. 1954. — **Дикранум ломколистный**. Рисунки **5.27,** 4.3: 1, 4.17: 11, 4.21: 2. Приложения А; Б; В: Рисунки В.30, В.31; Г: Карта Г.24.

Растения в густых или очень плотных дерновинках, зеленые или буровато-зеленые, слегка блестящие. *Стебель* 2–3(–7) см дл., тонкий, умеренно войлочный. *Листья* жесткие, прямые, прямоотстоящие, сухие б. м. прижатые, сильно ломкие, большая часть верхушек обычно обломаны, 4–7×0.4–0.7 мм, из ланцетного основания постепенно длинно заостренные, трубчатые или желобчатые; *края* листа 1-слойные, цельные или редко на верхушке с 1–2 тупыми зубцами; *пластинка* листа 1-слойная, иногда с небольшими 2-слойными участками около жилки; *жилка* сильная, (100–)120–180 μm шир., занимает около 1/4–1/3 ширины листа, полностью выполняет ломкую шиловидную верхушку листа, обычно гладкая на дорсальной стороне, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с двумя стереидными пучками в основании листа, выше со субстереидами, с дорсальным эпидермисом, без вентрального эпидермиса; *клетки верхней части* листа короткие изодиаметрические, квадратные, коротко прямоугольные, (9–)12–25(–48)×(5.4–)7–

10(–12) μm, с не пористыми и слабо утолщенными стенками; *клетки основания* листа удлиненные, прямоугольные, (26–)40–75(–144)×(7–)10–14(–20) μm, со слабо

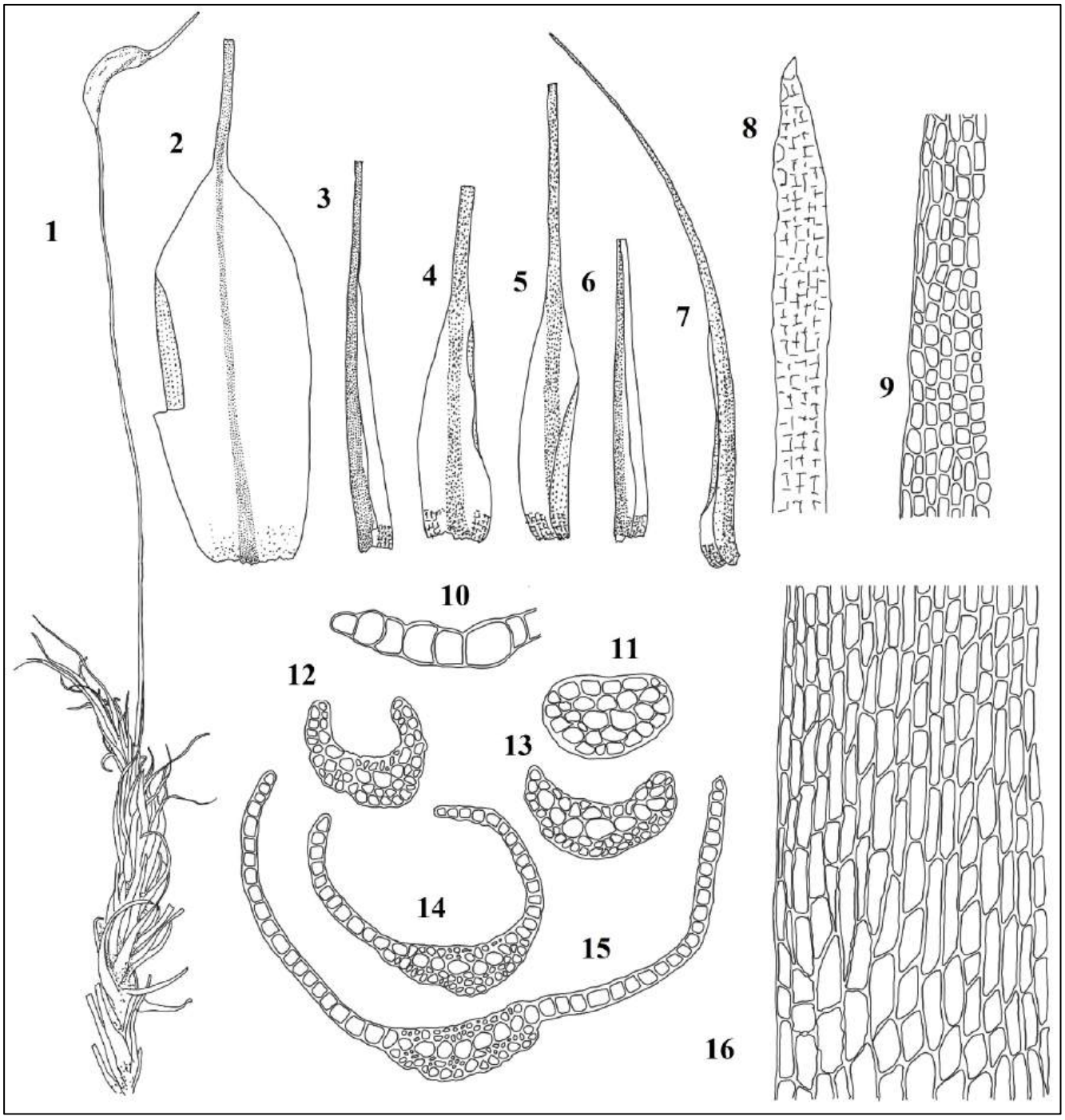


Рисунок 5.27 *Dicranum fragilifolium*: сухое растение со спорогоном – 1; внутренний перихециальный лист – 2; листья – 3–7; верхушка листа – 8; клетки верхней части листа – 9; поперечный срез листа – 10–15; клетки основания листа – 16.

или сильно утолщенными стенками, от слабо до сильно пористых; *клетки углов основания* листа 1(2)-слойные, с б. м. утолщенными стенками, прозрачные до коричневатых, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками

между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Вегетативное размножение* посредством ломких верхушек листьев. *Двудомный* и *ложнооднодомный*. *Спорофиты* не часто, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* обратнояйцевидный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке широко или б. м. узко заостренный, резко суженный в длинное цельнокрайное (ломкое) острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 0.7–1.5 см дл., желтоватая или красноватая. *Коробочка* наклоненная, согнутая, 1.5–2 мм дл., сухая бороздчатая. *Колечко* 1–2(3)-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 20–30 μm, папиллозные.

Вид описан из Швеции (Lapponiæ Pitensis). Циркумбореальный вид, известный в Северной Америке (в Канаде, на Аляске), в Европе в странах Скандинавии, в Азии приводится для Монголии, Китая и Японии. В России распространен в бореальной зоне европейской части и по всей Сибири, а также на Дальнем Востоке. Растет на гниющей древесине (гнилые бревна и пни) в хвойных лесах, реже на обнажениях кремнистых пород, основаниях деревьев или почве.

От других видов рода *Dicranum* с ломкими листьями *D. fragilifolium* отличается гладкими верхушками листа и б. м. удлиненными клетками листа, как в основании, так и в верхней части листа. По этим признакам *D. fragilifolium* похож на *D. tauricum*, от которого отличается более утолщенными и пористыми стенками клеток листа, наличием выраженных стереидных пучков на жилке в основании листа, гладкой верхушкой листа и согнутыми коробочками. Последний вид довольно редок и распространен в европейской части России, тогда как *D. fragilifolium* широко распространенный вид.

5.5.3.4.4 ***Dicranum groenlandicum*** Brid., Muscol. Recent. Suppl. 4: 68. 1819[1818]. — *D. elongatum* subsp. *groenlandicum* (Brid.) Mönk., Laubm. Eur. 210. 1927. — *D. tenuinerve* J.E. Zetterst., Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl., n.s. 13(13): 14. 1876. — *D. macounii* Austin, Bot. Gaz. 2: 96. 1877. — *D. elongatum* var. *orthocarpum* Bruch & Schimp., Bryol. Eur. 1: 139. 77B (fasc. 37–40 Mon. 35. 28B.). 1847. — *D. groenlandicum* var. *sachalinense* S. Okamura, J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo

36(7): 7. Pl. 4. 1915. — **Дикранум гренландский**. Рисунки **5.28**, 3.33, 3.34, 4.16: 9. Приложения А; Б; В: Рисунок В.32; Г: Карта Г.25.

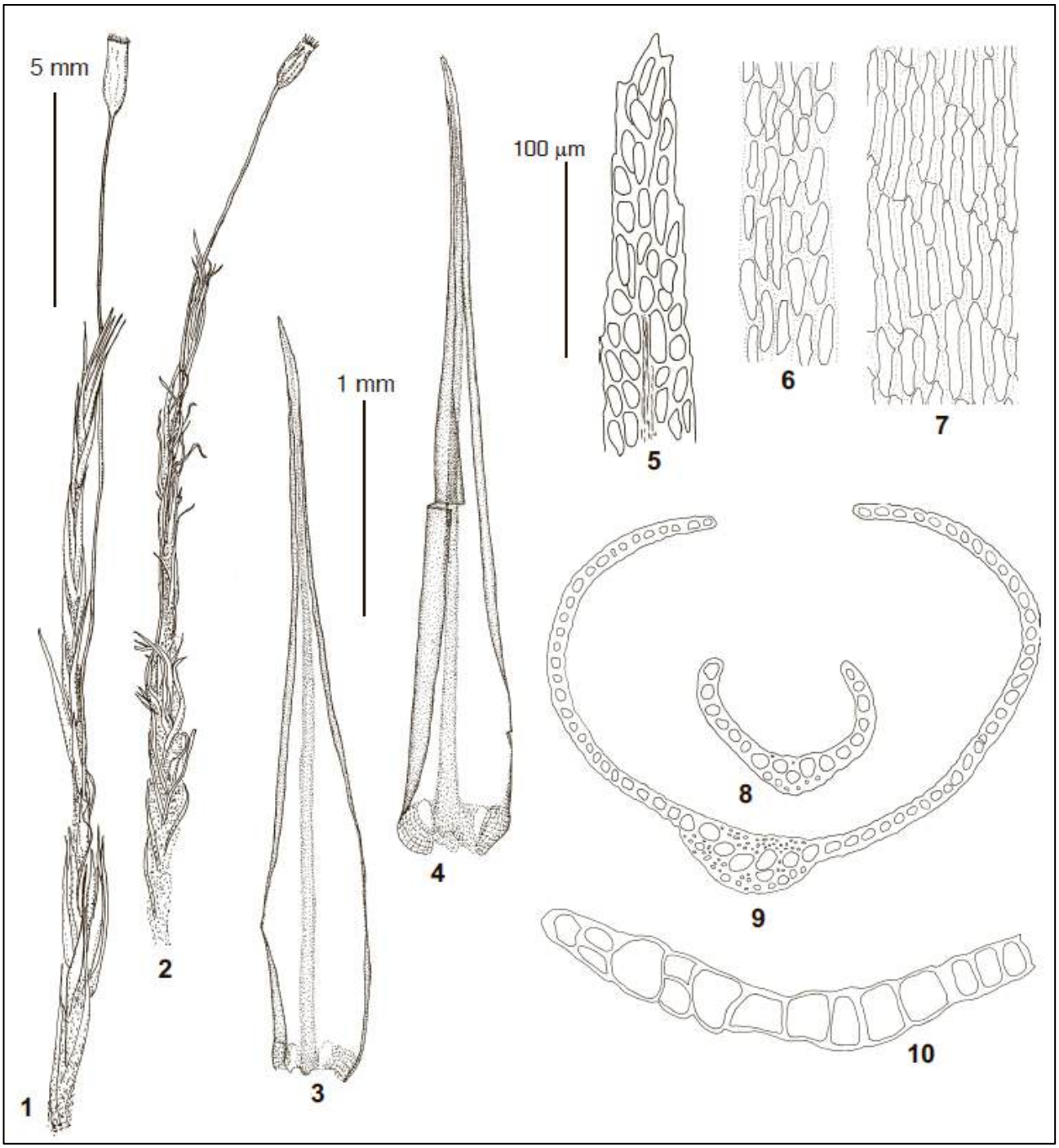


Рисунок 5.28 *Dicranum groenlandicum*: влажное растение со спорогоном – 1; сухое растение со спорогоном – 2; листья – 3, 4; верхушка листа – 5; клетки верхней части листа – 6; клетки основания листа – 7; поперечный срез листа – 8, 9; клетки углов основания листа – 10. Масштаб: 5 мм для 1, 2; 1 мм для 3, 4; 100 мкм для 5–10.

Растения среднего размера до крупных, в плотных дерновинках, б. м. легко разделяющиеся, светло- или темно-зеленые или коричневатые, слабо или б. м.

блестящие. *Стебель* 4–8(–20) см дл., рыжевато войлочный, б. м. плотно облиственный. *Листья* прямые, прижатые, сухие б. м. извилистые или прямые, (1.5–)2.5–5×(0.3–)0.4–0.7 мм, из овально-ланцетного основания постепенно переходят в туповатую, изредка островатую верхушку, трубчатые; *края* листа 1-слойные, гладкие, или на верхушке слабо зубчатые; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая; *жилка* узкая, 50–90 μm шир., занимает около 1/7–1/11 ширины листа, оканчивается до верхушки или в ней, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с вентральным и дорсальным стереидными пучками, без вентрального и дорсального эпидермисов, или с отдельными клетками с крупным просветом на дорсальной стороне, б. м. гладкая; *клетки верхней части* листа удлиненные, (13–)18–35(–57)×(7–)9–12(–14) μm, толстостенные, пористые, либо б. м. укороченные с неутолщенными и не пористыми стенками, либо смешанные; *клетки основания* листа прямоугольные до линейных, (23–)33–59(–96)×(6–)8–11(–12) μm, толстостенные, пористые, пористость клеток наблюдается до верхушки листа, либо до середины; *клетки углов основания* 1–2-слойные, буроватые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Двудомный*. *Спорофиты* б. м. часто, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* овальный или обратнояйцевидный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке тупой, резко суженный в длинное цельнокрайное острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 1.5–2 см дл., желтоватая. *Коробочка* 1.4–2 мм дл., прямостоячая, прямая, сухая продольно бороздчатая. *Колечко* 1(2)-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 15–25 μm, папиллозные.

Описан из Гренландии. Встречается в Северной Америке, Гренландии, Европе, Азии (Китай, Япония, Монголия). В России широко распространен на территории Сибири и на Дальнем Востоке, в том числе в их арктических регионах, в европейской части России чаще встречается на севере (Мурманская и Архангельская области), имеются местонахождения на Урале, единичные находки известны на Кавказе. Растет в напочвенном покрове различных типов тундр,

лиственничников (чаще редкостойных и в разной степени заболоченных), темнохвойных, смешанных и мелколиственных лесов, сосняков с повышенным увлажнением, кустарниковых и кедровостланиковых сообществ, встречается на олиготрофных болотах, растет между камней среди каменистых россыпей на склонах гор, встречается иногда рядом со снежниками, на альпийских лугах, в вороничниках и на валежнике.

Наиболее близким к *Dicranum groenlandicum* считается *D. elongatum*, отличия от которого обсуждаются в комментариях к этому виду. По морфологическим признакам может быть близок к *D. laevidens*, у которого листья также заканчивается тупым гладким кончиком и клетки по всей длине листа удлиненные, толстостенные и пористые. Но у *D. groenlandicum* листья прижатые, сухие до извилистых, коробочка прямая ребристая, клетки верхней части листа коротко прямоугольные, 18–35 μm, а перистом продольно штриховатый в нижней части, тогда как у *D. laevidens* листья прямые и прямоотстоящие как во влажном, так и в сухом состоянии, коробочка согнутая, клетки верхней части листа более длинные, 35–75 μm, зубцы перистома гладкие. Довольно близким видом считается *D. angustum*, но в отличие от *D. groenlandicum* листья у этого вида прямоотстоящие до отстоящих и заостренные, коробочка согнутая, дерновинки рыхлые. За счет удлиненных клеток листа с б. м. утолщенными и пористыми стенками *D. groenlandicum* можно спутать и с видом из другого рода – *Arctoa glacialis*, но этот вид однодомный, с выбегающей в длинное острие жилкой, у него отсутствуют тонкостенные ломкие клетки между жилкой и клетками углов основания, коробочка согнутая.

5.5.3.4.5 ***Dicranum laevidens*** Williams, N. Amer. Fl. 15: 126. 1913. — **Дикранум гладкозубцовый**. Рисунки **5.29,** 3.19: E, 3.19: J, 3.19: O, 4.2: 1, 4.6: 6, 4.6: 7, 4.7: 5, 4.17: 12. Приложения А; Б; В: Рисунки В.33, В.34; Г: Карта Г.26.

Растения среднего размера, в рыхлых до б. м. густых дерновинках, зеленые до буроватых, слабо блестящие. *Стебель* 4–8 см дл., со слабо развитым или б. м. густым рыжеватым ризоидным войлоком, б. м. рыхло облиственный, часто на

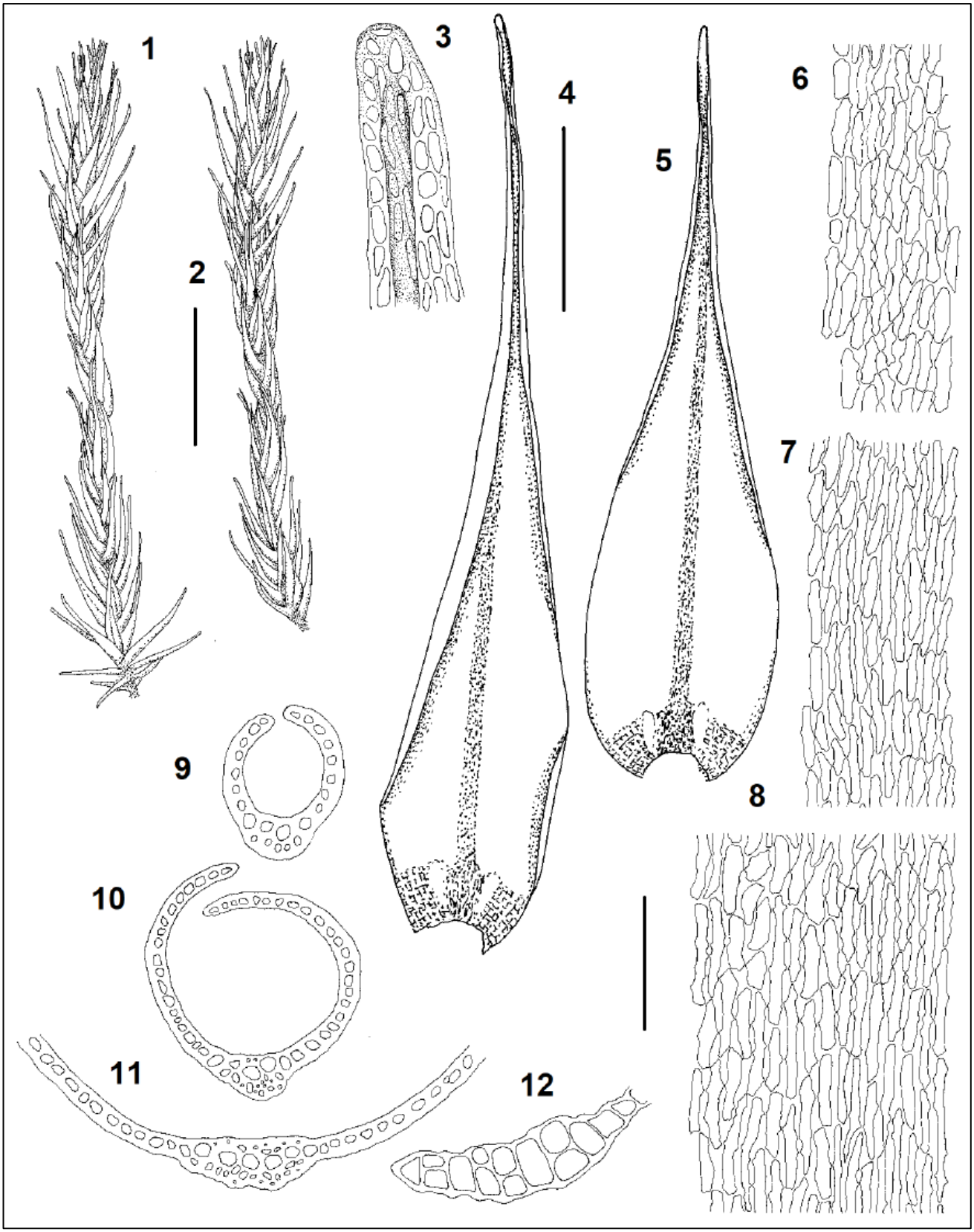


Рисунок 5.29 *Dicranum laevidens*: влажное растение – 1; сухое растение – 2; верхушка листа – 3; листья – 4, 5; клетки верхней части листа – 6; клетки средней части листа – 7; клетки основания листа – 8; поперечный срез листа – 9–11; поперечный срез клетокоснования листа – 12. Масштаб: 5 мм для 1, 2; 1 мм для 4, 5; 100 мкм для 3, 6–12.

верхушке стебля образуется сережчато облиственный молодой побег. *Листья* прямые, отстоящие до оттопыренных, сухие не измененные, (1.5–)3–4.5(–5.5)×0.7–1.4 мм, из широко яйцевидного основания постепенно суженные, на самом кончике туповатые до ложковидно-вогнутых, трубчатые; *листья сережчатого побега* прижатые 1.6–1.8×0.8–1.0 мм, из широкояйцевидного основания тупые, ложковидно вогнутые; *края* 1-слойные, цельные; *пластинка* 1-слойная, гладкая, не волнистая; *жилка* узкая 50–75 μm шир., занимает около 1/13–1/10 ширины листа, оканчивается в верхушке или чуть ниже, на срезе с 1 рядом указателей, со слабыми вентральным и дорсальным стереидными пучками, вентральный и дорсальный эпидермисы отсутствуют, иногда присутствуют отдельные увеличенные клетки; *клетки* верхней части листа удлиненные, (20–)35–75(–102)×10–12(–13) μm, с утолщенными стенками, пористые; клетки основания листа удлиненные (20–)50–85(–111)×(10–)11–14(–16) μm, с б. м. утолщенными или слабо утолщенными стенками, пористые; клетки углов основания листа 1–2-слойные, бурые, с утолщениями стенок клеток; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны, возможно, размножаются ломкой верхушкой сережчато облиственного молодого побега. *Ложнооднодомный*. *Спорофиты* редко, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* б. м. узкий, овальный или яйцевидный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке широко или б. м. узко заостренный, резко суженный в длинное острие, выполненное из пластинки и жилки. *Ножка* 2–2.5 см дл., желтовато-красноватая. *Коробочка* 1–2 мм дл., согнутая, желтоватая, сухая слабо ребристая. *Колечко* 2-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 15–22(–25) μm, папиллозные.

Описан из Канады (Yukon). Известен из Северной Европы, Гренландии, севера Северной Америки. В России распространен в северных регионах европейской части, Урала, Сибири и Дальнего Востока. Растет во влажных местообитаниях (олиготрофные болота, тундры, изредка встречается в

заболоченных ивняках и зеленомошных лиственничниках) на б. м. кислых субстратах.

У *Dicranum laevidens* верхушка листа гладкая тупая до ложковидно вогнутой, клетки листа по всей длине удлиненные, толстостенные, пористые, этими морфологическими признаками данный вид похож на *D. groenlandicum*. Но в отличие от него у *D. laevidens* дерновинка рыхлая, листья оттопыренные, зубцы перистома на дорсальной стороне гладкие, в то время как у *D. groenlandicum* дерновинка всегда плотная, листья прижатые, зубцы перистома на дорсальной стороне внизу поперечно исчерченные, вверху папиллозные. Отличия от другого близкого вида *D. angustum*, с которым его часто сводят в синонимы, указаны в комментариях к этому виду. В обработке рода *Dicranum* во «Флоре мхов Северной Америки» (Ireland, 2007) *D. laevidens* и *D. angustum* сведены в синонимы к *D. spadiceum*. Однако самостоятельность всех трех видов подтверждается молекулярно-генетическими данными. *Dicranum laevidens* и *D. spadiceum* отличаются следующими признаками: 1) отсутствие на жилке вентрального эпидермиса против его наличия; 2) клетки верхней части листа удлиненные, б. м. однородные против укороченных, большей частью неправильной формы. Эти же признаки позволяют отличить *D. laevidens* от *D. schljakovii.*

5.5.3.4.6 ***Dicranum pacificum*** Ignatova & Fedosov, Arctoa 17: 76, f. 7. 2008[2009]. — **Дикранум тихоокеанский**. Рисунок **5.30,** 6.6. Приложения А; Б; В: Рисунок В.35; Г: Карта Г.27.

Растения мелкие или средних размеров, в густых, плотных дерновинках, зеленые до темно-зеленых, не блестящие. *Стебель* 0.5–1.5(–2) см дл., слабо войлочный. *Листья* прямоотстоящие или слабо односторонне серповидно согнутые, сухие мало измененные, ломкие, 3–5×0.3–0.7(–0.8) мм, из ланцетного основания постепенно длинно заостренные, вверху желобчатые*; края* листа 1-слойные, пильчатые в верхней части; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая, не волнистая; *жилка* узкая, 60–90 μm шир., занимает около (1/9–)1/6–1/4 ширины

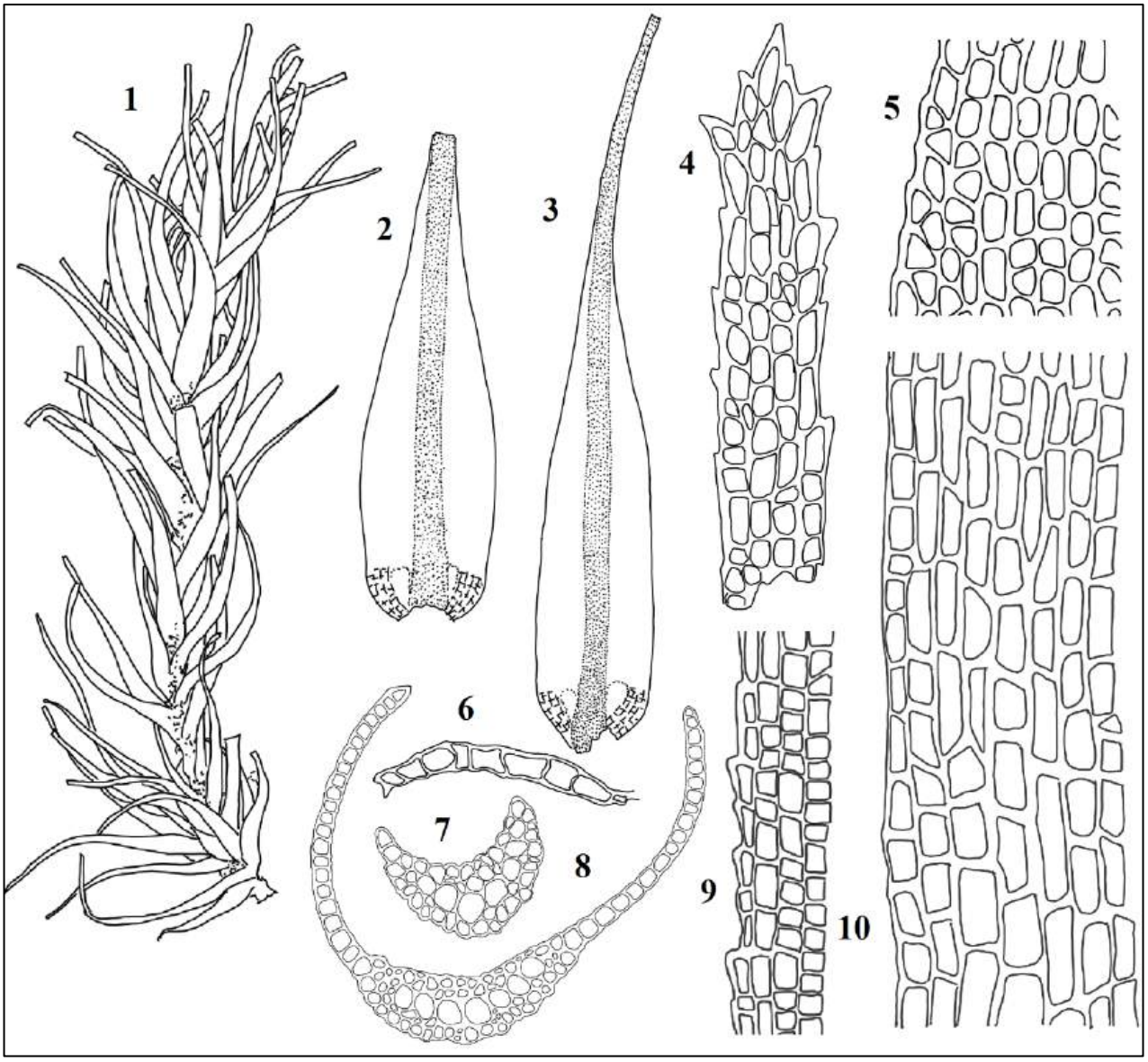


Рисунок 5.30 *Dicranum pacificum*: сухое растение – 1; листья – 2, 3; верхушка листа – 4; клетки середины листа – 5; поперечный срез листа – 6–8; клетки верхней части листа – 9; клетки основания листа – 10.

листа, заполняет шиловидную верхушку, шероховатая на дорсальной стороне, на срезе с 1 рядом указателей, с дорсальным и вентральным субстереидными пучками, без дорсального и вентрального эпидермисов; *клетки верхней части* листа квадратные и коротко прямоугольные, (5–)8–13(–18)×(4.5–)6–8(–10) μm, стенки не утолщены или слабо утолщены, без пор; *клетки основания* листа прямоугольные (12–)17–40(–52)×(5–)6–10(–12) μm, стенки умеренно толстостенные, без пор; *клетки углов основания* листа 1-слойные, увеличенные, буроватые, почти доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов

основания и жилкой имеются или отсутствуют. *Вегетативное размножение* посредством ломких верхушек листьев. *Двудомный*. *Спорофиты* не известны.

Описан из России (Сахалин). Известен в России с Дальнего Востока (Камчатка, Сахалин, Курилы), приводится также для Магаданской и Амурской областей. Недавно обнаружен в Китае (Huang et al., 2026). Растет на стволах лиственных деревьев и в их основании, реже на пнях, гнилой древесине или на камнях.

Dicranum pacificum относится к группе ломколистных видов рода, и довольно близок к *D. hakkodense* своими зубчатыми листьями и распространением на Дальнем Востоке России, но отличается от него по ряду признаков: 1) клетки верхней части листа немного короче, (5–)8–13(–18) против (8–)12–24(–38) μm (т.е. у последнего вида отмечаются клетки до 38 μm); 2) на поперечном срезе жилки имеются субстереиды, нет дорсального и вентрального эпидермисов против стереиды имеются, дорсальный и вентральный эпидермисы дифференцированы в нижней части листа; 3) стенки клеток тонкие или слабо утолщенные против хорошо утолщенные продольные стенки клеток, которые хорошо заметны на поперечном срезе (балджинги). Различия в размерах клеток основания листа у этих двух видов нами не обнаружены. По строению жилки *D. pacificum* похож на *D. tauricum*: у обоих видов отсутствуют стереидные пучки и дифференцированные эпидермальные слои. Однако они отличаются размерами клеток основания листа, 17–40(–52) μm у *D. pacificum* и распространение на Дальнем Востоке России против 47–73(–125) μm у *D. tauricum* и распространение в европейской части России. *Dicranum pacificum* легко отличить от *D. fragilifolium* по остропильчатой (а не гладкой) верхушке листа.

5.5.3.4.7 ***Dicranum setifolium*** Cardot, Bull. Herb. Boissier, sér, 2. 7: 714. 1907. — **Дикранум жестколистный**. Рисунки **5.31,** 4.6: 3, 4.10: 1, 6.6. Приложения А; Б; В: Рисунок В.36; Г: Карта Г.28.

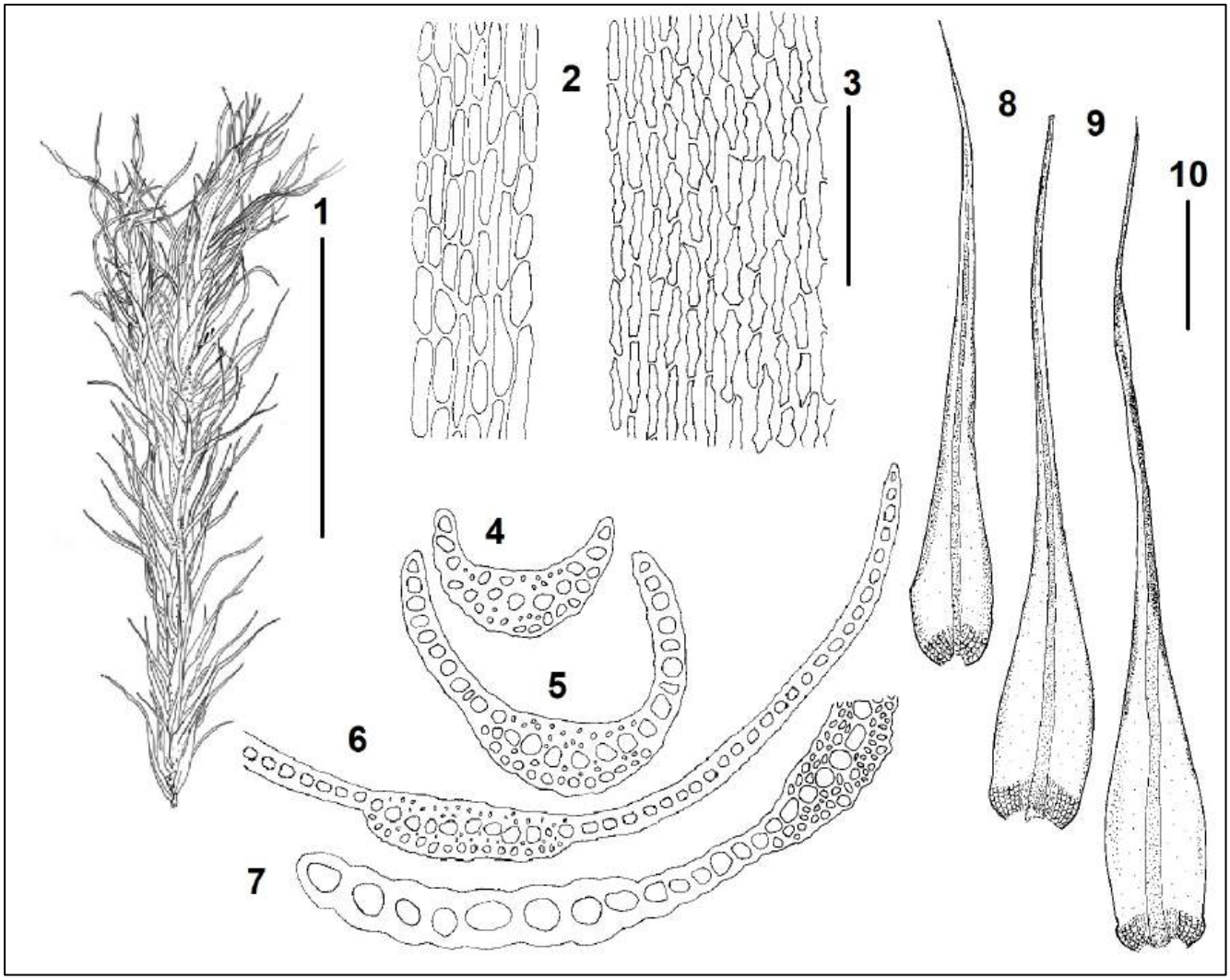


Рисунок 5.31 *Dicranum setifolium*: сухое растение – 1; клетки верхней части листа – 2, клетки основания листа – 3; поперечный срез листа – 4–6; поперечный срез клеток углов основания листа – 7; листья – 8–10. Масштаб: 1 см для 1; 1 мм для 8–10; 100 мкм для 2–7.

Растения средних размеров, в рыхлых дерновинках, зеленые, темно-зеленые или черноватые, не блестящие. *Стебель* 5–7(–10) см дл., б. м. войлочный, рыхло облиственный. *Листья* прямые, прямоотстоящие или слабо односторонние, сухие извилистые прямоотстоящие, 5–6(–7)×0.6–0.8 мм из ланцетного, яйцевидно-ланцетного основания постепенно длинно заостренные, трубчатые; *края* листа 1-слойные, в верхней части от цельных до остро пильчатых; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая до слабо шероховатой в верхней части на дорсальной стороне, не волнистая; *жилка* сильная, 100–125 μm шир., занимает около 1/5–1/8 ширины листа, выбегает, иногда довольно длинно, на поперечном срезе с 1 рядом

указателей, с дорсальным и вентральным стереидными пучками, с дорсальным эпидермисом, без вентрального эпидермиса; *клетки верхней части* листа удлиненные, (24–)28–48(–64)×(8–)10–12(14) μm, с утолщенными стенками, не или слабо пористые; *клетки основания* листа удлиненные, (21–)32–50(–66)×(9–)9.5–13(–16) μm, толстостенные, сильно пористые; *клетки углов основания* листа 1-слойные, вздутые, красные до буроватых, толстостенные, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой отсутствуют либо их очень мало, имеются толстостенные желтовато-красные клетки. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Спорофиты* на территории России неизвестны. [*Двудомный. Внутренний перихециальный лист* резко заужен в длинное шиловидное острие. *Спорофиты* по 1 из перихеция. *Ножка* 1–2 см дл., желтовато-зеленая. *Коробочка* цилиндрическая, асимметричная, 2.5 мм дл., сухая слегка согнутая, не ребристая. *Споры* около 19 μm, слабо папиллозные.].

Описан из Японии (Nayachine). Ранее считался эндемиком Японии, затем был найден в Китае. В России вид редок, известен из 2 точек: в Хабаровском крае и на Курилах. В основном вид растет на каменистых субстратах в горах, а в Китае отмечен на почве и основании стволов деревьев.

От остальных видов рода *Dicranum* отличается очень длинными узко заостренными извилистыми листьями с выбегающей жилкой с удлиненными клетками по всей длине листа с сильно утолщенными стенками, отсутствием прозрачных ломких тонкостенных клеток между жилкой и клетками углов основания. По длинным клеткам верхней части листа с утолщенными клетками наиболее сходен с *D. groenlandicum*. Отличия заключаются в том, что у *D. groenlandicum* обычно очень плотная дерновинка, жилка не выбегает из верхушки листа, заканчивается за несколько клеток до кончика, коробочка прямая ребристая, тогда как у *D. setifolium* дерновинка рыхлая, жилка длинно выбегает, коробочка асимметричная, сухая слегка наклоненная, не ребристая. Габитуально может быть довольно близка форма *D. elongatum* с длинными заостренными б. м. извилистыми листьями, но клетки верхней части листа укороченные против удлиненных.

5.5.3.4.8 ***Dicranum tauricum*** Sapégin, Zap. Novorossiisk. Obshch. Estestvoisp. 36: 173. pl. 1, f. 9; pl. 2, f. 19. 1910. — *D. strictum* Schleich. ex D. Mohr, Ann. Bot. (König & Sims) 2: 546. 1806. nom. illeg. — *Orthodicranum tauricum* (Sapégin) Smirnova, Novosti Sist. Nizsh. Rast. 6: 256. 1969[1970]. — **Дикранум крымский**. Рисунки **5.32**, 4.19, 6.5. Приложения А; Б; В: Рисунок В.37; Г: Карта Г.29.

Растения средних размеров, в рыхлых или густых иногда б. м. плотных дерновинках, светло-зеленые или желтовато-зеленые, слабо или сильно блестящие. *Стебель* 0.5–3 см дл., слабо войлочные. *Листья* прямые, прямоотстоящие до прижатых, сухие не сильно измененные до слегка извилистых, сильно ломкие, 4–5(–6)×0.3–0.5(–0.7) мм, из ланцетного основания постепенно суженные в длинную, узкую, шиловидную верхушку, желобчатые; *края* листа 1-слойные, гладкие или мелкопильчатые в верхней части; *пластинка* листа 1-слойная, узкая, или редко с вкраплениями 2-слойных участков, гладкая до слабо шероховатой в верхней части из-за выпяченных верхних углов клеток, не волнистая; *жилка* узкая, 70–100(–125) μm шир., занимает около 1/6–1/4 ширины листа, заполняет длинную шиловидную верхушку, шероховатая на дорсальной стороне в верхней части листа, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с 1–2 рядом субстереид с большим просветом на вентральной стороне и 2(3) рядами субстереид на дорсальной стороне до середины листа, вентральный и дорсальный эпидермисы отсутствуют; *клетки верхней части* листа квадратные или коротко прямоугольные, (11–)16.5–29(–38)×(6.5–)8–10(–12.5) μm, тонкостенные, без пор; *клетки основания* листа удлиненно-прямоугольные до линейных, (33.5–)47–73(–125)×(6–)11–18(–23) μm, б. м. тонкостенные, без пор или очень слабо пористые; *клетки углов основания* листа 1-слойные, с тонкими стенками, бесцветные до коричневатых, не доходят до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой в небольшом количестве или отсутствуют. *Вегетативное размножение* осуществляется ломкими верхушками листьев. *Двудомные*. *Спорофиты* редко, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* овальный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке б. м. узко заостренный, постепенно суженный в длинное острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 1.5–2.5 см дл.,

желтоватая. *Коробочка* прямая, 1.5–2.5 мм дл., сухая гладкая или слегка морщинистая. *Колечко* 1(2)-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки тонкостенные. *Споры* 14–20 μm, папиллозные.

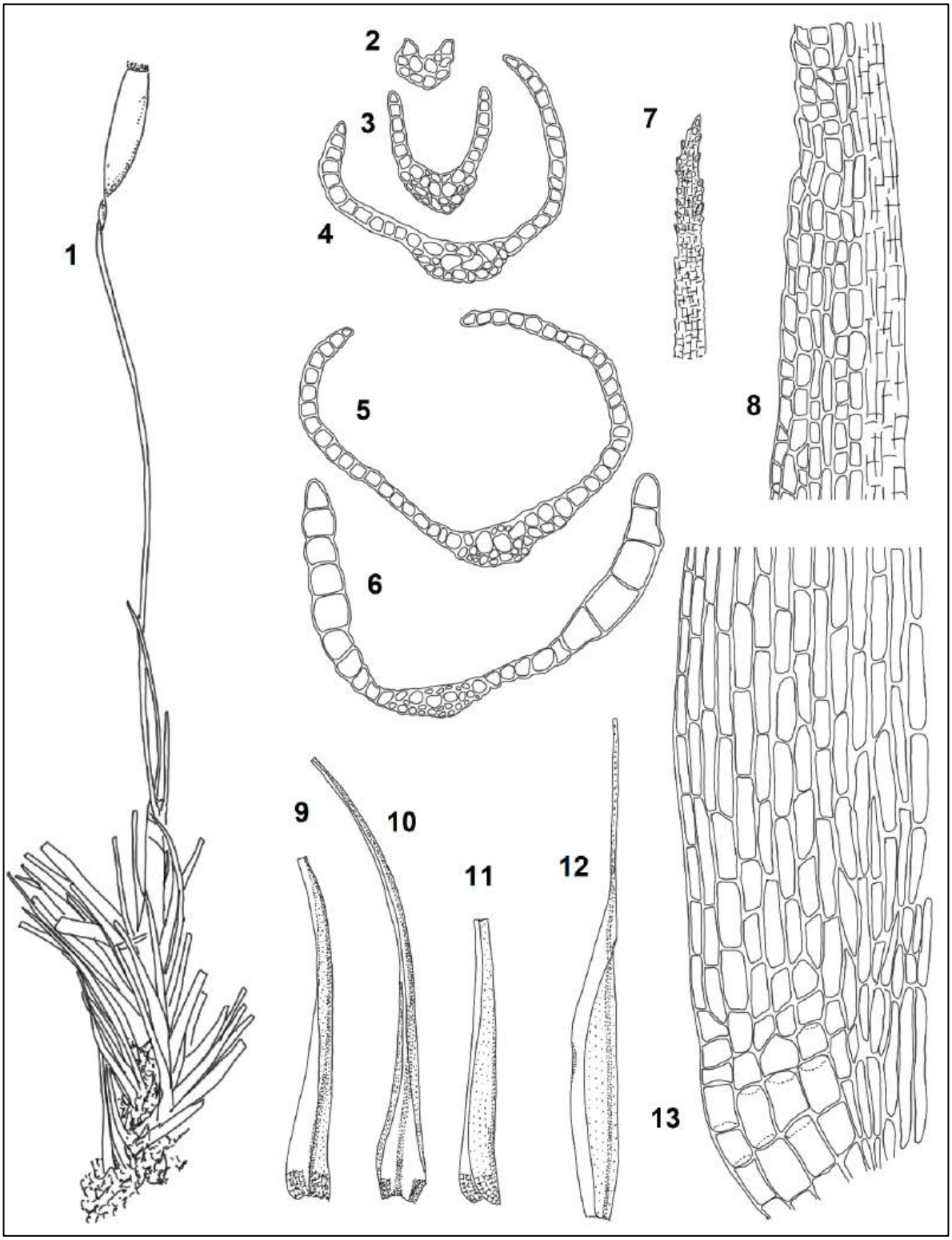


Рисунок 5.32 *Dicranum tauricum*: влажное растение со спорофитом – 1; перистом – 2; поперечный срез листа – 2–6; верхушка листа – 7; клетки верхней части листа – 8; листья – 9–11; внутренний перихециальный лист – 12; клетки основания листа – 13.

Описан из Крыма. Известен в Европе, в Северной Африке, на Кавказе, в Турции и на западе Северной Америки. В России распространен в европейской части, на Кавказе и в Крыму. Растет на гнилой древесине и пнях, на основании стволов деревьев. В последние десятилетия отмечается расширение ареала вида как в Западной Европе, так и в европейской части России.

Dicranum tauricum по удлиненным клеткам основания листа наиболее сходен с *D. fragilifolium*, различия между ними приводятся в комментариях к этому виду. Иногда, например, в некоторых коллекциях с Камчатки, жилка *D. fragilifolium* состоит из субстереид, подобных таковым у *D. tauricum*; в этом случае значимым для диагностики является количество клеточных слоев, расположенных на вентральной стороне жилки (1–2 у *D. tauricum* против 2–3 у *D. fragilifolium*). От остальных видов с ломкими листьями *D. tauricum* отличается удлиненными клетками основания листа.

5.5.3.5 Секция **V.** ***Fuscescentiformia***

5.5.3.5.1 ***Dicranum flexicaule*** Brid., Bryol. Univ. 1: 421. 1826. — *D. fuscescens* var. *congestum* (Brid.) Husn., Muscol. Gall. 34. 1884. — *D. fuscescens* var. *flexicaule* (Brid.) Wilson, Bryol. Brit. 77. 1855. — *D. fagimontanum* Brid., Muscol. Recent. Suppl. 1: 183. 1806. — *D. pseudacutifolium* Otnyukova, Arctoa. 16: 163, f. 1, 2. 2007. — **Дикранум извилистостебельный**. Рисунки **5.33,** 3.35: в, 4.4: 1, 4.16: 10. Приложения А; Б; В: Рисунок В.38; Г: Карта Г.30.

Растения средние или б. м. крупных, в рыхлых или б. м. густых дерновинках, светло-зеленые или буровато-зеленые, слабо блестящие. *Стебель* 3–6(–12) см дл., слабо или умеренно войлочный, обычно рыхло облиственный. *Листья* односторонне обращенные и серповидно согнутые, сухие не измененные, односторонне серповидно согнутые, 5–7×0.7–1.0 мм, из ланцетного или яйцевидно-ланцетного основания постепенно суженные в длинную узкую верхушку, вверху килеватые; *края* листа 1(2)-слойные, плоские или слабо внутрь загнутые, вверху пильчатые, иногда очень слабо; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая или очень

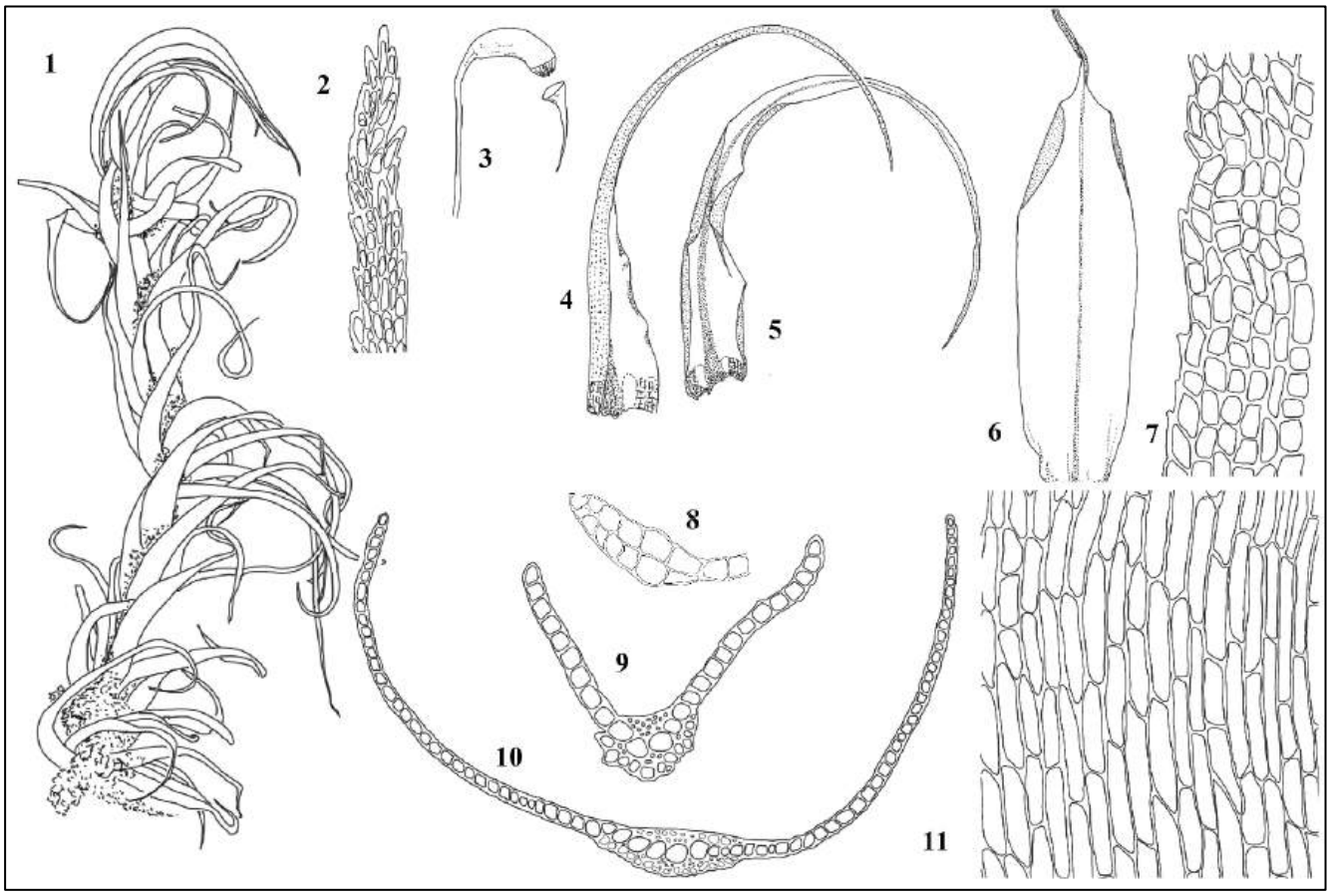


Рисунок 5.33 *Dicranum flexicaule*: сухое растение – 1; верхушка листа – 2; коробочка с крышечкой – 3; листья – 4, 5; внутренний перихециальный лист – 6; клетки верхней части листа – 7; поперечный срез листа – 8–10; клетки основания листа – 11.

слабо шероховатая на дорсальной стороне, не волнистая; *жилка* б. м. сильная, 100–130 μm шир., занимает около 1/10–1/7 ширины листа, заканчивается в верхушке или коротко выступает, вверху на дорсальной стороне слабо шероховатая или гладкая, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с дорсальным и вентральным стереидными пучками с б. м. слабо утолщенными стенками и б. м. широким просветом, с дорсальным эпидермисом, вентральный эпидермис отсутствует; *клетки верхней части* листа квадратные, прямоугольные или неправильно многоугольные, (8–)12–23(–37)×(6–)8–12(–15) μm, стенки тонкие до б. м. утолщенных, гладкие или, реже, на дорсальной стороне слабо мамиллозные, без пор; *клетки основания листа* удлиненно прямоугольные, (25–)33–62(–80)×(6–)9–12(–14) μm, б. м. тонкостенные до слегка утолщенных, пористые до слабо пористых; *клетки углов основания* листа 1–2-слойные, буроватые; клетки с

тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой многочисленные, в зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Двудомный* и *ложнооднодомный*. *Спорофиты* редко, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* обратнояйцевидный или б. м. овальный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке туповатый, резко суженный в длинное цельнокрайное острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 2–2.6(–3) см дл., красновато-желтоватая. *Коробочка* наклоненная, 1.5–2 мм дл., согнутая, асимметричная, продолговатая, часто с небольшим зобиком, сухая почти гладкая до слабо ребристой. *Колечко* 1–2(–3)-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 15–25 μm, папиллозные.

Описан из высокогорий Германии и Швейцарии. Довольно широко распространенный вид, в мире приводится в Европе, Северной Америке, Азии. В России известен во многих регионах от европейской части до Дальнего Востока от Арктики до юга Сибири и Кавказа. Растет обычно на почве в различных лесах, в тундрах, реже на болотах, иногда на полочках скал с мелкоземом, между камнями, в основании стволов деревьев, редко на гнилой древесине.

Иногда *Dicranum flexicaule* рассматривают в качестве разновидности *D. fuscescens*, но оба эти вида имеют специфические морфологические признаки, экологические ниши обитания и молекулярно-генетические данные, которые позволяют их различать в качестве самостоятельных видов. Различия между ними следующие: у *D. flexicaule* рыхлое облиственение, пластинка листа на дорсальной стороне б. м. гладкая, края листа в верхней части большей частью 1-слойные, только местами 2-слойные, соотношение жилки к пластинке в основании листа 1/10–1/7, на поперечном срезе жилка с субстереидами без сопроводителей, обычно образует рыхлые дерновинки, растет на почве, тогда как у *D. fuscescens* растения густо облиственны, пластинка листа на дорсальной поверхности шероховатая, края листа более регулярно 2-слойные, соотношение жилки к пластинке в основании листа 1/7–1/5, на поперечном срезе жилка со стереидами и сопроводителями, обычно образует плотные дерновинки, произрастает на гнилой древесине и на

основании стволов деревьев. В группе близких видов рассматривается также *D. hamulosum*, встречающийся на Дальнем Востоке России. Этот вид ближе по морфологии к *D. fuscescens*, и от *D. flexicaule* отличается примерно теми же признаками (шероховатая пластинка и 2-слойный край листа, соотношение жилки к пластинке листа 1/5–1/6 и т.д.), но на поперечном срезе жилки у *D. hamulosum* стереиды с очень узким просветом и утолщенными стенками, в микроскоп они выглядят блестящими и у них нет сопроводителей, отличаются и формой коробочек. Крупноватые формы *D. flexicale* иногда путают с *D. majus* (судя по гербарным образцам), но у последнего вида в верхней части листа клетки удлиненные, пористые и лист вверху желобчатый.

5.5.3.5.2 *Dicranum fuscescens* Sm., Fl. Brit. 3: 1204. 1804. — *D. fuscescens* Turner, Muscol. Hibern. Spic. 60. pl. 5, f. 1. 1804. — *D. rupestre* Brid., Muscol. Recent. Suppl. 1: 177. 1806. — *D. longirostre* Schwägr., Sp. Musc. Frond., Suppl. 1: 170. pl. 44. 1811. — *D. fergussonii* Stirt., Ann. Scot. Nat. Hist. 8 (29): 42. 1899. — *D. spadiceum* var. *obtusum* Bryhn, Forh. Vidensk.-Selsk. Kristiania 1908(5): 15. 1908. — *D. takakii* Sakurai, J. Jap. Bot. 27: 153. 1952. — *D. trachyphyllum* Renauld & Cardot, Bot. Gaz. 22: 48. 3B. 1896. — **Дикранум буроватый**. Рисунки **5.34,** 3.35: б, 4.2: 4, 4.4: 3, 4.7: 2, 4.12: 6, 4.12: 7, 4.16: 11, 4.21: 8. Приложения А; Б; В: Рисунок В.39; Г: Карта Г.31.

Растения средних размеров, в плотных дерновинках, темно-зеленые или буроватые, слабо блестящие. *Стебель* 2–4(–8) см дл., плотно войлочный, густо облиственный. *Листья* прямо отстоящие, прямые или б. м. серповидно согнутые, сухие извилистые, курчавые или односторонне серповидно-согнутые, 4.5–7×0.6–0.9 мм, из ланцетного основания постепенно суженные в длинную узкую верхушку, килеватые; *края* листа 1–2-слойные, плоские или слабо внутрь загнутые, вверху сильно пильчатые, с простыми и двойными зубцами, внизу цельные; *пластинка* листа 1-слойная, на дорсальной стороне в верхней части слабо или сильно шероховатая; *жилка* сильная, 75–150 μm шир., занимает около 1/7–1/5 ширины листа, заканчивается в верхушке либо коротко выступает из верхушки листа, на дорсальной стороне сильно мамиллозно шероховатая, на поперечном срезе с 1

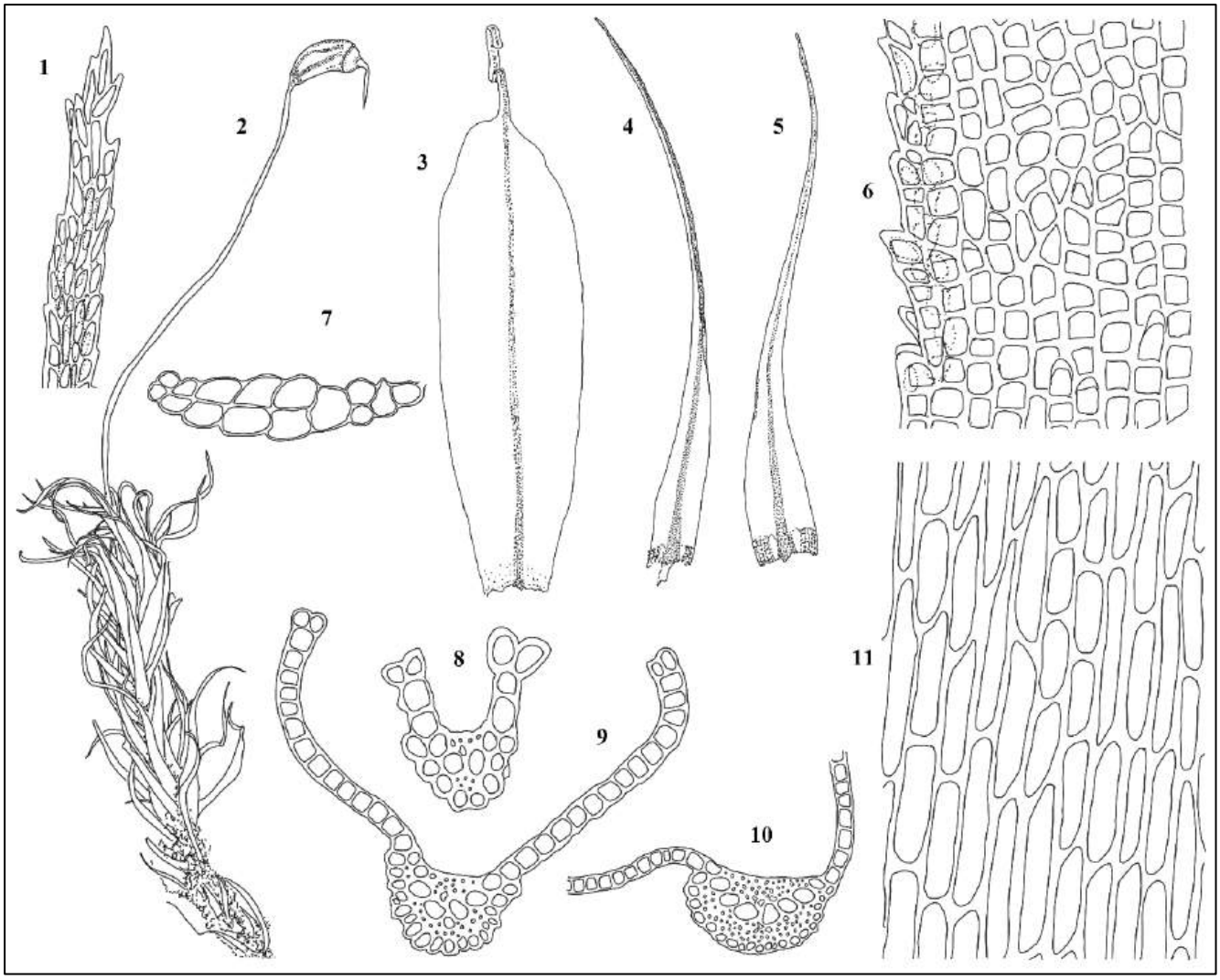


Рисунок 5.34 *Dicranum fuscescens*: верхушка листа – 1; сухое растение со спорогоном – 2; внутренний перихециальный лист – 3; листья – 4–5; клетки верхней части листа – 6; поперечный срез листа – 7–10; клетки основания листа – 11.

рядом указателей, с вентральным и дорсальным стереидными пучками, в центральной части по обе стороны от указателей с сопроводителями (небольшими многоугольные клетки с крупным просветом), с дорсальным эпидермисом, вентральный эпидермис отсутствует; *клетки верхней части* листа квадратные, коротко прямоугольные или неправильно четырехугольные, в б. м. правильных продольных рядах, (10–)13–20(–26)×(6.5–)8–11.5(–12.5) μm, умеренно толстостенные, без пор, на дорсальной стороне некоторые клетки с мамиллозно выступающими верхними углами; *клетки основания листа* удлиненные до линейных, (44–)59–91(–109)×(8–)8.5–12(–13) μm, умеренно толстостенные, слабо пористые; *клетки углов основания* листа 2-слойные, буроватые, не достигающие

жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются, в зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Двудомный*. *Спорофиты* часто, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* обратнояйцевидный или овальный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке тупой, резко суженный в длинное б. м. зубчатое острие, выполненное пластинкой и жилкой. *Ножка* 1–2 см дл., желтоватая. *Коробочка* наклоненная, 1.5–2 мм дл., согнутая, часто с небольшим зобиком, сухая продольно бороздчатая. *Колечко* 1–2(3)-рядное, отпадающее фрагментарно, клетки толстостенные. *Споры* 15–25(–30) μm, папиллозные.

Описан из Великобритании. Известен в Северной Америке, Европе и Азии. В России широко распространен в европейской части, Сибири и на Дальнем Востоке. Растет на гнилой древесине и в основаниях стволов деревьев.

Dicranum fuscescens больше всего похож на *D. hamulosum*, у них шероховатая пластинка листа с 2-слойными краями, соотношение жилки к пластинке листа около 1/5–1/6, растут обычно на гниющей древесине. Они различаются следующими признаками: 1) жилка на поперечном срезе с сопроводителями против без сопроводителей; 2) сухие листья большей частью односторонне серповидно согнутые против б. ч. прямоотстоящие извилистые; 3) коробочки сухие продольно ребристые, сильно согнутые и асимметричные против гладкие слабо согнутые или симметричные. Отличия *D. fuscescens* от другого близкого вида *D. flexicaule* приведены в комментариях к нему.

5.5.3.5.3 *Dicranum hamulosum* Mitt., Trans. Linn. Soc. London, Bot. 3: 156. 1891. — *Orthodicranum hamulosum* (Mitt.) Broth., Nat., Pflanzenfam. ed. 2, 10: 203. 1924. — **Дикранум крючковидный**. Рисунки **5.35,** 3.35: a, 4.5: 2, 4.8: 2, 4.9: 2, 4.17: 16, 4.18, 6.6. Приложения А; Б; В: Рисунок 40; Г: Карта Г.32.

Растения средних размеров, в б. м. плотных дерновинках, светло-зеленые до темно-зеленых, матовые или слабо блестящие. *Стебель* 2–4 см дл., густо облиственный, с беловатым- или рыжеватым ризоидным войлоком. *Листья* прямо отстоящие или односторонне серповидно согнутые, сухие изогнутые, скрученные

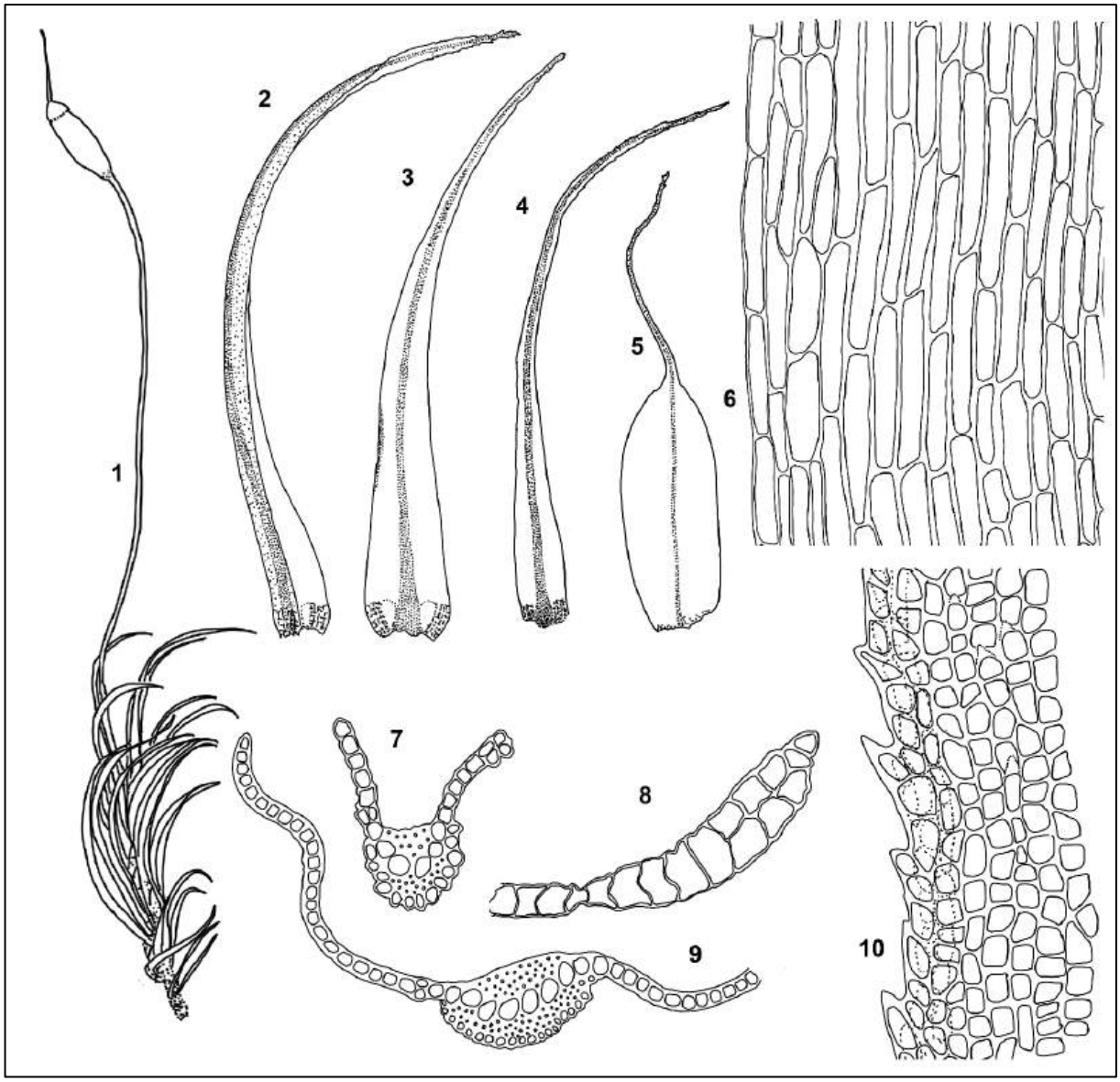


Рисунок 5.35 *Dicranum hamulosum*: влажное растение со спорогоном – 1; листья – 2–4; внутренний перихециальный лист – 5; клетки основания листа – 6; поперечный срез листа – 7, 9; поперечный срез клеток углов основания листа – 8; клетки верхней части листа – 10.

и односторонне серповидно согнутые, 5–8×0.4–0.7 мм, линейно-ланцетные, узкие, из ланцетного основания кверху постепенно суженные в длинно заостренную верхушку, килеватые; *края* листа 2-слойные в верхней половине или до 2/3 листа, двоякозубчатые; *пластинка* листа 1-слойная, шероховатая в верхней части, не волнистая; *жилка* сильная, 75–100(–115) μm шир., занимает около 1/5–1/6 ширины листа, оканчивается в верхушке листа или выбегает, на дорсальной стороне слабо или сильно шероховатая, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с вентральным и дорсальным стереидными пучками, с дорсальным эпидермисом, вентральный

эпидермис отсутствует; *клетки верхней части* листа изодиаметрические, квадратные и коротко прямоугольные, (13–)15.5–22.5(–31)×(8–)8.5–10.5(–12) μm с утолщенными непористыми стенками; *клетки основания* листа удлиненные до удлиненно прямоугольных, (34–)42–67(–78)×(7–)8–10.5(–12) μm, с б. м. утолщенными стенками, пористые; *клетки углов основания* листа 1(2)-слойные, буроватые, не достигающие жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Двудомный. Спорофиты* часто, по 1(2) из одного перихеция. *Внутренний перихециальный лист* удлиненно овальный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке широко заостренный, резко суженный в длинное пильчатое острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 1–1.5 см дл., желтоватая. *Коробочка* 1.5–2.5 мм дл., прямостоячая, прямая или слегка согнутая, сухая гладкая или слабо бороздчатая. *Колечко* 1–2(3)-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 15–22 μm, тонкопапиллозные.

Описан из Японии (Nantaizan). Известен также из Китая. В России – на Сахалине и Курильских островах. Растет на гнилой древесине, на основании стволов хвойных деревьев, на камнях с мелкоземом в хвойных лесах.

Dicranum hamulosum очень близок к *D. fuscescens* по морфологии и экологии, их можно спутать особенно на Дальнем Востоке, где их ареалы пересекаются. Отличительной морфологической особенностью у близких видов обладает жилка листа. Так, у *D. hamulosum* жилка мощная относительно пластинки листа, на поперечном срезе стереидные пучки состоят из однородных очень толстостенных клеток с очень маленьким просветом и выглядят беловато-блестящими, распространяются далеко вверх по жилке, только в самой верхней части переходя в более тонкостенные клетки. Такой же мощной жилкой обладает и *D. fuscescens,* но у него стереидные пучки не однородны, основную массу составляют клетки с утолщенными стенками и маленьким просветом, а по центру жилки по обе стороны от указателей, присутствуют сопроводители, клетки с более широким иногда звездчатым просветом. У другого близкого вида *D. flexicaule* пластинка листа шире

и жилка составляет до 1/10 ширины листа, на срезе жилки стереидные пучки образованы более тонкостенными клетками с б. м. широким просветом, нежели у *D. hamulosum,* что ближе к субстереидам.

Необходимо дальнейшее исследование этого вида с изучением типового образца *Dicranum hamulosum*, а также типовых образцов, сведенных в синонимы видов, с расширением семплинга из восточно-азиатских стран для молекулярно-генетического и анатомо-морфологического анализа, поскольку высокая частота встречаемости как согнутых, так и прямых форм коробочки у этого вида, высокая вариабельность верхушки внутреннего перихециального листа и наличие в нуклеотидных последовательностях замены по митохондриальному маркеру (nad5), свидетельствуют о высокой вероятности неоднородности этого таксона.

5.5.3.6 Секция **VI. *Convolutifolia***

5.5.3.6.1 *Dicranum drummondii* Müll. Hal., Syn. Musc. Frond. 1: 356. 1848. — *D. elatum* Lindb., Bot. Not. 1865: 78. 1865. nom. illeg. — *D. robustum* Blutt. ex Bruch & Schimp., Bryol. Eur. 1: 147. 84 (fasc. 37–40. Mon. 43. 26.). 1847., nom. illeg. — **Дикранум Драммонда**. Рисунки **5.36,** 4.8: 4, 4.16: 8. Приложения А; Б; В: Рисунок В.41; Г: Карта Г.33.

Растения крупные, в рыхлых или б. м. густых дерновинках, зеленые или темно-зеленые, не блестящие. *Стебель* 4–10(–15) см дл., с густым рыжеватым ризоидным войлоком. *Листья* односторонне серповидно согнутые, на кончике извилистые, сухие односторонне серповидно согнутые, скрученные, с курчавыми верхушками, 8–10(–15)×1.2–2.3 мм, из продолговатого обратнояйцевидного основания б. м. резко суженные в длинную, узкую, желобчатую или трубчатую верхушку; *края* листа 1-слойные, плоские, пильчатые; *пластинка* листа 1(2)-слойная, в верхней половине поперечно-волнистая; *жилка* узкая, 100–150 μm шир., занимает около 1/15–1/8 ширины листа, оканчивающаяся в верхушке листа или коротко выбегающая, вверху на дорсальной стороне остро пильчатая, на поперечном срезе с 1(2) рядом указателей, с дорсальным и вентральным

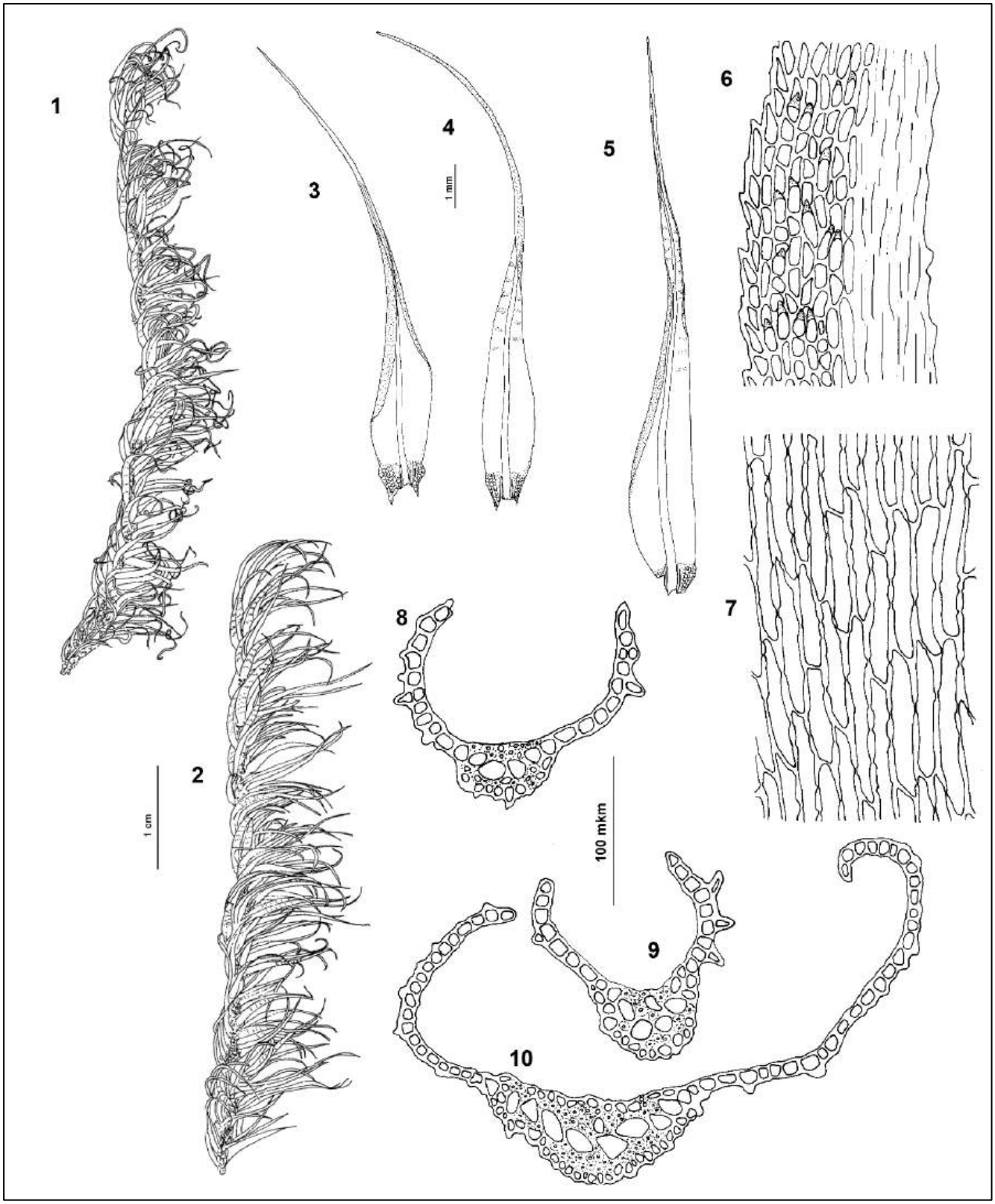


Рисунок 5.36 *Dicranum drummondii*: сухое растение – 1; влажное растение – 2; листья – 3–5; клетки верхней части листа – 6; клетки основания листа – 7; поперечный срез листа – 8–10. Масштаб: 1 см для 1, 2; 1 мм для 3–5; 100 мкм для 6–10.

стереидными пучками, с дорсальным и вентральным (иногда прерывистым) эпидермисами; *клетки верхней части* листа короткие, неправильно

многоугольные, но часто в б. м. явных продольных рядах, (7–)10–15(–30)×9–14 μm, б. м. тонкостенные, не пористые, часто на дорсальной стороне с остро маммилозно выпяченными верхушками; *клетки основания* листа удлиненно прямоугольные, (70–)85–107(–140)×12–15 μm, со слабо утолщенными, б. м. пористыми стенками; *клетки углов основания* листа 2–4-слойные, бурые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Двудомный*. *Спорофиты* не часто, по (1)2–3 из одного перихеция. *Внутренний перихециальный лист* обратнояйцевидный или широко овальный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке тупой, резко суженный в длинное пильчатое острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 3 см дл., желтая или слегка красноватая. *Коробочка* наклоненная, 2.5–3.5 мм дл., цилиндрическая, согнутая, продольно бороздчатая. *Колечко* 1–2-слойное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 14–18(–23) μm, папиллозные.

Описан из Норвегии (Christianiam). Вид распространен в северной Европе, приводится в Японии, Корее, Китае, Монголии, с Алеутских островов Северной Америки. В России вид довольно редок, встречается на северо-западе европейской части, на Урале, в Южной Сибири и на Дальнем Востоке. Предпочитает б. м. кислые субстраты, растет на сухой или влажной почве в хвойных лесах, задернованных каменистых россыпях в тундре, иногда на гнилой древесине и на скалах со слоем гумуса. Название дано в честь Томаса Драммонда (Thomas Drummond, 1780–1835), шотландского путешественника, коллектора североамериканской флоры, издавшего знаменитые эксикаты, по которым было описано много видов.

Dicranum drummondii чаще всего путают с *D. spurium*, по схожести формы основания листа. Но у *D. drummondii* листья имеют характерные признаки: более длинные (от 8 мм против от 4.5 мм); часто односторонне серповидно согнутые, далеко отстоящие против более прижатых (растение вздуто облиственное); длинно заостренные против коротко заостренных. Также у *D. drummondii* на поперечном

срезе жилки имеется вентральный эпидермис (иногда фрагментарный) против отсутствующего у *D. spurium*; клетки основания листа длиннее (85–107 μm) против более коротких (44–67 μm). Отличия *D. drummondii* от других близких видов *D. caesium* и *D. bardunovii* даны в комментариях к этим видам.

5.5.3.6.2 *Dicranum muehlenbeckii* Bruch, Schimp. & W. Gümbel, Bryol. Eur. 1: 142, pl. 78 (fasc. 37–40 Mon. 38. 30). 1847. — *D. convolutum* Hampe, Syn. Musc. Frond. 1: 358. 1848. — *D. raui* Austin, Bot. Bull. (Hannover) 1: 28. 1876. — **Дикранум Мюленбека**. Рисунки **5.37,** 4.17: 9. Приложения А; Б; В: Рисунок В.42; Г: Карта Г.34.

Растения крупные или среднего размера, в густых плотных дерновинках, зеленые или буровато-зеленые, слабо блестящие. *Стебель* 2–10 см дл., с густым рыжевато-бурым ризоидным войлоком до верхушки, иногда в верхней части светло окрашенным. *Листья* прямо отстоящие, сухие дуговидно изогнутые до закрученных, 4–5(–6)×0.6–0.8(–1.0) мм, из яйцевидного или ланцетного основания постепенно заостренные, трубчатые; *края* листа 1-слойные, пильчатые вверху; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая, не волнистая; *жилка* сильная, 120–170 μm шир., занимает около 1/6–1/5 ширины листа, оканчивается в верхушке листа или коротко выбегает, вверху на дорсальной стороне гладкая или слабо шероховатая, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с вентральным и дорсальным стереидными пучками, с дорсальным и вентральным эпидермисами; *клетки верхней части* листа квадратные, поперечно-прямоугольные, треугольные и коротко-прямоугольные, (11–)13–19.5(24.5)×(7–)9.5–13.5(–17) μm, с тонкими или б. м. равномерно умеренно утолщенными стенками, без пор; *клетки основания* листа удлиненно прямоугольные, (32.5–)40–72(–92)×(9–)11–13.5(–17), со слабо утолщенными, пористыми стенками; *клетки углов основания* листа 2-слойные, буроватые; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой малочисленные или отсутствуют. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Ложнооднодомный*. *Спорофиты* не часто, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* обратнояйцевидный

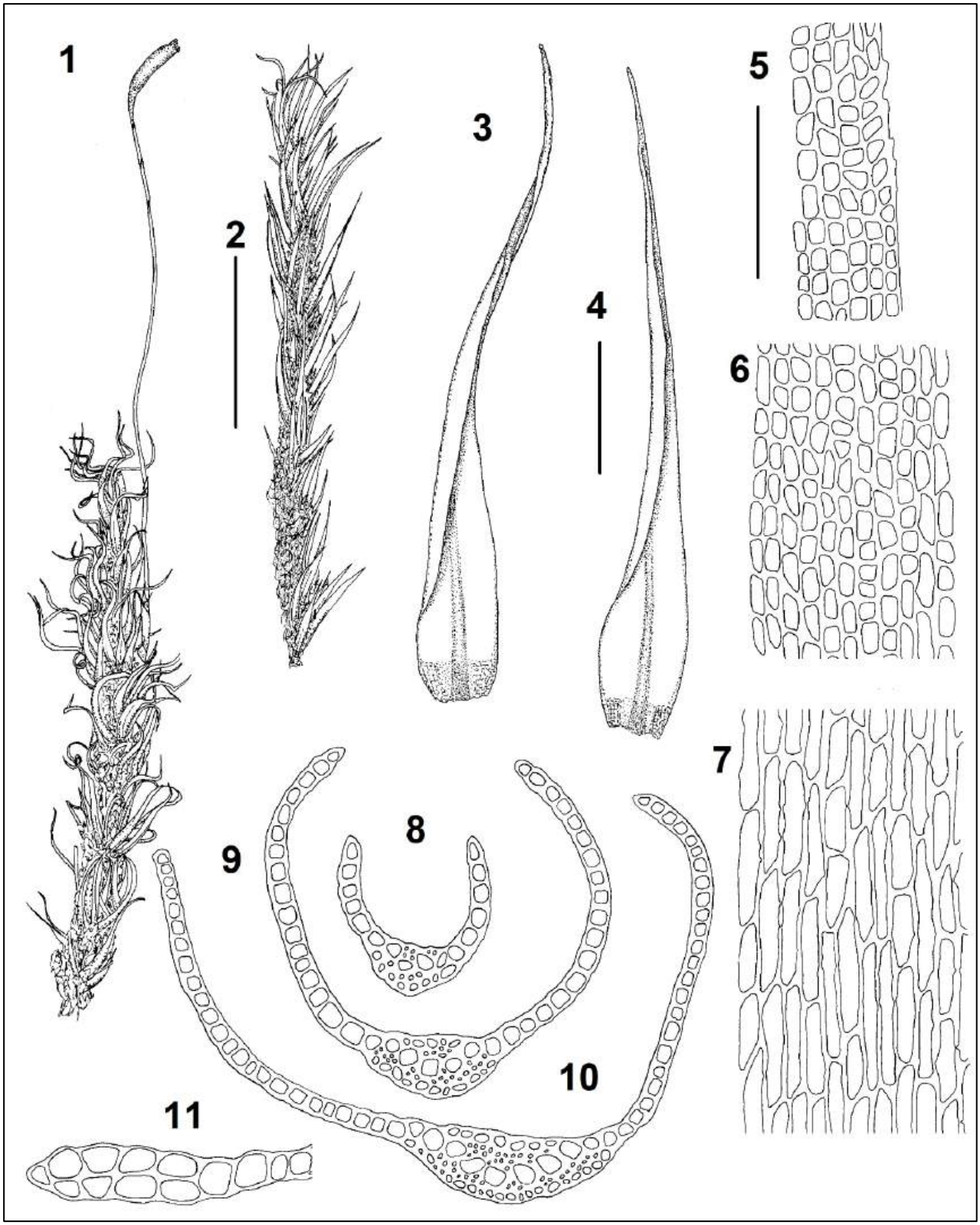


Рисунок 5.37 *Dicranum muehlenbeckii*: сухое растение со спорогоном – 1; влажное растение – 2; листья – 3, 4; клетки верхней части листа – 5; клетки средней части листа – 6; клетки основания листа – 7; поперечный срез листа – 8–10; поперечный срез клеток основания листа – 11. Масштаб: 1 см для 1, 2; 1 мм для 3, 4; 100 мкм для 5–11.

или овальный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке широко заостренный, резко суженный в длинное пильчатое острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 2–2.5 см дл., желтоватая. *Коробочка* согнутая, 2–2.5 мм дл., сухая гладкая до продольно полосатой, бурая. *Колечко* 1–2-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 18–24 μm, тонкопапиллозные.

Описан из Швейцарии. Известен из Центральной и Северной Европы, Турции, Монголии, Казахстана, Японии, Китая, Северной Америки. В России встречается на севере европейской части, Урале, Кавказе, Чукотке, в Южной Сибири. Растет на б. м. сухих почвах в хвойных, в смешанных и лиственных лесах, на валежине, на покрытых слоем почвы скалах, изредка в петрофитных степях, на лугах и по берегам рек. Название дано в честь эльзасского врача и коллекционера растений Генриха Густава Мюленбека (Mühlenbeck, Heinrich Gustav, 1798–1845), по сборам которого был опубликован вид.

Вид не часто встречается, растение довольно легко узнаваемо в поле по очень плотному рыжеватому войлоку с курчавыми листьями, обычно растет в засушливых местах. Во влажных условиях листья большей частью прямоотстоящие. Из микроскопических признаков важен срез листа, где видно сочетание вентрального эпидермиса на жилке и округлый рисунок среза листа, такие же признаки у *Dicranum spadiceum* и *D. schljakovii*, но эти виды обычно встречаются в высокогорьях и у них сухие листья отстоящие, слегка извилистые, клетки верхней части листа неправильной формы, большей частью вытянутые, с утолщенными пористыми стенками. Отличия от близкого вида *D. dispersum*, для которого также характерны вентральный эпидермис на поперечном срезе жилки и короткие клетки верхней части листа, даны в комментариях к этому виду.

5.5.3.6.3 *Dicranum schljakovii* Ignatova & Tubanova, Arctoa 24(2): 483. 2015. — **Дикранум Шлякова**. Рисунки **5.38,** 3.19: B, 3.19: G, 3.19: L, 4.17: 7. Приложения А; Б; В: Рисунок В.43; Г: Карта Г.35.

Растения средних размеров, в густых дерновинках, часто невысокие, б. ч. темно-буровато-зеленые, слабо блестящие. *Стебель* 2–4(–6) см дл., слабо

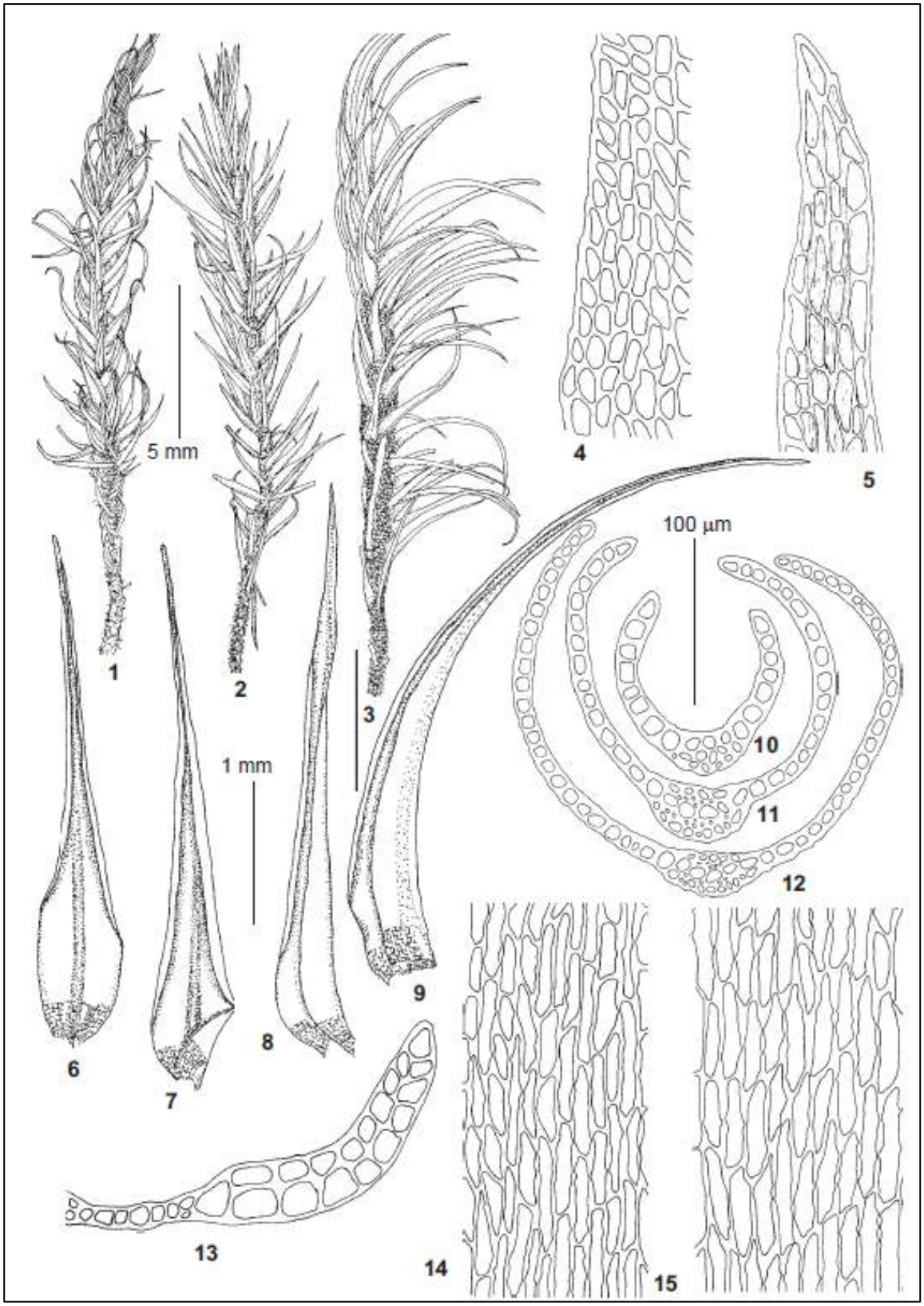


Рисунок 5.38 *Dicranum schljakovii*: сухое растение –1; влажное растение – 2, 3; клетки верхней части листа – 4; верхушка листа – 5; листья – 6–9; поперечный срез листа – 10–12; поперечный срез клеток углов основания листа – 13; клетки середины листа – 14; клетки основания листа – 15. Масштаб: 5 мм для 1–3; 1 мм для 6–9; 100 мкм для 4, 5, 10–14.

войлочный. *Листья* рыхло прилегающие или прямо отстоящие, до односторонне серповидно согнутых, сухие слабо изогнутые или односторонне согнутые, (3–)3.5–4.5(–5)×(0.6–)0.7–0.8(–0.9) мм, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно суженные в узкую верхушку, трубчатые; *края* листа 1-слойные, цельные или вверху слегка зубчатые; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая, не волнистая; *жилка* б. м. сильная 60–90 μm шир., занимает около 1/6–1/8 ширины листа, оканчивается в верхушке листа или неясно выступает, вверху на нижней стороне гладкая или реже, слабо шероховатая, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с дорсальным и вентральным стереидными пучками, с дифференцированными дорсальным и вентральным эпидермисами; *клетки верхней части* листа неправильно коротко прямоугольные или округло многоугольные, (10–)14–18(–22)×8–10(–12) μm, тонко- или б. м. толстостенные, без пор или слабо пористые; *клетки основания* листа прямоугольные до линейных, (27–)38–64(–83)×(7–)8–10(–13) μm, с умеренно утолщенными пористыми стенками; *клетки углов основания* листа 2-слойные, вздутые, буроватые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Ложнооднодомный*. *Спорофиты* редко, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* овальный или обратнояйцевидный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке широко заостренный, резко суженный в длинное острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 1–1.5(–2) см дл., желтоватая. *Коробочка* почти прямостоячая, около 2 мм дл., слабо согнутая, сухая морщинистая до бороздчатой. *Колечко* 1-рядное, отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* около 15–20 μm, слабо папиллозные.

Описан из России (Бурятия, Джергинский заповедник). Известен в России из горных районов Южной Сибири, Таймыра, Якутии и Дальнего Востока, на западе достигает до Урала, найден в одной точке в Хибинах (Кольский полуостров) и одном месте на Новой Земле. Вне России выявлен в Монголии и Китае. Горный вид, распространен в основном в субальпийском и альпийском поясах, редко спускается ниже границы леса. Растет в различных типах горных тундр, болот и

лугов, в нишах среди камней в курумниках. Название дано в честь Романа Николаевича Шлякова (1912–1999), выдающегося российского гепатиколога и бриолога, внесшего вклад также и в изучение систематики рода *Dicranum*.

Dicranum schljakovii – вид, описанный в ходе молекулярно-генетического анализа *D. spadiceum*, отличается от него количественными признаками. Визуально *D. schljakovii* мельче и стройнее, чем *D. spadiceum* и различия между ними следующие: длина листа (3.0–)3.5–4.5(–5.5) мм против (4.5–)5.5–7(–8) мм; ширина листа (0.6–)0.7–0.8(–0.9) мм против (0.9–)1.0–1.3(–1.5) мм; ширина жилки 60–90 μm против 90–120 μm. Отличия от *D. elongatum, D. muehlenbeckii* даны в комментариях к этим видам.

5.5.3.6.4 *Dicranum spadiceum* J.E. Zetterst., Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl., n.s. 5(10): 20. 1865. — *D. neglectum* Jur. ex De Not., Atti Reale Univ. Genova 1: 613. 1869. — *D. muehlenbeckii* var. *spadiceum* (J.E. Zetterst.) Podp., Consp. Musc. Eur. 143. 1954. — *D. algidum* Kindb., Rev. Bryol. 23: 17. 1896. — *D. spadiceum* var. *subscabrifolium* Schljakov, Arctoa 24(2): 471–488. 2015. — **Дикранум каштановый**. Рисунки **5.39,** 3.19: A, 3.19: F, 3.19: K, 4.5: 5, 4.17: 14. Приложения А; Б; В: Рисунки В.44, В.45; Г: Карта Г.36.

Растения средних размеров, в б. м. плотных дерновинках, темно-буровато-зеленые, слабо блестящие. *Стебель* 6–8(–12) см дл., слабо войлочный. *Листья* рыхло прилегающие или прямо отстоящие, сухие извилистые, б. м. изогнутые, (4.5–)5.5–7(–9)×(0.9–)1.0–1.3 (–1.5) мм, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно суженные в узкую трубчатую верхушку; *края* листа 1-слойные, слабо или сильно пильчатые; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая, не волнистая; *жилка* б. м. сильная, 90–120 μm шир., занимает около 1/12–1/9 ширины листа, оканчивается в верхушке листа или неясно выступает, вверху на нижней стороне гладкая, или реже, слабо шероховатая, на верхушке слегка зубчатая, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, вентральным и дорсальным стереидными пучками, с дифференцированным дорсальным и вентральным эпидермисами; *клетки верхней части* листа изодиаметрические, неправильно коротко прямоугольные или округло

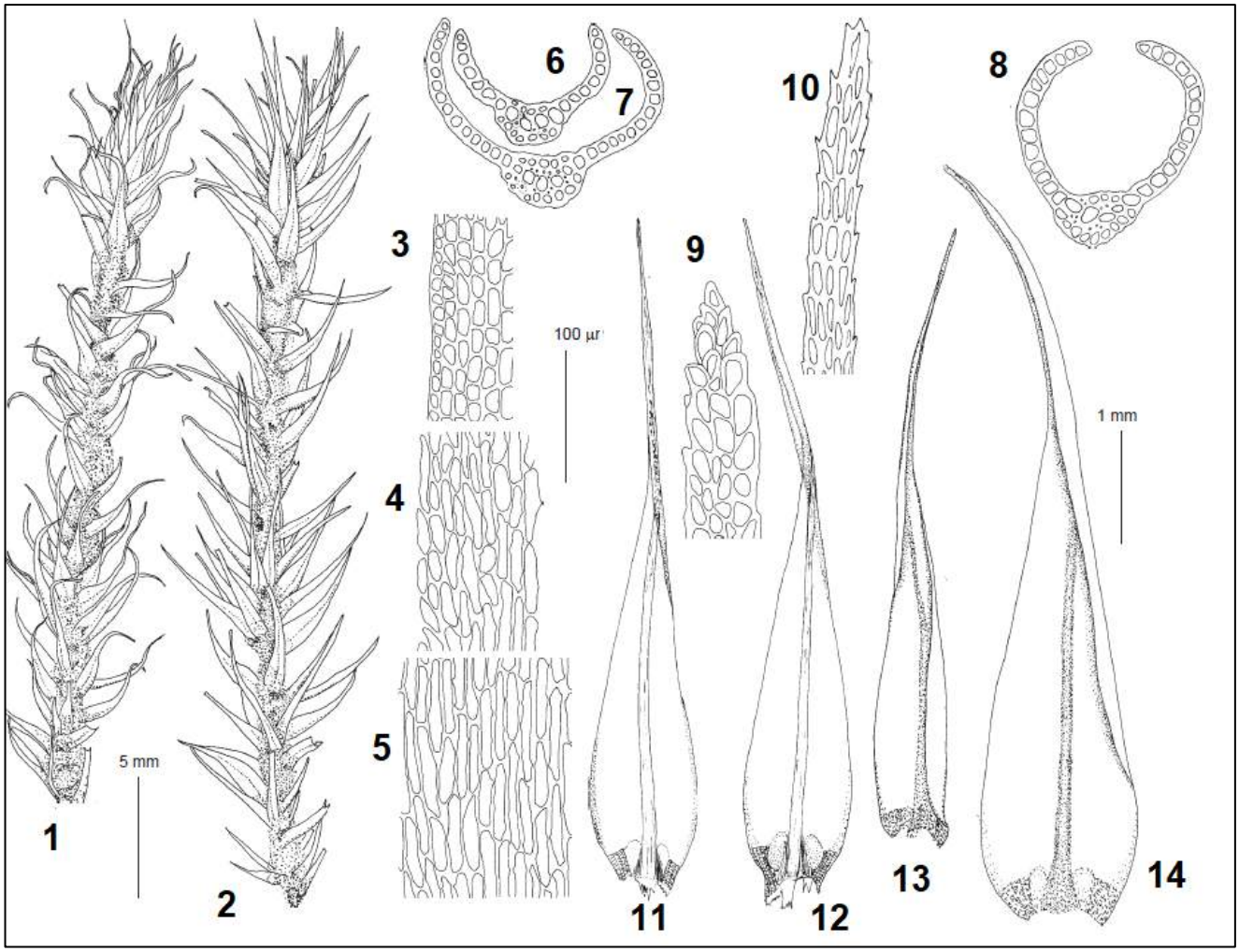


Рисунок 5.39 *Dicranum spadiceum*: сухое растение – 1; влажное растение – 2; клетки листа: верхней части – 3, средней части – 4, основания – 5; поперечный срез листа – 6–8; верхушка листа – 9, 10; листья – 11–14. Масштаб: 5 мм для 1, 2; 1 мм для 11–14; 100 мкм для 3–10.

многоугольные, (12–)20–40(–66)×(5–)7–10(–14) µm, тонко или б. м. толстостенные, слабо пористые; *клетки основания* листа прямоугольные до линейных, (23–)47–77(–107)×(4.5–)6–10(–13) µm, с умеренно утолщенными пористыми стенками; *клетки углов основания* листа 2-слойные, вздутые, буроватые; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются в большом количестве, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Ложнооднодомный*. *Спорофиты* редко, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* обратнояйцевидный или овальный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке широко заостренный, резко суженный в длинное острие, выполненное жилкой. *Ножка* 1.8–2 см дл.,

желтоватая. *Коробочка* почти прямостоячая, около 2–2.5 мм дл., согнутая, сухая слабо ребристая. *Колечко* 1(2)-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 15–20 μm, слабо папиллозные.

Описан из Пиренейских гор. Известен из Северной Америки, Европы, Гренландии, Исландии, Шпицбергена, Монголии и Китая. В России довольно часто встречается в европейской части на Кольском полуострове, несколько местонахождений в Архангельской области и Республике Коми, на Кавказе и на Урале. В азиатской части России широко распространен в горах Южной Сибири от Алтайского края до Забайкалья, спорадически встречается в Якутии, а также в арктических и субарктических районах. Растет на влажной почве в различных типах тундр на севере и в лесах, доходящих до альпийского пояса в горах, в горных тундрах, кустарниковых сообществах, хвойных лесах и открытых насаждениях вблизи границы леса, на альпийских лугах и болотах, курумниках, на мелкоземе на камнях.

Различия *Dicranum spadiceum* от *D. schljakovii* обсуждаются в комментариях последнего вида. По трубчатым листьям и дифференцированному вентральному эпидермису на поперечном срезе жилки *D. spadiceum* можно спутать с *D. muehlenbeckii*, но у первого вида клетки верхней части листа неправильной формы, часто б. м. удлиненные, пористые против клетки верхней части листа квадратные, коротко прямоугольные и поперечно-прямоугольные, не пористые; дерновинки б. м. рыхлые, стебли слабо войлочные против дерновинки плотные, стебли очень плотно рыжевато войлочные. Дополнительным различием является экология видов, так *D. spadiceum* встречается в основном в местах с холодным климатом, в высокогорьях, а *D. muehlenbeckii* предпочитает сухие, более теплые местообитания.

5.5.3.7 Секция **VII. *Crassinervia***

5.5.3.7.1 ***Dicranum fulvum*** Hook., Musci Exot. 2: 149. 1819. — *D. subfulvum* Renauld & Cardot, Bot. Gaz. 22: 49. 3c. 1896. — *D. subleiodontium* Cardot, Bull. Herb. Boissier, sér. 2. 7: 714. 1907. — *D. subsubulifolium* Kindb., Rev. Bryol. 37: 13. 1910.

— *D. longifolium* var. *radicabundum* Brid., Bryol. Univ. 1: 431. 1826. — *Campylopus fulvus* (Hook.) Kindb., Bih. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 7(9): 88. 1883. — *Orthodicranum fulvum* (Hook.) G. Roth ex Casares-Gil, Fl. Ibér. Bríof., Musg., 176. 1932. — *Didymodon fulvus* (Hook.) Schwägr., Sp. Musc. Frond., Suppl. 3. 2(1): 265b. 1829. — *Paraleucobryum fulvum* (Hook.) Loeske, Consp. Musc. Eur. 153. 1954. — **Дикранум желтый**. Рисунок **5.40,** 6.5. Приложения А; Б; В: Рисунок В.46; Г: Карта Г.37.

Растения в рыхлых дерновинках, темно-зеленые, не блестящие. *Стебель* 1–2 см дл., с б. м. хорошо развитым рыжеватым ризоидным войлоком. *Листья* прямоотстоящие до слабо односторонне серповидно согнутых, сухие скрученные, (3–)4–5(–7)×0.5–0.6 мм, из яйцевидного основания сужены в длинную, узко заостренную слабо ломкую верхушку, желобчатые; *края* 1–2-слойные, плоские, пильчатые в верхней половине; *пластинка* 1–2-слойная в верхней части, шероховатая из-за утолщений продольных стенок клеток (балджинги); *жилка* сильная (160–)200–300 μm шир., занимает около 1/4–1/2 ширины листа, выступает из верхушки листа, вверху на дорсальной стороне шероховатая, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, вентральным и дорсальным стереидными пучками, с дорсальным и вентральным эпидермисами; *клетки* верхней части листа квадратные, короткопрямоугольные, (6–)10–18(–27)×(6–)7.5–10(–11) μm, с утолщением продольных стенок, без пор; клетки основания листа прямоугольные, (11–)18–44(–73)×(7.5–)10–14(–16) μm, с б. м. утолщенными стенками, не пористые; клетки углов основания листа 1(2)-слойные, крупные, вздутые, бесцветные до буроватых, почти достигающие жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны, но вегетативному размножению способствуют ломкие верхушки листьев. *Двудомный* и *ложнооднодомный*. *Спорофиты* с территории России неизвестны. [*Внутренний перихециальный лист* обратнояйцевидный, с длинной выбегающей жилкой, резко суженный в длинное узкое острие. *Ножка* 1–2 см дл., желтая, до слегка красноватой. *Коробочка* 1.5–3 мм дл., прямостоячая и прямая,

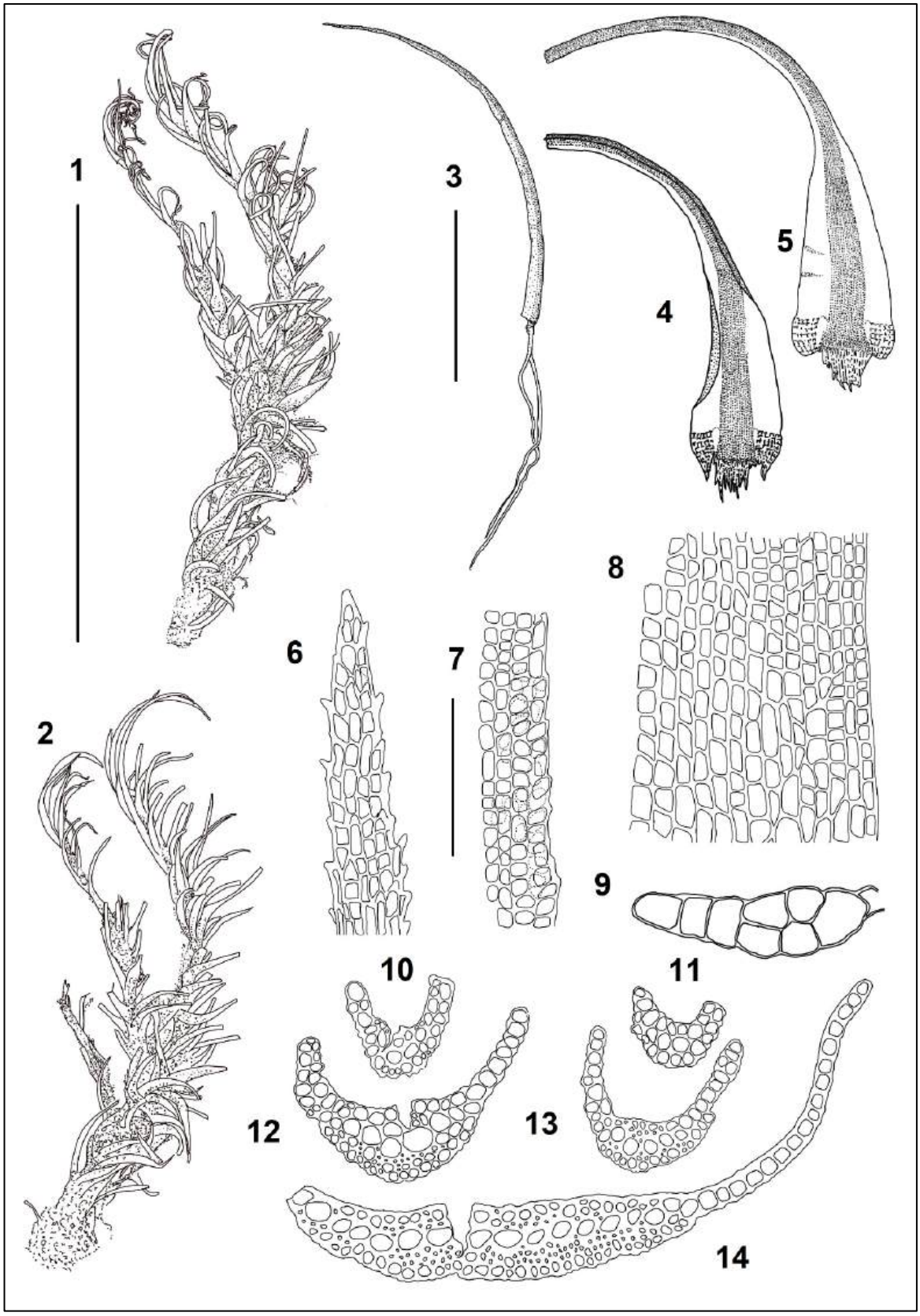


Рисунок 5.40 *Dicranum fulvum*: сухое растение – 1; влажное растение – 2; ломкая прорастающая верхушка листа – 3; листья – 4, 5; верхушка листа– 6; клетки верхней части листа– 7; клетки основания листа – 8; поперечный срез клеток углов основания листа – 9; поперечный срез листа – 10–14.

почти цилиндрическая, гладкая, сухая слегка бороздчатая, зеленовато- или каштаново-бурая. *Споры* 14–28 μm, гладкие.]

Описан из Канады (Nova Scotia). Встречается в Северной Америке, Европе и указан для Китая, Японии и Кореи. В России редкий вид, достоверно известен на Кавказе в Кабардино-Балкарии, а также указан для Ингушетии. Растет на камнях, почве и в основаниях стволов бука.

Наиболее сходным с *Dicranum fulvum* является *D. viride*. Клетки основания листа у обоих видов коротко прямоугольные и в основном имеют примерно одинаковые размеры, но немного длиннее у *D. fulvum*, максимальная длина отдельных клеток может достигать у *D. fulvum* 73 μm, а у *D. viride* – 35 μm. Основные признаки, отличающие эти виды: 1) жилка до 300 μm против до 200 μm; 2) переход жилки в пластинку листа б. м. постепенный из-за двуслойных участков близ жилки, срез напоминает полумесяц против жилка б. м. четко дифференцирована и место перехода в пластинку листа б. м. резкое, полукруглое из-за двуслойных участков пластинки листа, расположенных на пластинке листа в середине или ближе к краю листа, что особенно заметно в нижней и средней частях листа; 3) стереидные пучки крупные, доходят почти до верхушки против стереидные пучки слабее, доходят до середины листа; 4) листья слабо ломкие против сильно ломких. По форме жилки и наличию балджингов на поперечном срезе листа *D. fulvum* похож на *D. hakkodense*, но первый вид со слабо ломкими листьями против сильно ломких; в России известен только на Кавказе против распространен на Дальнем Востоке.

5.5.3.7.2 *Dicranum hakkodense* Cardot, Bull. Herb. Boissier, sér. 2, 7: 714. 1907. — *Orthodicranum hakkodense* (Cardot) Broth., Nat. Pflanzenfam. (ed. 2), 10: 203. 1924. — *D. viride* var. *hakkodense* (Cardot) Takaki, J. Hattori Bot. Lab. 35: 35. 1972. — *D. subviride* Broth. & Paris, Nat. Pflanzenfam., ed. 2. 10: 206. 1924. — *D. yezomontanum* Nog., J. Hattori Bot. Lab. 8: 18. 9 f. 7–10. 1952., illeg. — **Дикранум хаккодский**. Рисунки **5.41,** 4.7: 8, 4.7: 9, 4.17: 2, 4.21: 5, 6.6. Приложения А; Б; В: Рисунок В.47; Г: Карта Г.38.

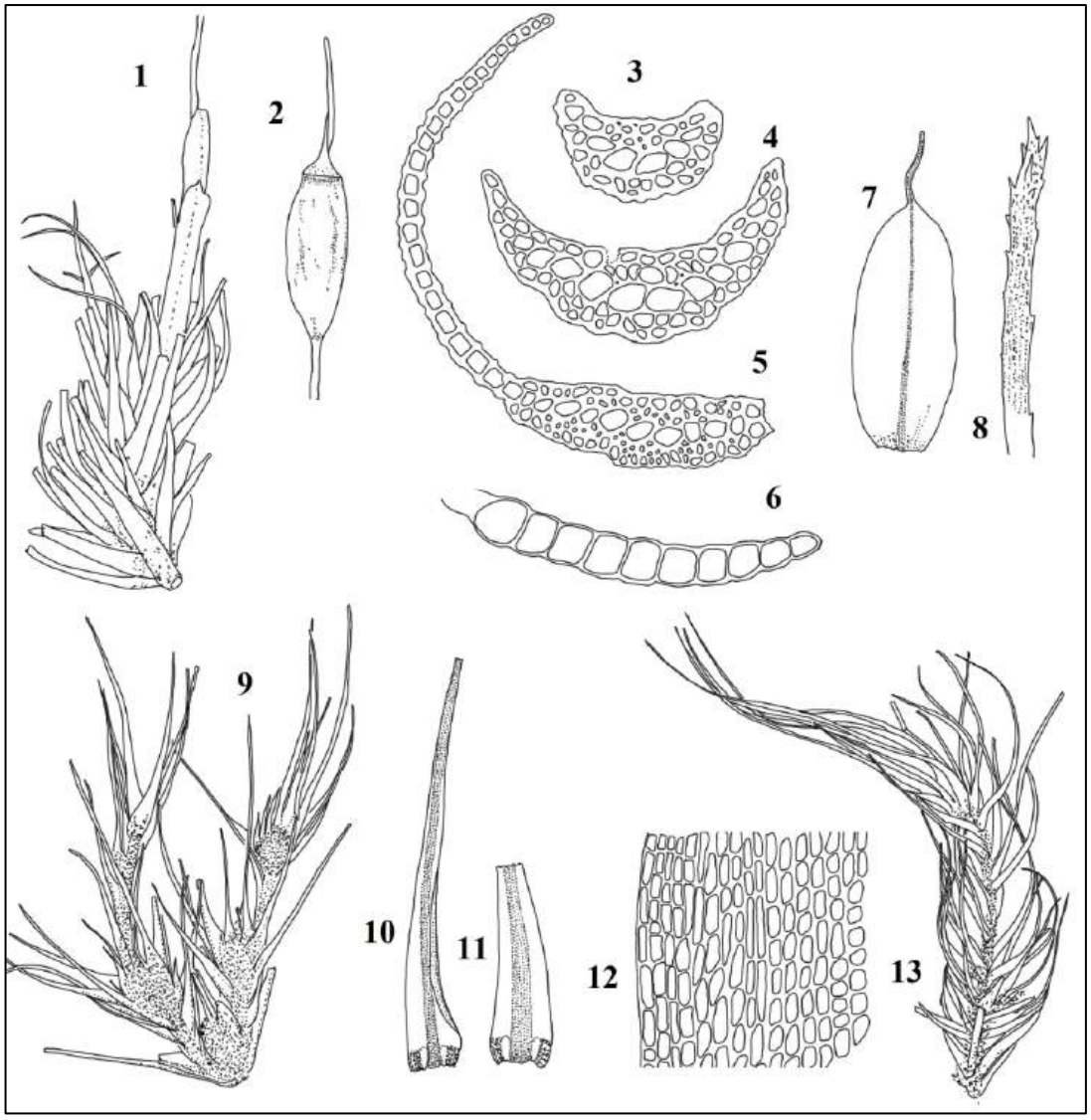


Рисунок 5.41 *Dicranum hakkodense*: сухое растение – 1; коробочка – 2; поперечный срез листа – 3–6; внутренний перихециальный лист – 7; верхушка листа – 8; мужское растение – 9; листья – 10–11; клетки основания листа – 12; влажное растение – 13.

Растения средних размеров, в рыхлых или в б. м. плотных дерновинках, желтовато-зеленые или оливковые или темно-зеленые, б. м. блестящие. *Стебель* 1–3 см дл., слабо войлочный. *Листья* прямоотстоящие или слегка односторонне серповидные, сухие не изменяющиеся до слабо изогнутых, сильно ломкие, 4–5(–6)×0.3–0.5 мм, из ланцетного основания постепенно длинно заостренные, желобчатые; *края* листа 1-слойные, плоские, пильчатые, иногда в 1 ряд из узких и б. м. удлиненных клеток в верхней части; *пластинка* листа 1-слойная, местами в верхней части 2-слойная, шероховатая на дорсальной стороне, не волнистая; *жилка* сильная, 70–100 μm шир., занимает около 1/5–1/3 ширины листа, выбегает из

верхушки листа, шероховатая на спинной стороне близ верхушки, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с дорсальным и вентральным стереидными пучками, доходящими почти до середины листа, с дорсальным эпидермисом, с фрагментарным или слабо дифференцированным вентральным эпидермисом в нижней части листа; *клетки верхней части* листа прямоугольные, (8–)12–24(–38)×(4.5–)5.5–8.5(–10) μm, с утолщением продольных стенок, без пор; *клетки основания* листа прямоугольные, (9–)16.5–40(–57)×(6–)7.5–11(–14) μm, с утолщенными стенками, слабо пористыми или не пористыми; *клетки углов основания* листа 1(2)-слойные, с б. м. утолщенными стенками, коричневатые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими стенками между жилкой и клетками углов основания имеются, не ломкие. *Вегетативному размножению* способствуют ломкие верхушки листьев. *Двудомный*. *Спорофиты* редко, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* овальный или обратнояйцевидный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке широко заостренный, резко суженный в острие средней длины (довольно ломкое), выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 0.5–1.0 см дл., желтоватая. *Коробочка* 1.5 мм дл., прямая или слегка изогнутая, сухая гладкая или слегка морщинистая. *Колечко* 1(2)-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки тонкостенные. *Споры* 15–25 μm, папиллозные.

Описан из Японии (Hakkoda, хребет Хаккода на севере острова Хонсю). Известен также в Китае и Корее. В России встречается на Дальнем Востоке, доходит до озера Байкал, а на севере до южной части Якутии. Растет на камнях со слоем гумуса, на стволах деревьев и их основании, на гнилой древесине, изредка на почве в лесах.

Dicranum hakkodense считали разновидностью *D. viride* по схожести морфрологических признаков, но молекулярно-генетические исследования подтвердили его видовую самостоятельность. Между этими видами имеются небольшие, но устойчивые анатомо-морфологические отличия. Первый вид отличается от второго узкими листьями 0.3–0.5 мм шир. против более широких 0.5–0.8 мм шир.; более длинными клетками верхней части листа 12–24 μm дл. против 9.5–15 μm дл., так и в основании листа 16.5–40 μm дл. против 16–26.5 μm дл. Эти

два вида также отличаются экологией и распространением: *D. viride* растет почти исключительно на стволах широколиственных деревьев в европейской части России, а *D. hakkodense* предпочитает стволы хвойных деревьев и каменистые субстраты на Дальнем Востоке страны. Другой близкий дальневосточный вид *D. pacificum* имеет на поперечном срезе жилки листа субстереиды в отличие от *D. hakkodense*, у которого хорошо выражены стереидные пучки; клетки верхней части листа короткие квадратные 8–13 μm дл. против коротко прямоугольных 12–24 μm дл.

5.5.3.7.3 *Dicranum viride* (Sull. & Lesq.) Lindb., Hedwigia 2(11): 70. 1863. — *Campylopus viridis* Sull. & Lesq., in Sull., Musci Hep. U.S. (repr.) 103. 1856. — **Дикранум зеленый**. Рисунки **5.42,** 4.9: 3, 4.11: 1, 6.5. Приложения А; Б; В: Рисунок В.48; Г: Карта Г.39.

Растения средних размеров, в густых или рыхлых дерновинках, темно-зеленые, не блестящие. *Стебель* 1–3 см дл., б. м. густо облиственный, слабо или умеренно войлочный. *Листья* прямоотстоящие или слегка односторонне серповидно согнутые, ломкие, сухие б. м. курчавые, 4–6×0.5–0.8 мм, из ланцетного основания постепенно длинно заостренные, вверху желобчатые; *края* листа 1-слойные с немногими зубчиками вверху или сильно пильчатые; *пластинка* листа 1–2-слойная, гладкая или сильно шероховатая на дорсальной стороне в верхней части; *жилка* сильная, 100–170 μm шир., занимает около 1/5–1/4 ширины листа, выступает из верхушки, гладкая или, реже, шероховатая на дорсальной стороне, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с вентральным и дорсальным стереидными пучками, иногда слабыми, доходящими до середины листа, с дорсальным и вентральным эпидермисом; *клетки верхней части* листа укороченные, квадратные, коротко прямоугольные, (6.7–)9.5–15(–23)×(5–)7–8.5(–12) μm, стенки слабо утолщены, без пор; *клетки основания* листа коротко прямоугольные, (9.5–)16–26.5(–35)×(7–)9–12(–15) μm, стенки умеренно утолщенные, без пор; *клетки углов основания* листа 1(2)-слойные, буроватые, со слабо утолщенными стенками, доходящие или не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками

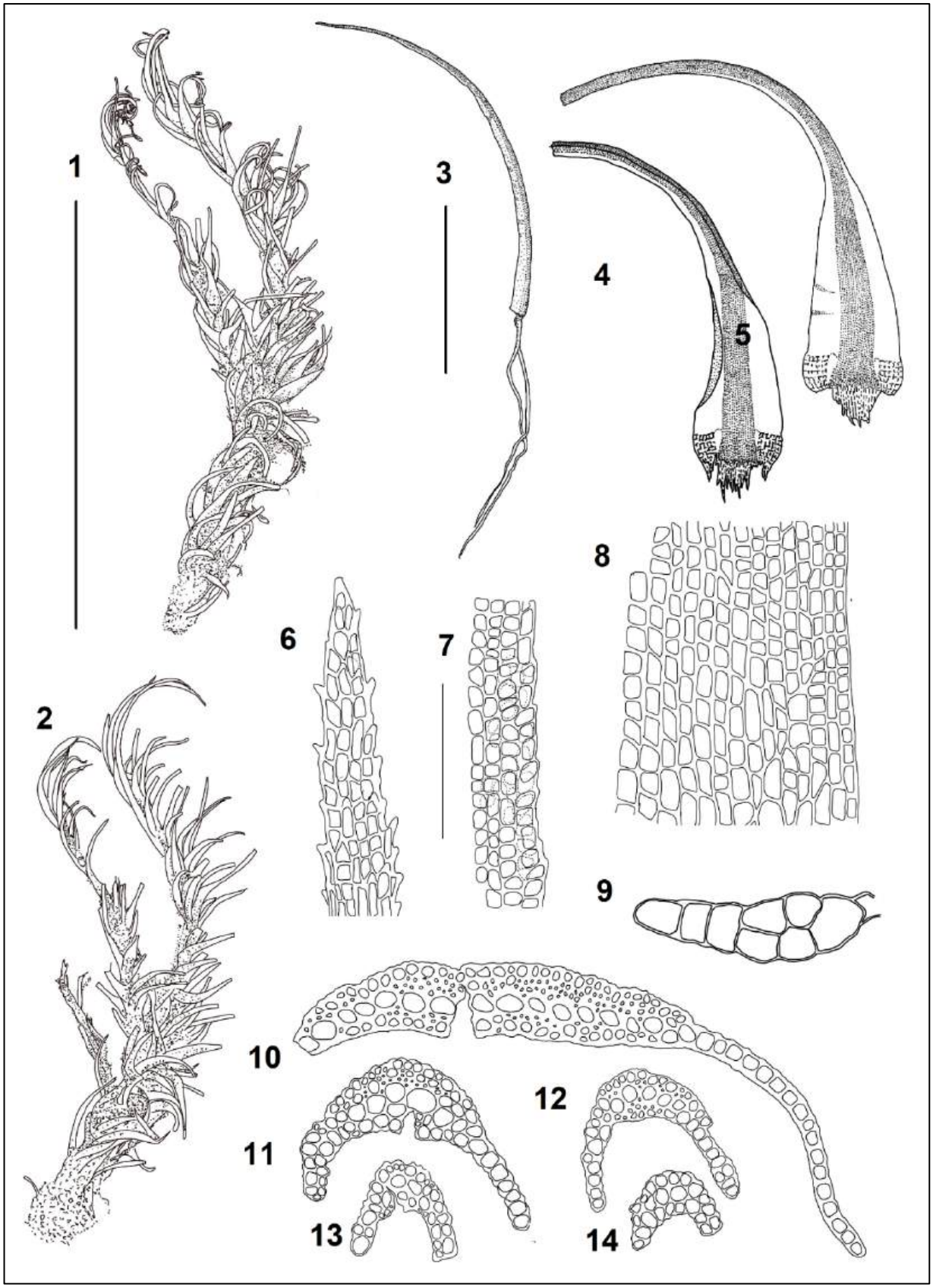


Рисунок 5.42 *Dicranum viride*: сухое растение – 1; влажное растение – 2; верхушка листа – 3, 6; листья – 4, 5; клетки верхней части листа – 7; клетки основания листа – 8; поперечный срез клеток основания листа – 9; поперечный срез листа – 10–14. Масштаб: 1 см для 1, 2; 1 мм для 3–5; 100 мкм для 6–14.

между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Вегетативное размножение* осуществляется ломкими верхушками листьев. *Двудомный*. *Спорофиты* с территории России неизвестны. [*Внутренний перихециальный лист* обратнояйцевидный, резко суженный в длинную верхушку. *Ножка* 1–1.6 см дл., желтая или красновато-коричневая. *Коробочка* 1.5–2.5 мм дл., прямая, цилиндрическая, гладкая, сухая слегка морщинистая. Споры 9–22 μm.].

Описан с востока США (New England to Ohio). Довольно редок в Западной и Центральной Европе, в некоторых районах ареал быстро сокращается, занесен в Красные книги некоторых стран. *Dicranum viride* не является редкостью в восточной части Северной Америки. В России встречается в подзоне широколиственных лесов лесной зоны европейской части до Урала и на Кавказе, довольно редок в большинстве районов. К востоку от Урала известен из одного местонахождения в Тюменской области. Занесен в Красную книгу России (2024). Растет в тенистых лесах на коре старых широколиственных деревьев, в основном на *Ulmus*, *Tilia*, *Querqus*, редко также на *Betula* и свежем валежнике.

Dicranum viride вариабельный вид, листья которого могут быть гладкими до очень шероховатых и зубчатых. Наиболее схожими видами являются *D. fulvum* и *D. hakkodense*, отличия от которых обсуждаются в комментариях к этим видам.

5.5.3.8 Секция **VIII. *Carinatifolia***

5.5.3.8.1 ***Dicranum acutifolium*** (Lindb. & Arnell) C.E.O. Jensen, Förteckn. Skand. Växt., Moss. (ed. 2) 18. 1937. — *D. bergeri* var. *acutifolium* Lindb. & Arnell, Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. 23(10): 79. 1890. — *D. congestum* var. *subspadiceum* Arn. et C. Jens., Naturw. Unters. Sarekgeb. 3: 171. 1910. — *D. muehlenbeckii* var. *acutifolium* Nyh., Bot. Not., 1953. — *Dicranum bergerii* subsp. *rupincola* Kindb., Eur. N. Amer. Bryin. 2: 192. 1897[1898]. — **Дикранум остролистный**. Рисунки **5.43,** 4.7: 1, 4.16: 2, 4.21: 1. Приложения А; Б; В: Рисунки В.49, В.50, Г: Карта Г.40.

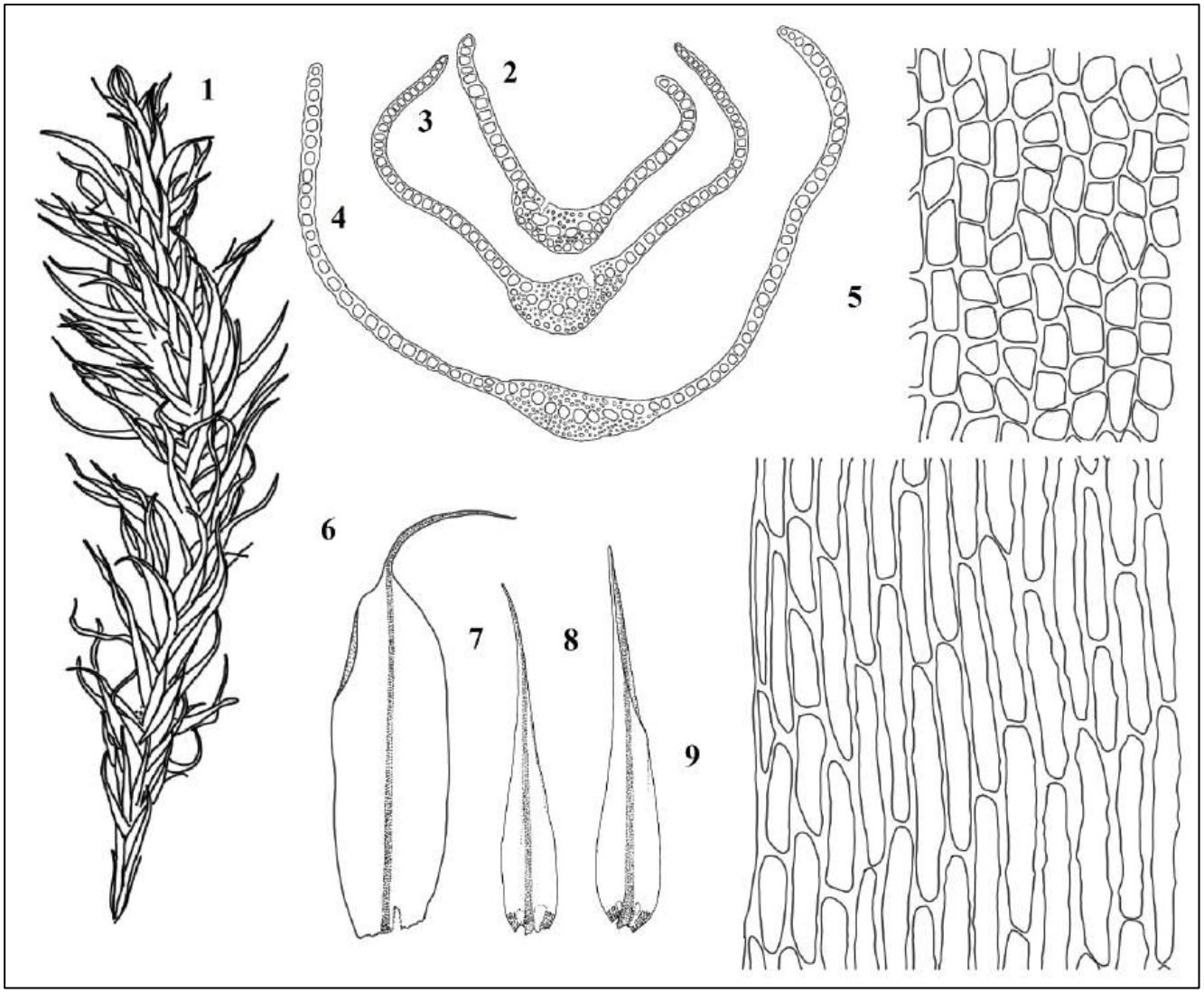


Рисунок 5.43 *Dicranum acutifolium*: влажное растение – 1; поперечный срез листа – 2–4; клетки верхней части листа – 5; внутренний перихециальный лист – 6; листья – 7–8; клетки основания листа – 9.

Растения средних размеров, в густых желтовато-зеленых или темно-зеленых дерновинках, слабо блестящие. *Стебель* 2–5 см дл., б. м. войлочный, рыхло или густо облиственный. *Листья* прямые, прямоотстоящие, сухие прямые до слегка извилистых, прилегающие и прямоотстоящие, 4–6×0.7–1.0 мм, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно заостренные, вверху килеватые; *края* листа 1(–2)-слойные, в верхней части широко загнутые, цельные или пильчатые вверху; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая, ближе к краю загнутая вовнутрь в верхней части; *жилка* сильная 90–130 μm шир., занимает около 1/7–1/5 ширины листа, оканчивается в верхушке или коротко выступает, на дорсальной стороне листа умеренно выступающая, слабо мамиллозная до б. м. гладкой, на поперечном срезе

с 1 рядом указателей, вентральным и дорсальным стереидными пучками, с дорсальным эпидермисом, вентральный эпидермис отсутствует; *клетки верхней части* листа изодиаметрические правильные или слабо удлиненные, неправильной формы, (10–)15–31(–51)×(6–)8–11(–15) μm, от тонкостенных, образующих б. м. правильные ряды, до б. м. толстостенных, не образующих выраженных продольных рядов, без пор или слабо пористые; *клетки основания* листа прямоугольные до линейных, (83–)112–180(–240)×(6–)7–9(–11) μm, умеренно толстостенные, пористые; *клетки углов основания* листа 2-слойные, буроватые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между жилкой и клетками углов основания имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные вегетативное органы размножения* не известны. *Ложнооднодомный*. *Спорофиты* редко, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* обратнояйцевидный или прямоугольный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке тупой или широкозаостренный, резко суженный в длинное гладкое острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 1.5–2 см дл., желтоватая. *Коробочка* около 2 мм дл., согнутая, асимметричная, сухая морщинистая или слабо ребристая. *Колечко* 1(2)-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки тонкостенные. *Споры* 15–20 μm, слабо папиллозные.

Описан из России (Dudinka, Красноярский край). Арктомонтанный вид, распространен в Западной Европе в Скандинавии и горах Центральной Европы, в Гренландии, Канаде, высокогорьях Скалистых гор США, в Центральной Азии, Китае и Монголии. В России широко распространен в Субарктике и Арктике, а также в горных районах азиатской части России. Растет на почве в различных растительных сообществах или покрытых мелкоземом камнях.

Dicranum acutifolium сходен с *D. bardunovii*, который отличается более длинными зубчатыми, поперечно волнистыми в верхней части листьями, мамиллозно выпяченными верхними углами клеток верхней части листа на дорсальной поверхности. Отличия *D. acutifolium* от *D. brevifolium* и *D. septentrionale* следующие: 1) в сухом состоянии листья прямые или слегка изогнутые против сильно курчавых; 2) клетки верхней части листа изодиаметрические неправильной

формы, в основном удлиненные против имеющих б. м. правильную форму, поперечно прямоугольных до квадратных; 3) утолщения клеточных стенок от слабо до сильных б. м. неравномерные против б. м. правильных и в продольных рядах, образующих балджинги на поперечном срезе.

5.5.3.8.2 ***Dicranum bardunovii*** Tubanova & Ignatova, Arctoa 20: 185. 2011. — **Дикранум Бардунова.** Рисунки **5.44,** 4.5: 3, 4.6: 2, 4.15: 1. Приложения А; Б; В: Рисунок В.51; Г: Карта Г.41.

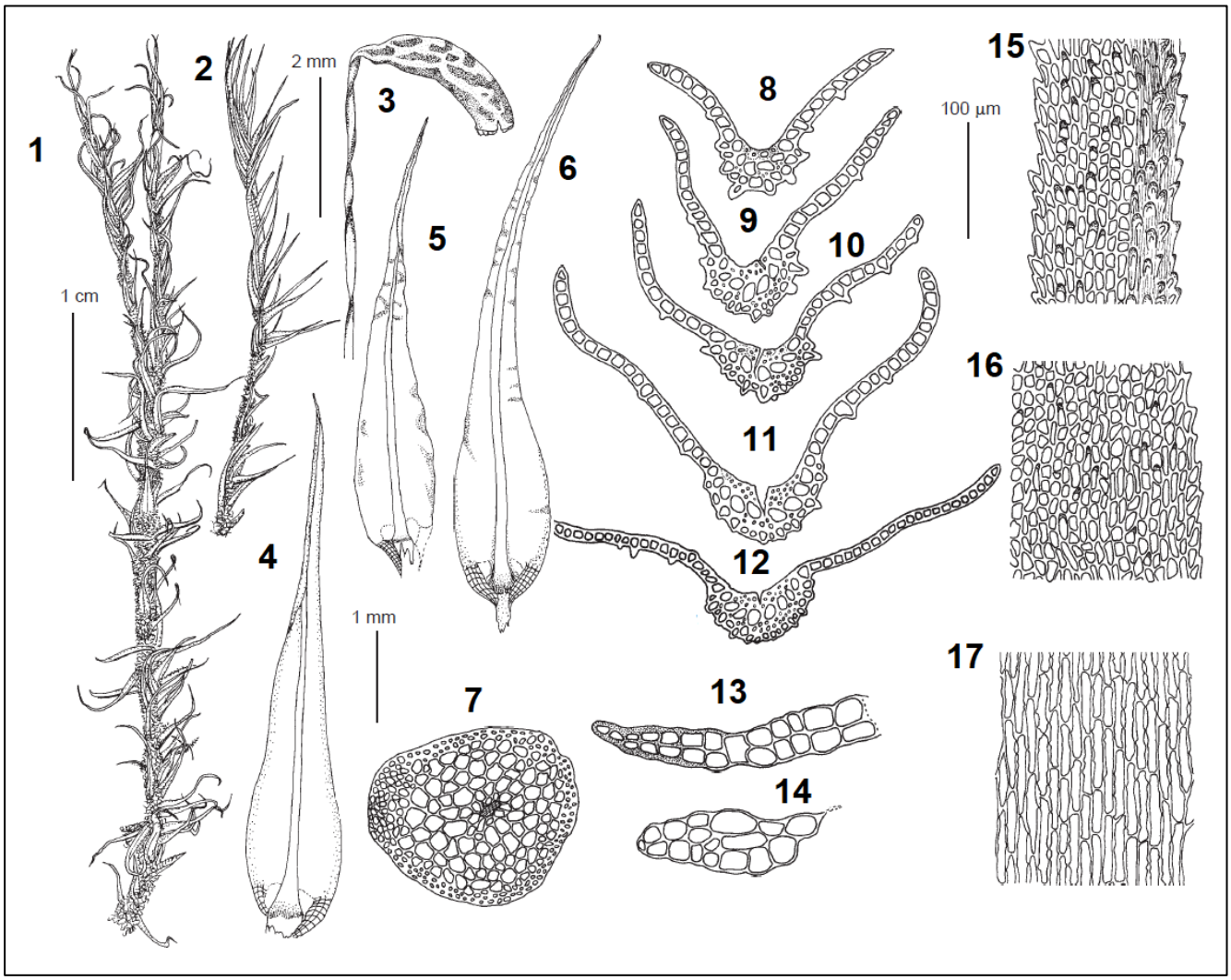


Рисунок 5.44 *Dicranum bardunovii* (Голотип): сухое растение –1; влажное растение – 2; коробочка – 3; листья – 4–6; поперечный срез: стебля – 7; листа – 8–12; клетки углов основания листа – 13–14; клетки верхней части листа –15; клетки средней части листа – 16; клетки основания листа – 17. Шкала: 1 см для 1, 2; 2 мм для 3; 1 мм для 4–6; 100 мкм для 7–17.

Растения от средних размеров до б. м. крупных, в рыхлых дерновинках, зеленые или желтовато-зеленые в верхней части, ниже буроватые. *Стебель* 5–10(–15) см дл., б. м. беловатым ризоидным войлоком в верхней части и рыжеватым в нижней, довольно рыхло облиственный. *Листья* прямые б. м. прижатые до прямоотстоящих, сухие прямоотстоящие, от б. м. слабо до сильно извилистых, (5–)6–7(–8)×0.8–1.0 мм, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно длинно заостренные, вверху килеватые; *края* листа 1-слойные, плоские, ниже середины и выше сильно пильчатые, изредка местами в верхней части с двойными зубцами; *пластинка* листа 1-слойная, в верхней части на дорсальной стороне слабо или сильно шероховатая из-за мамиллозно-папиллозных утолщений верхних углов клеток, в сухом состоянии обычно поперечно-волнистая, иногда по всей поверхности листовой пластины, влажная слабо волнистая; *жилка* сильная, 100–150(–200) μm шир., занимает около 1/7–1/5 ширины листа, оканчивается в верхушке или коротко выступает, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, 2 стереидными пучками, дорсальным эпидермисом, сильно шероховатая выше средней части жилки из-за мамиллозно-папиллозных выпячиваний стенок дорсального эпидермиса, вентральный эпидермис отсутствует; *клетки верхней части* листа слабо удлиненные, большей частью неправильной формы, с примесью коротких изодиаметрических, (8–)10–15(–35)×6–7(–8) μm, верхние углы некоторых клеток с мамиллозно-папиллозными утолщениями на дорсальной стороне пластинки листа, стенки слабо утолщенные до б. м. утолщенных, без пор; *клетки основания* листа прямоугольные до линейных, (33–)40–60(–70)×6–8(–10) μm, умеренно толстостенные, пористые; *клетки углов основания* листа 1–2(3)-слойные, буроватые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Ложнооднодомный*. *Спорофиты* не часто, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* обратнояйцевидный или овальный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке выемчатый или тупой, резко суженный в длинное слабо пильчатое острие, выполненное жилкой. *Ножка* 2–2.5 см, желтоватая. *Коробочка*

2.5–3 мм, согнутая, сухая морщинистая до слегка ребристой. *Колечко* 1–2-рядное, отпадающее, клетки тонкостенные и толстостенные. *Споры* 13–25 μm, папиллозные.

Описан из России (Бурятия). Известен в России из северных регионов европейской части, Якутии, Южной Сибири и Дальнего Востока. Обнаружен в Монголии и Китае. Растет на почве, на гнилой древесине и основаниях стволов деревьев в различных лесах, на камнях со слоем гумуса, между камнями курумников у верхней границы леса, доходит до подгольцового пояса. Название дано в честь Леонида Владимировича Бардунова (1932–2008), внесшего весомый вклад в изучение мхов Сибири и Дальнего Востока России.

Габитуально *Dicranum bardunovii* наиболее сходен с *D. acutifolium*, от которого отличается по следующим признакам: 1) дорсальная сторона верхней части пластинки листа и жилки с мамиллозно-папиллозными выпячиваниями клеточных стенок против гладких; 2) длинно и тонко заостренные листья против коротко заостренных, 3) довольно сильно пильчатые края листовой пластины, от середины листа и выше против гладких до слабо заостренных; 4) пластинка листа от слабо до сильно поперечно-волнистой, волнистость наиболее сильно выражена в сухом состоянии, но сохраняется и во влажном, против гладкой; 5) края листа большей частью прямые, не загнутые вовнутрь против обычно загнуты вовнутрь «как щипцы». Поперечно-волнистые листья придают *Dicranum bardunovii* некоторое сходство с *D. undulatum*, но в отличие от него у *D. bardunovii* заостренная верхушка листа и края листа прямые против туповато-заостренной верхушки листа и б. м. отогнутых краев листа у *D. undulatum.* Судя по гербарным образцам, *D. bardunovii* часто путали с *D. drummondii*. Это не означает их большого внешнего сходства, скорее, эти виды имеют некоторые общие признаки, например, поперечно волнистые листья и проратные клетки, но они различаются: 1) листья в верхней части килеватые против трубчатых; 2) на поперечном срезе жилки вентральный эпидермис отсутствует против имеющегося. Иногда *D. bardunovii* можно спутать с *D. flexicaule*, от которого он отличается б. м. прямыми и извилистыми листьями против односторонне серповидно согнутых, края

пластинки листа в верхней части обычно плоские против б. м. сходящихся «как щипцы».

5.5.3.8.3 *Dicranum brevifolium* (Lindb.) Lindb., Musci Scand. 24. 1879. — *D. congestum* var. *cirrhatum* Schimp., Coroll. Bryol. Eur. 16. 1856. — *D. muehlenbeckii* var. *cirrhatum* (Schimp.) Lindb., Meddeland. Soc. Fauna Fl. Fenn. 2: 20. 1878. — *D. muehlenbeckii* var. *brevifolium* Lindb., Bot. Not. 1865(4): 80. 1865. — **Дикранум коротколистный**. Рисунки **5.45,** 4.8: 5, 4.16: 3. Приложения А; Б; В: Рисунок В.52; Г: Карта Г.42.

Растения средних размеров, в густых дерновинках, от светло до темно-зеленые, слабо блестящие. *Стебель* 2–3(–8) см дл., с плотным рыжим или коричневатым ризоидным войлоком, доходящим почти до верхушки. *Листья* прямо отстоящие, сухие изогнутые и курчавые, (2–)3–5(–6)×0.5–0.7 мм, из эллиптического или яйцевидно-ланцетного основания постепенно заостренные, в верхушке относительно коротко заостренные, вверху килеватые; *края* листа 1(2)-слойные, в верхней половине мелко пильчатые, ниже цельные, в верхней части и середине загнутые вовнутрь; *пластинка* листа 1-слойная, местами 2-слойная, шероховатая, продольные клеточные стенки сильно утолщенные, на поперечном срезе выпуклые (балджинги); *жилка* сильная, 100–150 μm шир., занимает около 1/6–1/4 ширины листа, оканчивается в верхушке или коротко выступает, на дорсальной стороне гладкая или слегка шероховатая, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с дорсальным и вентральным стереидными пучками, с дорсальным эпидермисом, вентральный эпидермис отсутствует; *клетки верхней части* листа поперечно-прямоугольные, квадратные до коротко прямоугольных, (–7)8.5–14(–20)×(8–)9–11.5(–13) μm, с б. м. утолщенными стенками, без пор, большей частью в правильных продольных рядах; *клетки средней части* листа квадратные, поперечно укороченные и коротко прямоугольные, (6–)10–18(–28)×(5.5–)7.5–11.4(–13.4) μm, с б. м. утолщенными стенками, без пор; *клетки основания* листа прямоугольные, (15–)30–50(–75)×(5–)7–13(–16) μm, умеренно толстостенные, пористые; *клетки углов основания* листа 2-слойные, не доходящие до жилки,

буроватые; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Ложнооднодомный. Спорофиты* изредка, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* овальный, с длинной выбегающей жилкой, на верхушке широко заостренный, резко суженный в длинное слабо пильчатое острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 2–3 см дл., желтоватая или коричневатая. *Коробочка* наклоненная, около 2.5 мм дл., согнутая, слабо-бороздчатая, от светлой до темно-коричневой. *Колечко* 1–2-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 19–24 μm.

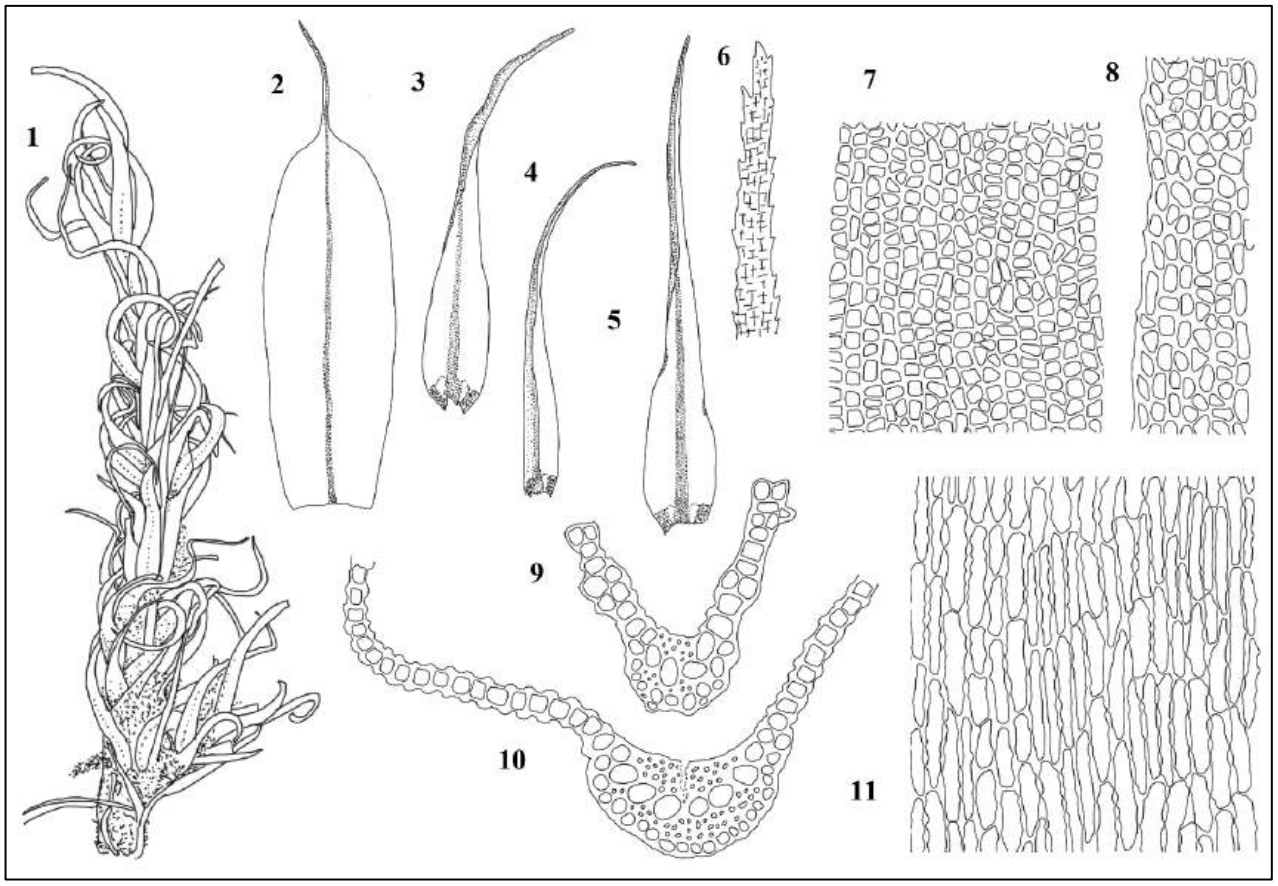


Рисунок 5.45 *Dicranum brevifolium*: сухое растение – 1; внутренний перихециальный лист – 2; листья – 3–5; верхушка листа – 6; клетки средней части листа – 7; клетки верхней части листа – 8; поперечный срез листа – 9–10; клетки основания листа – 11.

Описан из Норвегии. Распространен в Северной Америке, Гренландии, Европе, Средней Азии, Монголии. В России встречается на северо-западе европейской части, на Кавказе, в Южной Сибири и Якутии. Растет на почве,

покрытых мелкоземом каменистых поверхностях, предпочитает нейтральные и кислые субстраты.

По курчавым листьям в сухом состоянии и утолщениям продольных клеточных стенок (балджинги – видны на поперечном срезе листа) *Dicranum brevifolium* сходен с *D. septentrionale*, но имеются б. м. устойчивые различия в размерах клеток листа этих видов. Первый вид отличается в верхней части листа изодиаметрическими и поперечно-прямоугольными клетками против более длинных клеток у второго вида; в средней части листа клетки укороченные, (6–)10–18(–28) μm против коротко прямоугольных, (11–)16.5–31(–52) μm. Отличия от *D. acutifolium* указаны в описании к этому виду.

5.5.3.8.4 *Dicranum caesium* Mitt., Trans. Linn. Soc. London, Bot. 3: 156. 1891. – – *D. naganoi* Sakurai, J. Jap. Bot. 27: 283, f. 8. 1952. — **Дикранум серо-голубой.** Рисунки **5.46, 5.47**, 6.6. Приложения А; Б; В: Рисунок В.53; Г: Карта Г.43.

Растения средних размеров, в рыхлых дерновинках, зеленые, слабо блестящие. *Стебель* 3–4 см дл., бело- или ржавовойлочный почти до верхушки. *Листья* односторонне обращенные и серповидно согнутые, сухие сильно скрученные, с б. м. извилисто-курчавыми верхушками, односторонне согнутые, (7–)8–9(–10)×0.9–1 мм, из ланцетного основания постепенно суженные в длинную узкую верхушку, килеватые; *края* листа 1–2-слойные и сильно пильчатые вверху, в середине мелкопильчатые, внизу цельные; *пластинка* листа 1-слойная, на дорсальной поверхности в верхней части местами мамиллозно-шероховатая, довольно ломкая, часто имеются разрывы до жилки, не волнистая; *жилка* сильная, 150–200 μm шир., занимает около 1/6–1/5 ширины листа, на дорсальной стороне мамиллозно шероховатая, в нижней части гладкая, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, вентральным и дорсальным стереидными пучками, с дорсальным и вентральным эпидермисами; *клетки верхней части* листа правильной формы, квадратные и короткопрямоугольные, (9–)10.5–17(–19)×8.5–11 μm, стенки слабо

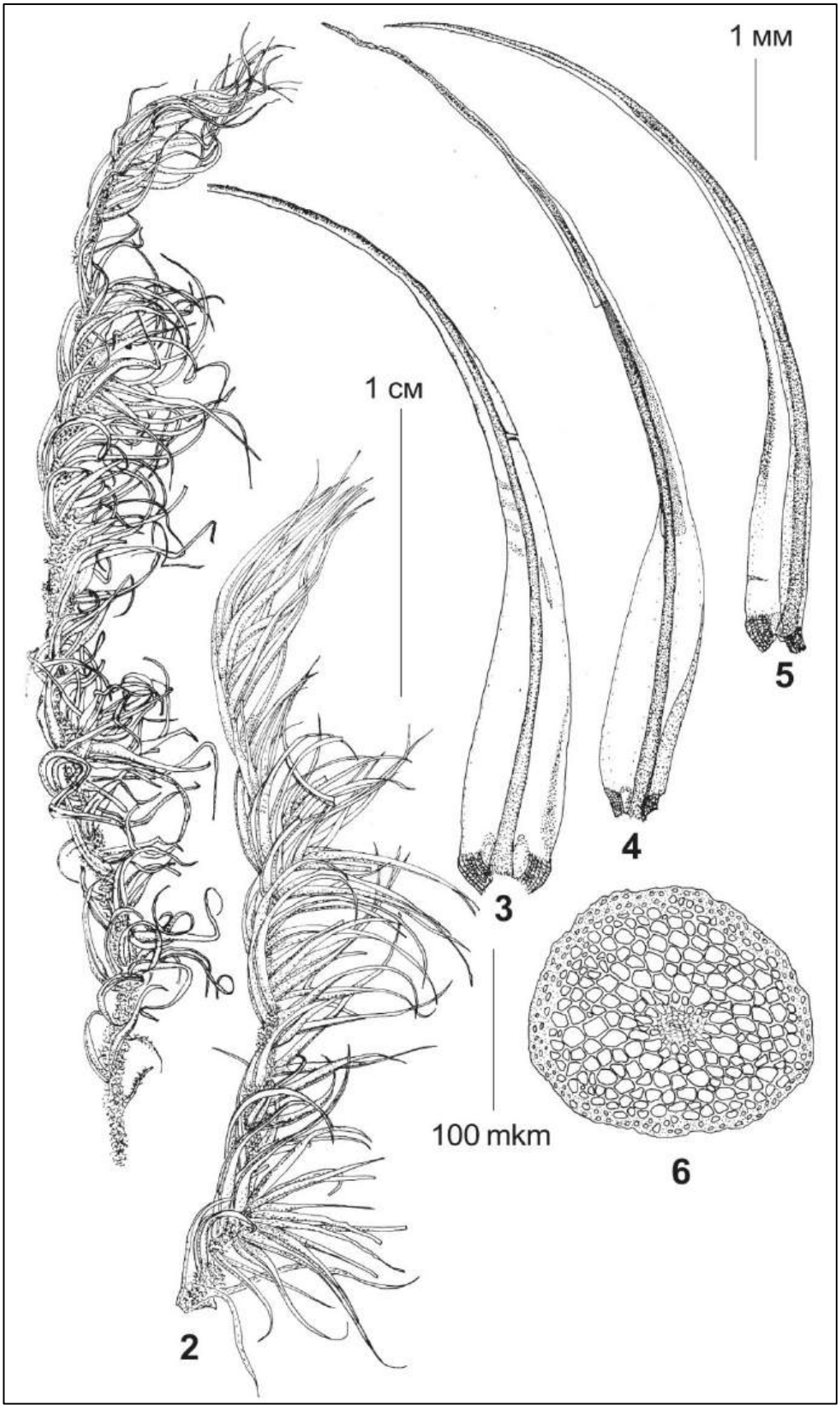


Рисунок 5.46 *Dicranum caesium* (Россия, Амурская область, *Безгодов* # 60, UUH): сухое растение – 1; влажное растение – 2; листья – 3–5: поперечный срез стебля – 6. Масштаб: 1 см для 1–2; 1 мм для 3–5; 100 μm для 6.

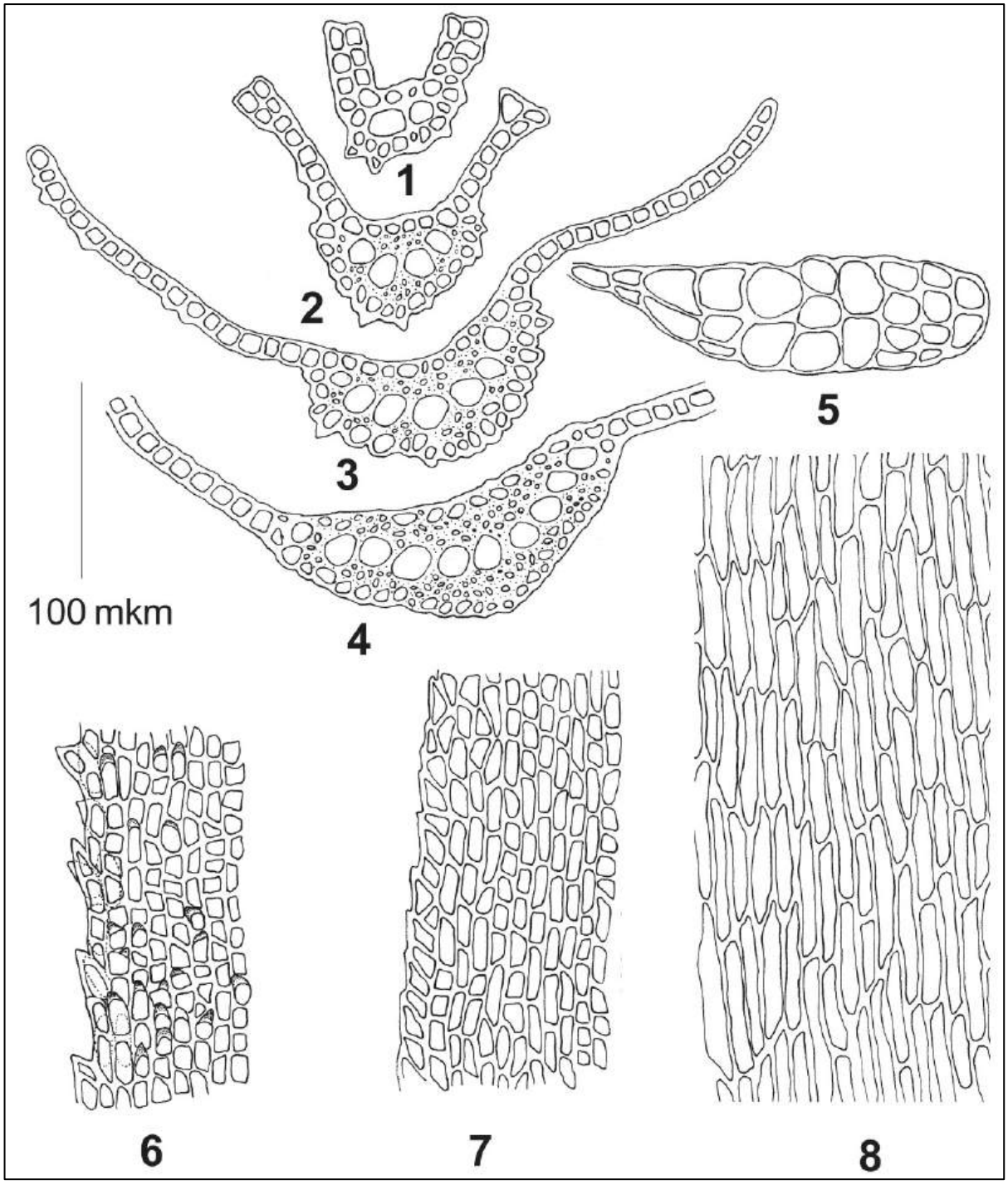


Рисунок 5.47 *Dicranum caesium*: поперечный срез клеток листа – 1–5; клетки верхней части листа – 6; клетки средней части листа – 7; клетки основания листа – 8. Масштаб: 100 μm.

утолщенные, не пористые; *клетки основания* листа удлиненные до линейных, (45–)55–80(–100)×9–12 μm, б. м. тонкостенные, не пористые или слабо пористые; *клетки углов основания* листа 2–4-слойные, буроватые, не достигающие жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы*

вегетативного размножения не известны. *Спорофиты* на территории России неизвестны. [*Ложнооднодомный*. *Спорофиты* по 1–3 из перихеция. *Ножка* 3.0–3.5 мм дл., желтовато-коричневая, извилистая. *Коробочка* слегка наклоненная, 2.5–3.2 мм дл., продолговато-цилиндрическая, сухая едва бороздчатая. *Колечко* не отпадающее, 2-рядное, из мелких клеток. *Споры* 16–21 μm.].

Описан из Японии (Nikko). Также известен из Кореи, Китая и Тайваня. В России известен из двух точек: в Амурской области и Приморском крае. Растет на почве на пологом замшелом склоне горы меж гранитных скал и на почве в мохово-лишайниковой тундре.

Впервые в России был обнаружен из одной точки в Амурской области (Тубанова, 2013) в процессе изучения гербарных образцов группы таксонов с вентральным эпидермисом на жилке листа, включающей *Dicranum dispersum*, *D. drummondii*, *D. muehlenbeckii*, *D. spadiceum*, но морфологически легко отличимых друг от друга. Этот своеобразный образец ранее был определен как *D. dispersum*. Виды этой группы не являются близкородственными и представляют разные секции, но объединены весьма удобным и четким признаком – наличие вентрального эпидермиса на жилке листа. Образец из Амурской области по килеватому срезу листа сходен с *D. dispersum* (Engelmark, 1999; Otnyukova, 2000; Otnyukova, Ochyra, 2003), но в отличие от него имеет более длинные, односторонне серповидно-согнутые листья, местами двурядные двуслойные зубчатые края пластинки листа в верхней части и более регулярные 4-слойные углы основания листа. Все эти особенности, согласно описаниям A. Noguchi (1987) характерны для *D. caesium*. По молекулярно-генетическим данным было подтверждено местонахождение *D. caesium* в одной точке в Приморском крае.

Вид в целом довольно редок, имеются единичные местонахождения в Японии (Хонсю, Сикоку, Кюсю), в Китае (Сычуань, Гуйчжоу, Тибет, Тайвань) и в Корее (Gao, Tong, 1992; Kim et al., 2020; Iwatsuki, 1991; Noguchi, 1987; Redfearn et al., 1996). В Японии *D. caesium* обитает на почве в высокогорных районах.

Согласно Mitten (1891) к *Dicranum caesium* наиболее близок *D. drummondii* по внешнему облику, серповидно-согнутой форме листа и шероховатости жилки,

но у *D. caesium* листья гораздо у́же, а жилка в пропорции шире и толще. У *D. drummondii* листья из овального или продолговато-яйцевидного основания сужены в длинную узкую верхушку. Жилка более равномерно утолщена до места прикрепления листа к стеблю, занимает 1/10–1/14 ширины основания листа, а в наиболее узкой части основания листа над клетками углов основания составляет 1/6–1/7 часть. Листья *D. caesium* линейно-ланцетные, постепенно длинно заостренные, а жилка слегка расширяется в месте прикрепления листа к стеблю и составляет 1/6–1/7 основания листа (в нижней трети листа), и примерно 1/4–1/5 непосредственно над клетками углов основания. Клетки верхней части листа *D. drummondii* крупнее 10–30×9–14 μm и более сильно мамиллозно-зубчатые, в отличие от *D. caesium,* соответственно – 10–17×8–11 μm. Края листа в верхней части у *D. drummondii* зубчатые, однослойные против местами двурядных и двухслойных зубчатых краев пластинки листа у *D. caesium.* Поперечный срез верхней части листа у *D. drummondii* трубчатый, у *D. caesium* – килеватый. По наличию вентрального эпидермиса и килеватого листа вид близок к *D. dispersum*, но отличается от него односторонне серповидно согнутыми листьями против кудрявых, более короткими и проратными клетками верхней части листа против коротко прямоугольных и гладких, 3–4-слойными клетками углов основания листа против 2–3-слойных.

В протологе этого вида (Mitten, 1891) указана длина листа до 10 мм, а по определителю мхов Японии (Noguchi, 1987) листья могут достигать 15 мм в длину. Листья изученного нами японского образца достигают 10 мм, довольно ломкие, особенно нижние, 4-слойный участок в углах основания листа в несколько рядов. Длина листьев у растений из Амурской области большей частью 8–9 мм, и только единичные листья достигают 10 мм; листовая пластинка довольно ломкая, но благодаря мощной жилке листья слабо ломкие; 4-слойный участок в углах основания листа представлен 1–2 рядами довольно мелких клеток.

По сообщению А.Г. Безгодова, образец *Dicranum caesium* из Амурской области был собран на пологом замшелом склоне меж гранитных скал на Мальцевской сопке (255.4 м над ур. м.), которая находится в 4 км западнее границы

заповедника «Норский» на территории недавно образованного заказника «Нижне-Норский». *Dicranum caesium* обитает в сосняке на пологом каменистом восточном склоне выше скальных обнажений, где вместе с *Rhythydiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. образует напочвенный покров с общим проективным покрытием 30–40 %. Отдельными пятнами встречается и ниже по склону: на пологих участках меж скальных обнажений, в том числе на покрытых толстым слоем перегноя камнях.

5.5.3.8.5 ***Dicranum dispersum*** Engelmark, Stuttgarter Beitr. Naturk., ser. A (Biol.), 592: 4, f. 1, 3. 1999. — *D. orientale* Otnyukova, Bot. Zhurn. 85(10): 82. 2000, nom. illeg. — **Дикранум рассеянный**. Рисунки **5.48,** 4.7: 3, 4.16:4. Приложения А; Б; В: Рисунок В. 54; Г: Карта Г.44.

Растения от средних размеров до б. м. крупных, в рыхлых дерновинках, зеленые или буровато-зеленые, не блестящие. *Стебель* 3–8 см дл., с беловатым или ржаво-бурым ризоидным войлоком, часто почти до верхушки. *Листья* прямоотстоящие до отстоящих, сухие извилистые, слегка закрученные, всесторонне согнутые, 6–8(–10)×0.8–1.4 мм, из продолговатого основания постепенно суженные в длинно заостренную верхушку, вверху килеватые; *края* листа 1–2-слойные, пильчатые в верхней половине; *пластинка* листа 1-слойная, гладкая до шероховатой на дорсальной стороне, прямая; *жилка* сильная, 140–200 μm шир., занимает около 1/6–1/9 ширины листа, оканчивается в верхушке листа или коротко выступает, вверху на дорсальной стороне шероховатая, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с вентральным и дорсальным стереидными пучками, с дорсальным и вентральным эпидермисами; *клетки верхней части* листа квадратные, неправильно многоугольные и коротко прямоугольные, 15–22(–35)×10–15 μm, тонкостенные до умеренно толстостенных, не пористые, гладкие или слабо мамиллозные; *клетки основания* листа прямоугольные, линейные, (40–)50–80(–110)×12–15(–18) μm, относительно тонкостенные, б. м. пористые; *клетки углов основания* листа 2–3-слойные, буроватые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Специализированные органы вегетативного*

размножения не известны. *Ложнооднодомный. Спорофиты* не часто, по 1(2) из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* овальный или обратнояйцевидный, с длинной выбегающей жилкой, на верхушке туповатый или слабо выемчатый, резко суженный в короткое острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 1.5–2.5 см дл., желтоватая. *Коробочка* согнутая, 2.0–2.5(–3.5) мм дл., сухая ребристая. *Колечко* 1-слойное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 16–25 μm, тонкопапиллозные.

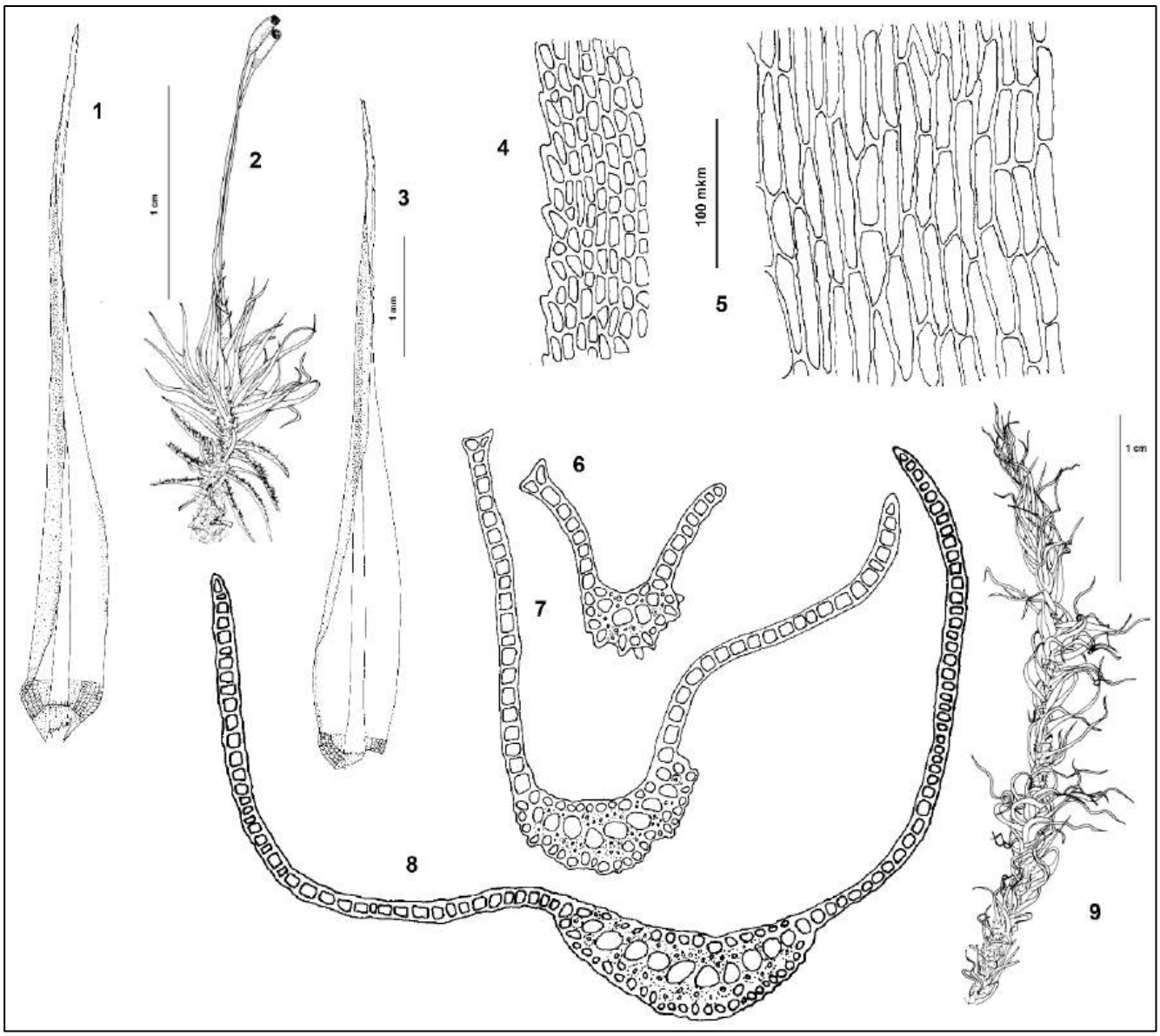


Рисунок 5.48 *Dicranum dispersum*: влажное растение со спорогоном –1; сухое растение – 2; поперечный срез листа – 3–5; листья – 5–6; клетки верхней части листа – 8; клетки основания листа –9. Масштаб: 1 см для 1, 2; 1 мм для 6, 7; 100 мкм для 3–5, 8, 9.

Описан из Германии (Baden-Württemberg). Известен в Центральной и Северной Европе, Монголии, Иране, Казахстане, Китае и на Аляске. В России распространен, в основном, в южных регионах (Кавказ, Урал, Южная Сибирь, Приморье). Растет на почве в различных лесах, на камнях возле водопадов, речек, на валежнике, на каменистых выходах с мелкоземом под пологом леса или в тундре. Обитает на известняковых, полутенистых, сухих местообитаниях, на камнях покрытых гумусом или каменистых почвах.

Довольно вариабельный вид. По молекулярно-генетическим данным, на Дальнем Востоке имеются образцы, образующие сестринскую кладу с *Dicranum dispersum*, но не отличающиеся морфологически. По наличию вентрального эпидермиса на жилке *D. dispersum* близок к *D. muehlenbeckii,* от которого отличается: 1) килеватыми листьями против трубчатых; 2) рыхлыми дерновинками против очень плотных; 3) длинными листьями, около 8 мм против 4–5 мм; 4) предпочитает влажные местообитания против сухие. Отличия от *D. caesium* приводятся в комментариях к этому виду.

5.5.3.8.6 *Dicranum ignatovii* Tubanova & Fedosov, Philipp. J. Syst. Biol. 12(1): 40. 2018. — **Дикранум Игнатова.** Рисунки **5.49, 5.50,** 3.21, 3.22, 3.43: I–M, 4.7: 4, 4.8: 1, 4.9: 1, 4.17: 13, 4.21: 9, 6.6. Приложения А; Б; В: Рисунок В.55; Г: Карта Г.45.

Растения в б. м. плотных дерновинках, от светло до ярко зеленого цвета, не блестящие. *Стебель* 1–2.5 см дл., с б. м. густым рыжевато-бурым войлоком, иногда почти до верхушки. *Листья* прямоотстоящие, прямые, сухие слегка извилистые, б. м. курчавые, слегка скрученные на верхушке вокруг оси, 2.5–4.1(–4.9)×0.6–0.8 мм, из яйцевидно-ланцетного или ланцетного основания постепенно суженные в туповато заостренную верхушку, в верхней части широко килеватые; *края* листа 1-слойные, пильчатые в верхней части, иногда почти до середины листа; *пластинка* листа 1-слойная, в верхней части на дорсальной стороне слегка шероховатая, в верхней части плоская или слегка отогнутая, в нижней части загнутая; *жилка* б. м. сильная 80–130 μm шир., занимает около 1/5–1/8 ширины листа, оканчивается ниже верхушки, на срезе с 1 рядом указателей, с вентральным и дорсальным

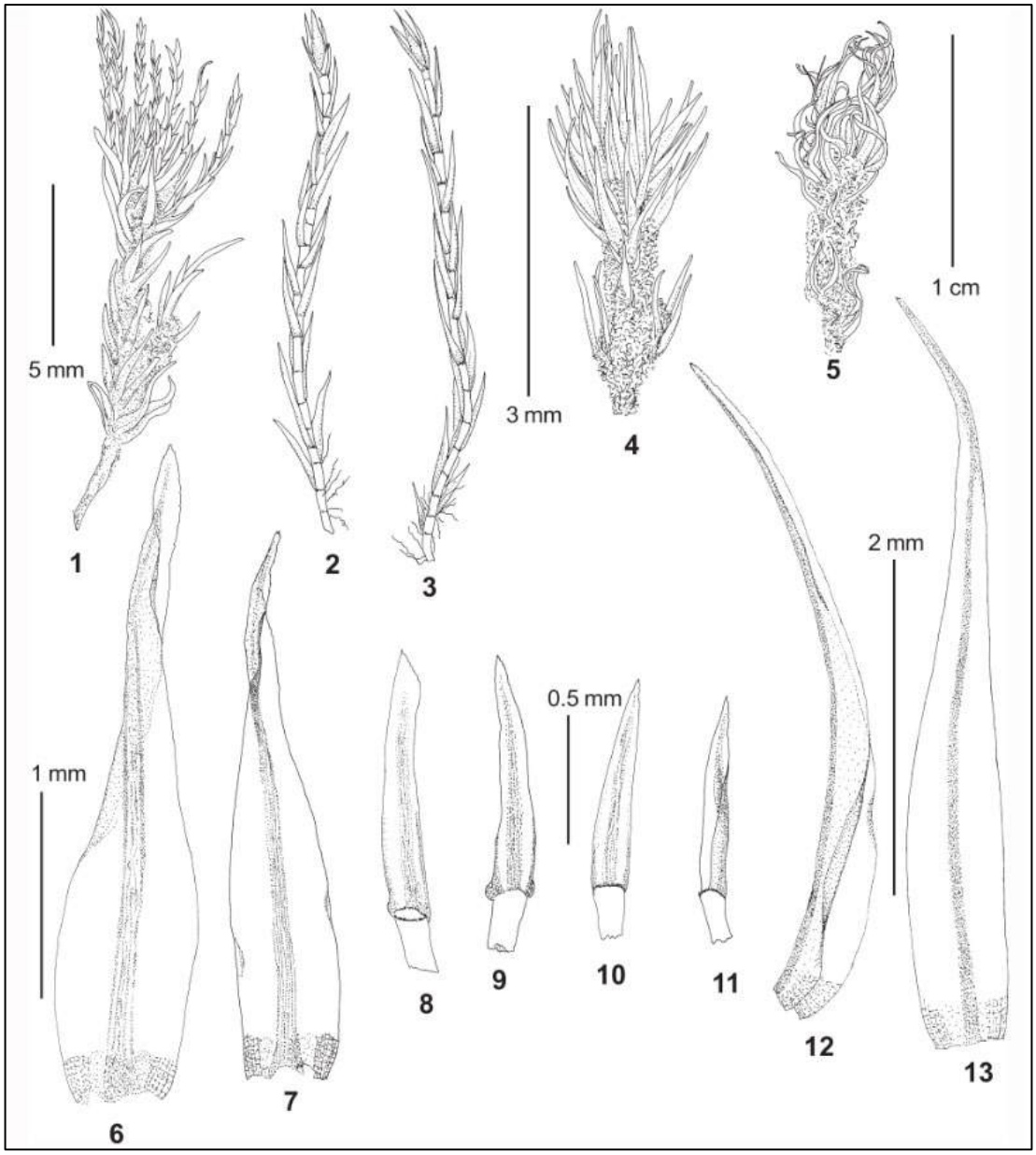


Рисунок 5.49 *Dicranum ignatovii*: влажное растение с флагеллами – 1; флагеллы – 2–3; влажное растение – 4; сухое растение – 5; листья – 6–7, 12–13; листочки флагелл – 8–11. Шкала: 5 мм для 1; 3 мм для 2–3; 1 см для 4–5; 1 мм для 6–7; 0.5 мм для 8–11; 2 мм для 12–13.

стереидными пучками, без вентрального эпидермиса, с прерывистым дорсальным эпидермисом, сильно шероховатая выше средней части листа; *клетки верхней части* листа коротко прямоугольные, трапециевидные, квадратные, треугольные, с слабо закругленными углами, поперечно расширенные, (6–)9–13(–18)×(6–)11–15(–19) μm, с б. м. равномерно умеренно утолщенными стенками, без пор; *клетки основания* листа коротко прямоугольные, линейные, (17–)35–61(–88.5)×(6–)9–12(–14.7) μm, умеренно толстостенные, пористые, быстро укорачиваются и в средней

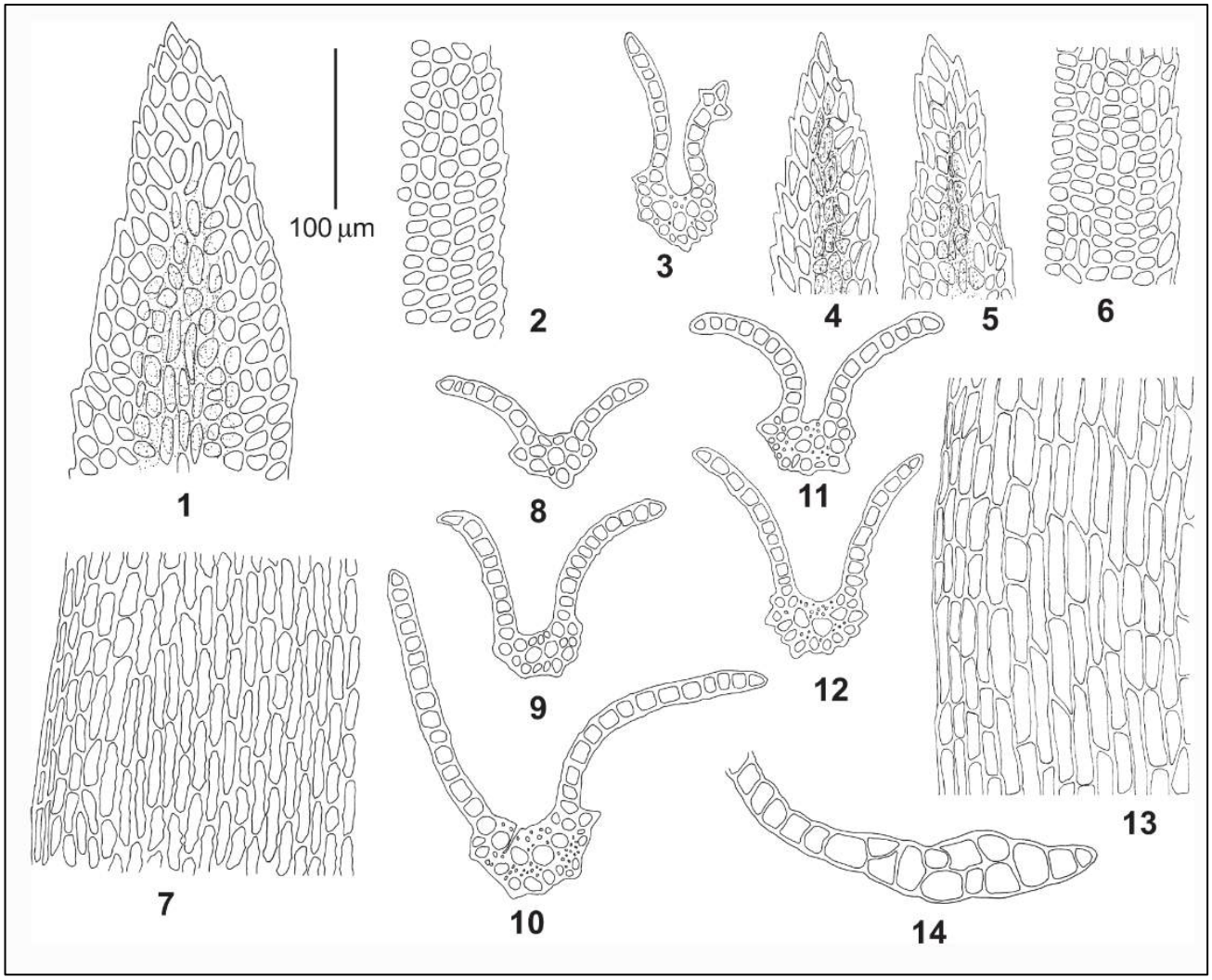


Рисунок 5.50 *Dicranum ignatovii*: верхушка листьев – 1, 4–5; клетки верхней части листа – 2, 6; поперечный срез листа – 3, 8–12; клетки основания листа – 7, 13; 14 – поперечный срез клеток углов основания листа. Шкала: 100 μm для 1–14.

части листа клетки становятся короткими; *клетки углов основания* листа 1–2-слойные, буроватые, не доходящие до жилки; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются, на зрелых листьях разрушаются. *Вегетативное размножение* посредством ломких выводковых веточек длиной до 5 мм, развивающихся в пазухах верхних листьев; листья выводковых веточек мелкие 0.5–1 мм дл., яйцевидно-ланцетные, заостренные, с зубчиками на верхушке, отпадают с пеньком от веточки. *Ложнооднодомный*. *Спорофиты* не часто, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* обратнояйцевидный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке широко заостренный, резко суженный в длинное слабо пильчатое острие, выполненное

жилкой и пластинкой. *Ножка* 0.6–0.9 см дл., желтая. *Коробочка* 1.7–2 мм дл., прямостоячая, прямая, овально-цилиндрическая, зрелая коричневатая, б. м. гладкая. *Колечко* 1–2(3)-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 14–19 μm, мелкопапиллозные.

Описан из России (о. Кунашир). Редкий вид, распространен на Дальнем Востоке (Сахалинской, Приморской и Хабаровской областях). Эпифит, растет на коре березы, ели, пихты в лесах и на крутом каменистом склоне, на высотах 100–500 м над ур. м., в условиях влажного климата. Название дано в честь Михаила Станиславовича Игнатова (род. 1956), коллектора этого вида, основного автора и ответственного редактора «Флоры мхов России» (2017, 2018, 2020, 2022, 2025).

В отличие от большинства видов рода этот вид является эпифитом. Несмотря на близость по расположению на молекулярно-филогенетическом дереве с *Dicranum acutifolium*, морфологически эти виды довольно хорошо различаются: клетки верхней части листа у *D. ignatovii* продольно укороченные, листья в верхней части с отогнутыми краями, тогда как у *D. acutifolium* клетки верхней части листа неправильной формы до вытянутых, а листья с загнутыми краями. *Dicranum ignatovii* сходен с *D. caesium*, но у *D. ignatovii* имеются выводковые веточки против отсутствующих; туповато заостренная верхушка листа против острой; на поперечном срезе жилки нет вентрального эпидермиса против имеющейся. По туповатой верхушке и отогнутым краям в вверхней части листа *D. ignatovii* немного схож с *D. undulatum*, но отличается от него не только меньшими размерами и местообитанием, но и наличием выводковых веточек. Сравнение с растениями с выводковыми флагеллами даны в комментарии к *D. afoninae.*

5.5.3.8.7 ***Dicranum septentrionale*** Tubanova & Ignatova, Arctoa 19: 161. 2010. — **Дикранум северный**. Рисунки **5.51,** 4.8: 6, 4.12: 3, 4.16: 12. Приложения А; Б; В: Рисунок В.56; Г: Карта Г.46.

Растения среднего размера, в густых дерновинках, желтовато зеленые или буроватые, не блестящие. *Стебель* 3–7 см дл., с густым рыжеватым или красновато-коричневым ризоидным войлоком почти до верхушки. *Листья*

прямостоящие прямые, сухие курчавые, закрученные на верхушке, 4–6×0.7–0.9 мм, из яйцевидно-ланцетного основания постепенно узко заостренные, килеватые; *края* листа 1–2-слойные, пильчатые в верхней части или почти цельнокрайные, плоские

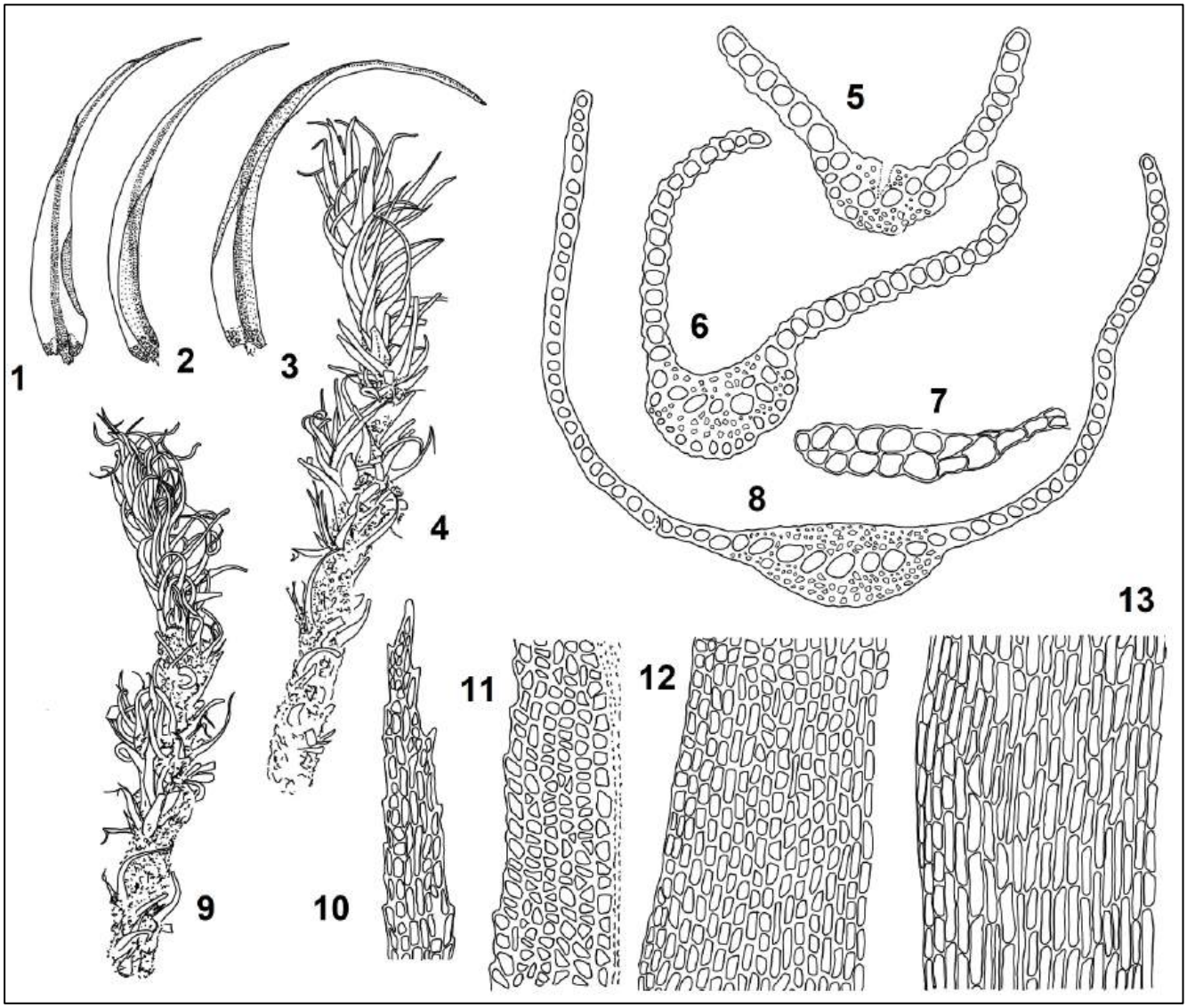


Рисунок 5.51 *Dicranum septentrionale*: листья – 1–3; влажное растение – 4; поперечный срез листа – 5–8; сухое растение – 9; верхушка листа – 10; клетки верхней части листа – 11; клетки средней части листа – 12; клетки основания листа – 13.

или вверху широко загнутые; *пластинка* листа 1-слойная, редко местами 2-слойная, шероховатая, с утолщенными продольными стенками (на поперечном срезе утолщения в углах между клетками – балджинги); *жилка* сильная, 150–200 μm, занимает около 1/5 ширины листа, сильно выступающая в дорсальной части вверху, слабо шероховатая, на поперечном срезе с 1 рядом указателей, с вентральным и дорсальным стереидными пучками, с дорсальным эпидермисом,

вентральный эпидермис отсутствует; *клетки верхней части* листа коротко прямоугольные или ромбовидно удлиненные, квадратных и поперечно укороченные, расположены в б. м. правильных продольных рядах, (7–)10–28(–39)×(5–)7–12(–14.5) μm, с утолщенными продольными стенками, не пористые; *клетки средней части* листа квадратные, коротко прямоугольные и удлиненные, (11–)16.5–31(–52)×(5.3–)8.3–11.5(–14) μm, с утолщенными стенками, пористые или слабо пористые; *клетки основания* листа длинные прямоугольные, (27–)39–62(–100)×(6.7–)8.5–13(–16) μm, б. м. толстостенные, пористые; *клетки углов основания* листа 2-слойные, коричневатые; клетки с тонкими, ломкими стенками между клетками углов основания и жилкой имеются в небольшом количестве до отсутствующих, на зрелых листьях не ломкие или ломкие. *Специализированные органы вегетативного размножения* не известны. *Ложнооднодомный. Спорофиты* очень редки, по 1 из перихеция. *Внутренний перихециальный лист* обратнояйцевидный с длинной выбегающей жилкой, на верхушке туповатый, резко суженный в слабо пильчатое длинное острие, выполненное жилкой и пластинкой. *Ножка* 1–2(–3) мм дл., желтоватая. *Коробочка* слабо наклоненная, 1.5 мм дл., согнутая, сухая гладкая до шероховатой. *Колечко* 1–2-рядное, фрагментарно отпадающее, клетки толстостенные. *Споры* 15–25 μm, папиллозные.

Описан из России (Архангельская область). Имеет спорадическое распространение в Северной Евразии, будучи, по-видимому, редким в большинстве регионов. Встречается в горах или в низинных районах с многочисленными обнажениями горных пород (например, Пинеги в Архангельской области). Встречается как в субарктических районах (Чукотка, плато Путорана, Полярный Урал, Хибины в Мурманской области), так и на юге – в Приморском крае, Иркутской области, Забайкальском крае, на Южном Урале. За пределами России выявлен в Европе – в Австрии, Швейцарии, Финляндии и Швеции. Растет на почве и горных породах, по всей видимости с содержанием кальция, в березовых, сосновых и сосново-лиственничных лесах, реже в еловых лесах, в различных типах горных тундр и на лугах; один раз собран возле термального источника.

Dicranum septentrionale сходен по морфологии с *D. acutifolium* из-за б. м. удлиненных клеток верхней и средней части пластинки листа, и б. м. длинных пористых клеток основания листа. Тем не менее, они различаются тем, что верхние клетки *D. septentrionale* расположены в продольных рядах и формируют б. м. правильные утолщения клеточных стенок (балджинги), в отличие от *D. acutifolium,* у которого клетки не образуют правильных рядов и стенки клеток либо тонкие, либо неравномерно утолщенные. Кроме того, листья *D. septentrionale* скручены или кудрявые в сухом состоянии, в то время как у *D. acutifolium* в основном почти прямые или чуть согнуты. Отличия от *D. brevifolium* обсуждаются в комментариях к этому виду.

***

Таким образом, в роде *Paraleucobryum* нами приняты 2 секции на основании анатомо-морфологических признаков и разделение видов поддерживается анализом молекулярно-генетических данных. В роде *Dicranum* выделено 8 секций по результатам анализа анатомо-морфологических признаков гаметофита. Но на филогенетических реконструкциях видов семейства Dicranaceae не прослеживается 100 процентной поддержки разделения рода *Dicranum* на секции, но всё же подавляющее большинство видов группируются в указанные секции. Подроды отдельно нами не рассматриваются, необходимы дальнейшие исследования. Система семейства Dicranaceae в бриофлоре России может быть представлена следующим образом:

Отдел Bryophyta Schimp.

Класс Bryopsida Ritgen

Подкласс Dicranidae Doweld

Порядок Dicranales M. Fleisch.

Семейство Dicranaceae Schimp.

Род *Dicranoloma* (Renauld) Renauld

1. *Dicranoloma cylindrothecium* (Mitt.) Sakurai

Род *Paraleucobryum* (Lindb. ex Limpr.) Péterfi

Секция I. *Paraleucobryum*

1. *Paraleucobryum enerve* (Thed.) Loeske

Секция II. *Pseudodicranum* Tubanova

1. *Paraleucobryum longifolium* (Ehrh. ex Hedw.) Loeske
2. *Paraleucobryum sauteri* (Bruch, Schimp & W. Gümbel) Loeske

Род *Dicranum* Hedw.

Секция I. *Dicranum*

1. *Dicranum baicalense* Tubanova
2. *Dicranum bonjeanii* De Not.
3. *Dicranum japonicum* Mitt.
4. *Dicranum leioneuron* Kindb.
5. *Dicranum lorifolium* Mitt.
6. *Dicranum majus* Sm.
7. *Dicranum nipponense* Besch.
8. *Dicranum orthophyllum* Broth.
9. *Dicranum polysetum* Sw.
10. *Dicranum scoparium* Hedw.
11. *Dicranum transsylvanicum* Lüth

Секция II. *Orthocarpa* Bruch et Schimp.

1. *Dicranum afoninae* Tubanova
2. *Dicranum flagellare* Hedw.
3. *Dicranum mayrii* Broth.
4. *Dicranum montanum* Hedw.

Секция III. *Spuria* Bruch et Schimp.

1. *Dicranum spurium* Hedw.
2. *Dicranum undulatum* Schrad. ex Brid.

Секция IV. *Elongata* Hag.

1. *Dicranum angustum* Lindb.
2. *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwägr.
3. *Dicranum fragilifolium* Lindb.
4. *Dicranum groenlandicum* Brid.

5. *Dicranum laevidens* Williams
6. *Dicranum pacificum* Ignatova & Fedosov
7. *Dicranum setifolium* Cardot
8. *Dicranum tauricum* Sapégin

Секция V. *Fuscescentiformia* (Kindb.) Ochyra

1. *Dicranum flexicaule* Brid.
2. *Dicranum fuscescens* Sm.
3. *Dicranum hamulosum* Mitt.

Секция VI. *Convolutifolia* (Kindb.) Ochyra

1. *Dicranum drummondii* Müll. Hal.
2. *Dicranum muehlenbeckii* Bruch, Schimp. & W. Gümbel
3. *Dicranum schljakovii* Ignatova & Tubanova
4. *Dicranum spadiceum* J.E. Zetterst.

Секция VII. *Crassinervia* (Roth) Tubanova

1. *Dicranum fulvum* Hook.
2. *Dicranum hakkodense* Cardot
3. *Dicranum viride* (Sull. & Lesq.) Lindb.

Секция VIII. *Carinatifolia* (Kindb.) Tubanova

1. *Dicranum acutifolium* (Lindb. & Arnell) C.E.O. Jensen
2. *Dicranum bardunovii* Tubanova & Ignatova
3. *Dicranum brevifolium* (Lindb.) Lindb.
4. *Dicranum caesium* Mitt.
5. *Dicranum dispersum* Engelmark
6. *Dicranum ignatovii* Tubanova & Fedosov
7. *Dicranum septentrionale* Tubanova & Ignatova

ГЛАВА 6. ГЕОГРАФИЯ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА DICRANACEAE В РОССИИ

6.1 Хорологическая структура семейства Dicranaceae

Географический анализ биологических видов имеет важное значение для понимания не только ареала вида, но и для попытки познания происхождения вида и особенностей его распространения, осмысления вероятного возраста таксона и его взаимосвязей с другими видами. В этом отношении ареал вида представляет собой одну из особых категорий его признаков и, в целом, может являться важной составляющей самостоятельности любого таксона.

Географический анализ мхов, будь то какой-либо региональной бриофлоры, или отдельных таксономических групп – одна из довольно сложных задач в бриологии. В целом, географический анализ изучаемых групп мхов проводится на основании исследования распространения видов, и, в результате, обладающие сходным географическим ареалом виды объединяются в тот или иной географический элемент. Одним из основополагающих и общепринятых методов при географическом анализе в бриологических работах считается система элементов флоры мхов, разработанная А.С. Лазаренко (1944, 1956) путем сочетания зонального подхода (связанного с концепцией географических зон) с генетическим (под которым подразумевается выяснение того, откуда происходит вид). Вслед за ним, почти в каждой российской бриофлористической работе применяется этот метод, но с некоторыми дополнениями и изменениями, исходя из особенностей исследуемого региона, дополнительных данных по распространению, поэтому трактовки принадлежности видов мохообразных к различным географическим элементам у разных авторов различаются (Шляков, 1961; Бардунов, 1961, 1974; 1991, 1992; Маматкулов, 1975; Васильев, 1978; Рыковский, 1980; Бардунов, Черданцева, 1982; Белкина, Константинова, 1987; Цэгмэд, 1991, 2000; Бардунов, Маматкулов, 1991; Игнатов, 1991, 1996; Железнова, 1994; Дьяченко, 1999; Афонина, 2000; Баишева, 2010; Баишева и др., 2015; Федосов, 2014; Сакович, Рыковский, 2015; Шафигуллина, 2012; и многие др.).

Абрамов И.И. (1969) при анализе географии мхов предлагает определять активность видов при заселении новых территорий. Бардунов Л.В. (1974, 1989) рассматривает аридный элемент, но не приводит монтанный элемент из-за несоответствия этого элемента зональному принципу системы Лазаренко А.С. (1956). Игнатов М.С. (1996) в своей работе выделяет 5 основных зональных элементов, каждый из которых подразделен на 3 подэлемента, в зависимости от распространения вида в соответствующей зоне на равнине и в соответствующем поясе в горах. Hill, Preston (1998) разработали собственную систему для анализа флоры мхов и печеночников Британии и Ирландии, основанную на глобальных зональных биомах и считают, что с некоторыми изменениями система может быть распространена на Северное полушарие до тропиков, а 1 вид, распространенный в нескольких зональных биомах, может рассматриваться в одном (объединенном) элементе. Константиновой Н.А. (2000а) при анализе ареалов печеночников севера Голарктики приняты географические элементы, данные в работах А.С. Лазаренко (1956) и предыдущих авторов (Hill, Preston, 1998), учтены особенности экологии мохообразных и их встречаемость. В работе О.Ю. Писаренко (2016) проведен анализ поясно-зональных групп мхов для оценки их участия в сложении бриофлоры в Западно-Сибирском долготном секторе. Имеется еще много работ, в которых прослеживаются авторские подходы к выделению географических элементов бриофлоры, но мы не ставим задачу приводить их полный обзор.

Учитывая все вышеупомянутые работы, основываясь только на современном распространении видов семейства Dicranaceae по зонам, не принимая во внимание происхождение видов из-за недостаточности данных, нами выделены следующие поясно-зональные элементы: арктический, аркто-монтанный, монтанный, арктобореально-монтанный, комплекс бореального элемента (бореальный, бореально-монтанный, бореально-неморальный), неморальный (Рисунок 6.1). Такое выделение соответствует подходу в работе Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой (1984), где приняты поясно-зональные элементы флоры. За основу ареалогического анализа видов нами приняты следующие типы ареалов, часть из которых соответствуют флористическим областям и провинциям земного шара по А.Л.



Рисунок 6.1 Распределение видов семейства Dicranaceae по поясно-зональным элементам.

Тахтаджяну (1978): голарктический, циркумбореальный, циркумполярный (арктический), восточноазиатский; кроме них мы выделяем южносибирско-дальневосточный, европейско-южносибирский, азиатский, европейско-североамериканский, амфиатлантический, пацифический, скандинавско-североамериканский, европейско-западносевероамериканский, евразиатский типы ареала (Рисунок 6.2).

Отметим, что Б.А. Юрцев (1968) назвал сочетание анализа широтного (на основе поясно-зональных элементов) и долготного (на основе ареалогических элементов) распределения видов методом биогеографических координат и считал его эффективным для выявления географических особенностей флор. Совмещенное распределение видов семейства Dicranaceae бриофлоры России по типам ареалов и поясно-зональным группам приведено в Таблице 6.1.

В арктический элемент включен 1 вид, распространенный в арктической флористической области – это *Dicranum leioneuron*, пока достоверно известный в Евразии из Скандинавии, вероятно с европейско-североамериканским ареалом.

В группу аркто-монтанного элемента, вслед за Н.А. Константиновой (2000а), включены 3 вида, распространенных преимущественно в Арктике и Субарктике, а

также в высокогорьях горных систем более южных широт (приуроченные к каменистым россыпям, осыпям). Два из этих видов имеют циркумполярный ареал,

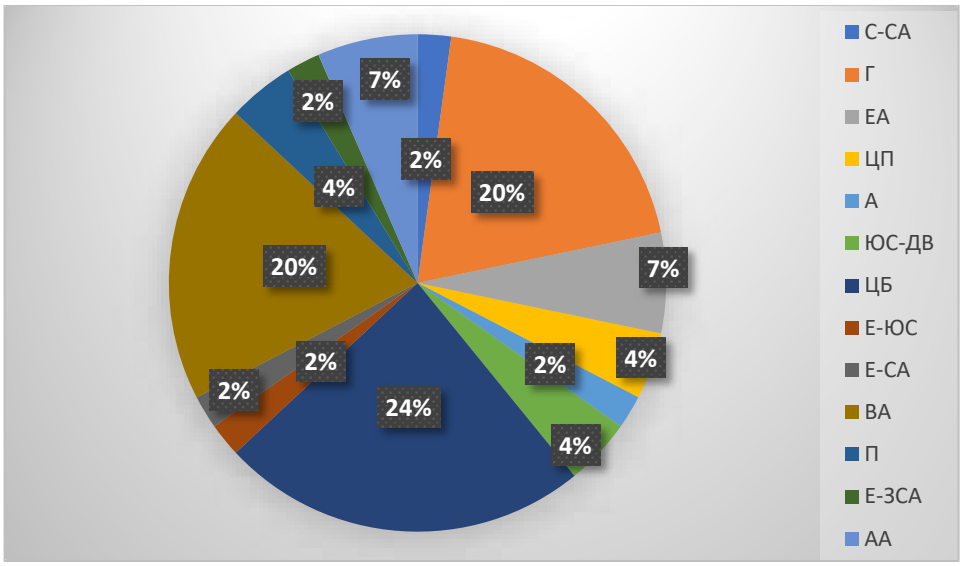


Рисунок 6.2 Распределение видов семейства Dicranaceae по типам ареалов. Обозначения: скандинавско-североамериканский (С-СА), голарктический (Г), евразиатский (ЕА), циркумполярный (ЦП), азиатский (А), южносибирско-дальневосточный (ЮС-ДВ), циркумбореальный (ЦБ), европейско-южносибирский (Е-ЮС), европейско-североамериканский (Е-СА), восточноазиатский (ВА), пацифический (П), европейско-западносевероамериканский (Е-ЗСА), амфиатлантический (АА).

но лишь изредка отмечались в высокогорьях Южной Сибири и Дальнего Востока – *Dicranum angustum, D. laevidens*. И третий вид – *D. schljakovii* – имеющий дизъюнктивный евразиатский ареал, распространен в высокогорьях горных районов России и изредка отмечался в ее арктической и субарктической областях.

К монтанному элементу нами отнесены 2 вида рода *Paraleucobryum*. Первый – *P. enerve*, встречающийся в горных областях Северного полушария (голарктический вид с дизъюнкцией) на каменистых субстратах с мелкоземом, изредка на почве. И второй – более редко встречающийся *P. sauteri* – с европейско-североамериканским ареалом. Монтанными считаются виды, встречающиеся на камнях, скалах, в их трещинах, между валунами, среди каменистых россыпей по всему высотному профилю в горах (Лазаренко, 1956; Константинова, 2000а).

Широко распространенные виды семейства Dicranaceae отнесены к арктобореально-монтанному элементу, принятому в работах Hill, Preston (1998) и

Таблица 6.1 – Распределение видов семейства Dicranaceae по хорологическим элементам и типам ареалов

Хорологические элементы	**Типы ареалов**													Всего
	С-СА	Г	ЕА	ЦП	А	ЮС-ДВ	ЦБ	Е-ЮС	Е-СА	ВА	П	Е-ЗСА	АА	
Арктический	1													1
Арктобореально-монтанный		8	1											9
Арктомонтанный			1	2										3
Бореально-монтанный					1									1
Бореально-неморальный						2	5							7
Бореальный			1				6	1					1	9
Монтанный		1							1					2
Неморальный										9	2	1	2	14
Всего	1	9	3	2	1	2	11	1	1	9	2	1	3	46

Примечание. Типы ареалов: скандинавско-североамериканский (С-СА), голарктический (Г), евразиатский (ЕА), циркумполярный (ЦП), азиатский (А), южносибирско-дальневосточный (ЮС-ДВ), циркумбореальный (ЦБ), европейско-южносибирский (Е-ЮС), европейско-североамериканский (Е-СА), восточноазиатский (ВА), пацифический (П), европейско-западносевероамериканский (Е-ЗСА), амфиатлантический (АА).

Н.А. Константиновой (2000а). В эту группу включены 9 видов рода *Dicranum*, встречающихся в России от тундровой зоны до южных границ таежной зоны, а также в гольцовом и подгольцовом поясах горных систем. Подавляющее большинство из них имеют голарктический ареал: *D. acutifolium, D. bonjeanii, D. elongatum, D. flexicaule, D. groenlandicum, D. scoparium, D. spadiceum, D. undulatum*, и 1 вид с евразиатским ареалом – *D. septentrionale*. Эти виды растут в напочвенном покрове таежных лесов, на болотах, в тундре, на мелкоземе на камнях в горах. Только *D. spadiceum* чаще встречается в горах на камнях с мелкоземом, на альпийских лугах, тундрах и болотах, довольно редко заходя в зону таежных лесов.

Комплекс бореальных видов содержит 3 поясно-зональных элемента: бореальный, бореально-монтанный и бореально-неморальный, для 2 последних элементов превалирует распространение видов именно в бореальных лесах России. К бореальному элементу относятся 9 видов: *Paraleucobryum longifolium* с циркумбореальным типом распространения и 8 видов рода *Dicranum*, распространенных в таежных лесах северного полушария, большей частью характерных для напочвенного покрова лесов, изредка отмечаемых на основании стволов деревьев и гнилой древесине. Циркумбореальный ареал у 5 видов – *D. polysetum, D. majus, D brevifolium*, *D. dispersum, D. muehlenbeckii,* из которых наиболее широко распространены первые два вида, а у остальных 3 видов ареалы имеют прерывистый характер и эти виды обитают в более узких экологических условиях местообитания. *Dicranum brevifolium* предпочитает б.м. кислые и нейтральные субстраты, тогда как *D. dispersum* растет на кальцийсодержащих субстратах, а *D. muehlenbeckii* – вид с ксерофильной экологией. Евразиатский вид – *D. bardunovii,* недавно описан, поэтому его новые местонахождения на других континентах не исключаются. Амфиатлантический тип ареала у *D. spurium*. Самым редким является *D. transsylvanicum* с европейско-южносибирским типом ареала. Возможно, местонахождение данного вида в Сибири является реликтовым.

Следующий элемент – бореально-монтанный (предложен Hill, Preston, 1998), немного шире предыдущего по охвату зон, но в данном случае у́же по распространению видов; он содержит виды, которые могут встречаться как в зоне

бореальных лесов (основная часть ареала), так и в хвойных лесах в горах к югу от основного ареала. В этот элемент нами включен редкий азиатский вид *Dicranum orthophyllum*, который растет в напочвенном покрове таежных лесов бореальной зоны и в горах юга Китая.

Бореально-неморальный элемент предложен Hill, Preston (1998) и включает виды, которые в равной степени распространены как в таежной зоне, так и в зоне широколиственных лесов, что несколько шире, чем гемибореальный элемент, рассмотренный в работе М.С. Игнатова (1996). Мхи бореально-неморального элемента встречаются не только в напочвенном покрове лесов, но и на гнилой древесине, в основании стволов деревьев и, в меньшей степени, на мелкоземе на каменистых субстратах. В эту группу включены 7 видов, большая часть из которых имеют циркумбореальный тип ареала, изредка с местонахождениями в субарктической и арктической зонах: *Dicranum drummondii, D. flagellare, D. fragilifolium D. fuscescens, D. montanum*. Южносибирско-дальневосточный центр тяжести ареала наблюдается у недавно описанных видов – *D. afoninae, D. baicalense,* и их новые местонахождения на других территориях вполне вероятны.

К неморальному элементу отнесены 14 видов, они характерны для широколиственных лесов, приурочены большей частью к регионам с теплым климатом и имеют более узкие ареалы, чем виды предыдущих элементов. Девять видов имеют восточноазиатский центр тяжести ареала: *Dicranoloma cylindrothecium, Dicranum caesium, D. japonicum, D. hakkodense, D. hamulosum D. lorifolium, D. mayrii, D. nipponense, D. setifolium*. 4 вида рода *Dicranum* имеют распространение, связанное с относительно теплым климатом приокеанических территорий: пацифический тип ареала характерен для *D. ingatovii, D. pacificum*, и амфиатлантический тип ареала – для *D. fulvum, D. viride*. Европейско-западносевероамериканский тип ареала имеет *D. tauricum*, близкий к двум последним видам по своему распространению, но в Северной Америке приуроченный к ее западной половине.

Таким образом, виды семейства Dicranaceae, распространенные в России, имеют преимущественно циркумбореальный тип ареала (11 видов, 24%), а также

одинаковое количество видов (9, 19.6%) с голарктическим и восточноазиатским типами ареалов. Наибольшее количество видов входит в комплекс бореальных видов – 17 (37%), выявлена значительная доля неморальных видов – 14 (30.4%) и закономерна существенная доля арктобореально-монтанных видов – 9 (19.6%).

6.2 Распространение видов семейства Dicranaceae в России

Точечными цветными картами проиллюстрировано распространение видов семейства Dicranaceae в России, с небольшими врезками серого цвета, показывающими ареалы видов в мире (Приложение Г). Кроме *Dicranum leioneuron*, для которого данные распространения в мире взяты на сайте GBIF. Для широко распространенных видов семейства нами использованы дополнительно данные сайта Arctoa.

По характеру распространения виды семейства Dicranaceae в России сгруппированы нами в 4 группы: (1) широко распространенные виды как в долготном, так и широтном отношении; (2) виды, распространенные преимущественно по южной половине страны примерно до 60° с. ш. и на севере европейской части России; (3) виды, распространенные в европейской части России и (4) в её азиатской части.

В 1 группу включены голарктические, циркумбореальные и преимущественно циркумполярные виды – это *Dicranum acutifolium, D. angustum, D. bardunovii, D. bonjeanii* (например, Рисунок 6.3), *D. brevifolium, D. majus, D. elongatum, D. flexicaule, D. groenlandicum, D. laevidens, D. scoparium, D. septentrionale*, *D. schljakovii, D. spadiceum, D. undulatum* (возможно отсутствие данных по некоторым регионам России является лишь свидетельством слабой изученности флоры мхов этих территорий). Всего в этой группе 15 видов, что составляет 32.6% от общего количества видов семейства. Среди них виды, которые не так давно описаны, и вероятно, недостаточно полно выявлены на территории России. Видов, распространенных преимущественно по северу России, немного –

это *D. angustum, D. laevidens,* изредка встречающиеся в высокогорьях бореальной зоны.

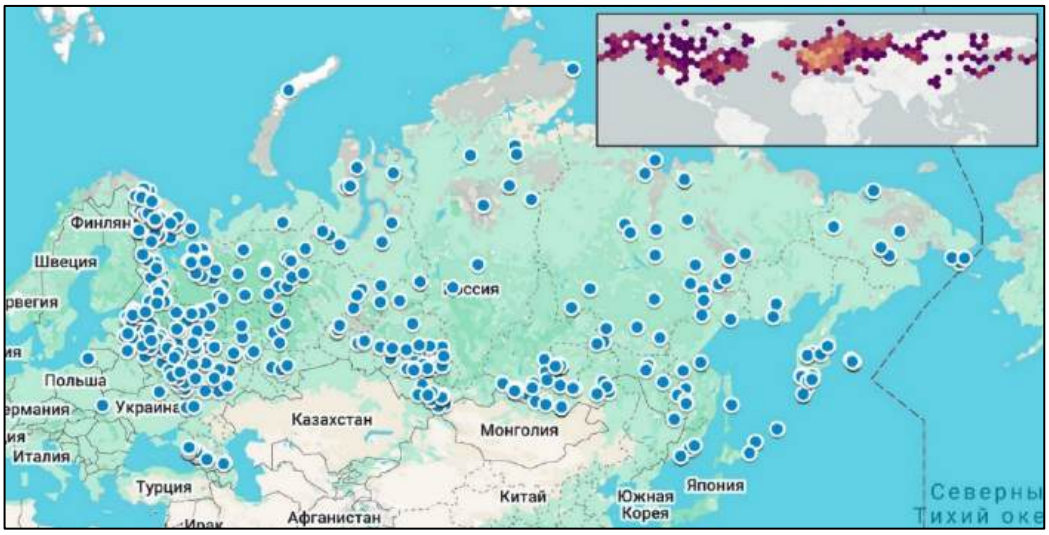


Рисунок 6.3 Карта распространения *Dicranum bonjeanii* в России

Ко 2 группе нами отнесены 10 видов (21.7%): *Dicranum polysetum*, *D. flagellare, D. montanum* (например, Рисунок 6.4)*, D. fragilifolium, D. fuscescens, D. drummondii*, *D. muehlenbeckii*, *D. dispersum, Paraleucobryum enerve, P. longifolium*. Это виды, которые встречаются преимущественно в лесных ценозах умеренного климатического пояса: в напочвенном покрове, на основаниях стволов деревьев, на стволах деревьев, на гниющей древесине, и каменистых субстратах со слоем гумуса.

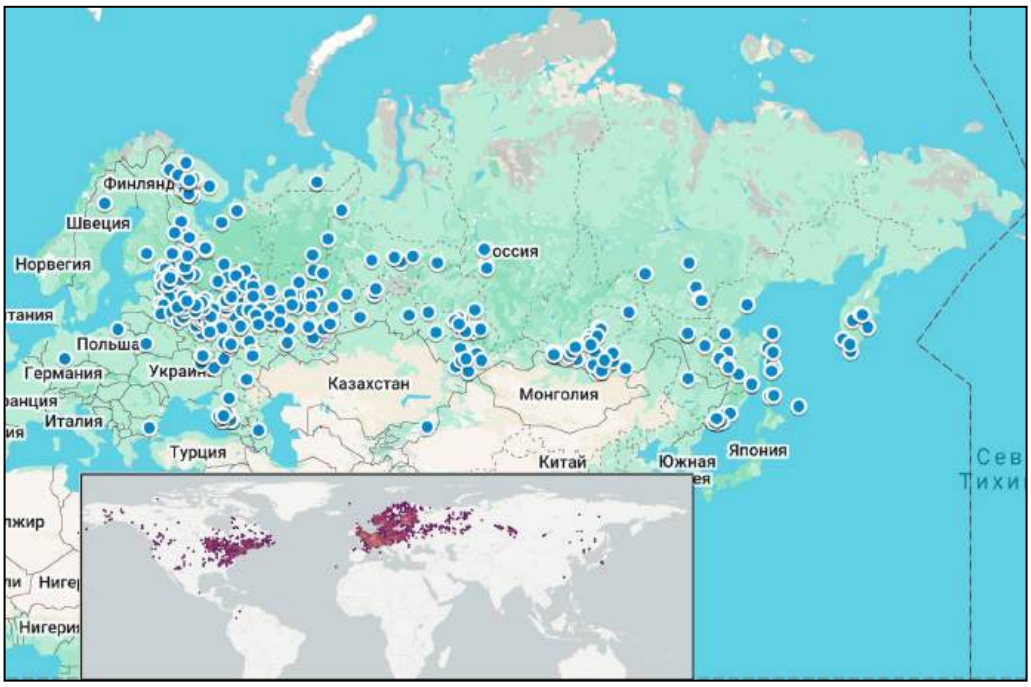


Рисунок 6.4 Карта распространения *Dicranum montanum* в России

Уточнены ареалы 4 видов рода *Dicranum*, ограниченных своим распространением в России только ее европейской частью: *D. tauricum*, *D. spurium*, *D. viride, D. fulvum* (Рисунок 6.5), из которых последние 3 вида имеют амфиатлантический ареал, который, возможно, был сплошным во времена существования единого суперконтинента. Вероятнее всего, в начале третичного периода эти виды разошлись по разным континентам в результате распада Лавразии на Северную Америку и Евразию. Возможно, и четвертый вид – *D. tauricum,* и еще 1 вид семейства Dicranaceae – *Paraleucobryum sauteri,* имеющие схожий ареал – ранее имели бóльший ареал, чем современный. Но в результате геологических процессов популяции видов сократились и сохраняются в Северной Америке только в ее западной половине. Таким образом, видов семейства Dicranaceae, распространенных в европейской части России всего 5 (10.9%).

Ранее *Dicranum tauricum* указывался на Дальнем Востоке (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970), но в бриофлористических исследованиях последних лет не было указано его распространение на Дальнем Востоке и, кстати, отмечено, что сомнительно его местонахождение и в Китае (Игнатов, Игнатова, 2003). По результатам наших исследований не были выявлены образцы этого вида на Дальнем Востоке. Также и *Dicranum spurium* приводился в Якутии, Сибири и на Дальнем Востоке России (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970; Игнатов, Игнатова, 2003). Но имевшиеся образцы были переопределены и этот вид пока нами не зарегистрирован в этих регионах.

Что касается *Dicranum fulvum,* то он также ранее указывался на Дальнем Востоке (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970), но образец из этого региона был переопределен нами. Поскольку вид сложно отличить от *D. viride*, с которым его часто путают, только после исследования образцов на предмет молекулярно-генетических данных удалось выявить его местонахождение на Кавказе, в Кабардино-Балкарии. Этот вид можно легко спутать с *D. hakkodense* и, возможно, его цитирование для Китая сомнительно (Huang et al., 2024a), при исследовании ломколистных видов Китая с применением молекулярно-генетического анализа

нами были использованы образцы *D. fulvum* только из России и Северной Америки (Huang et al., 2025).

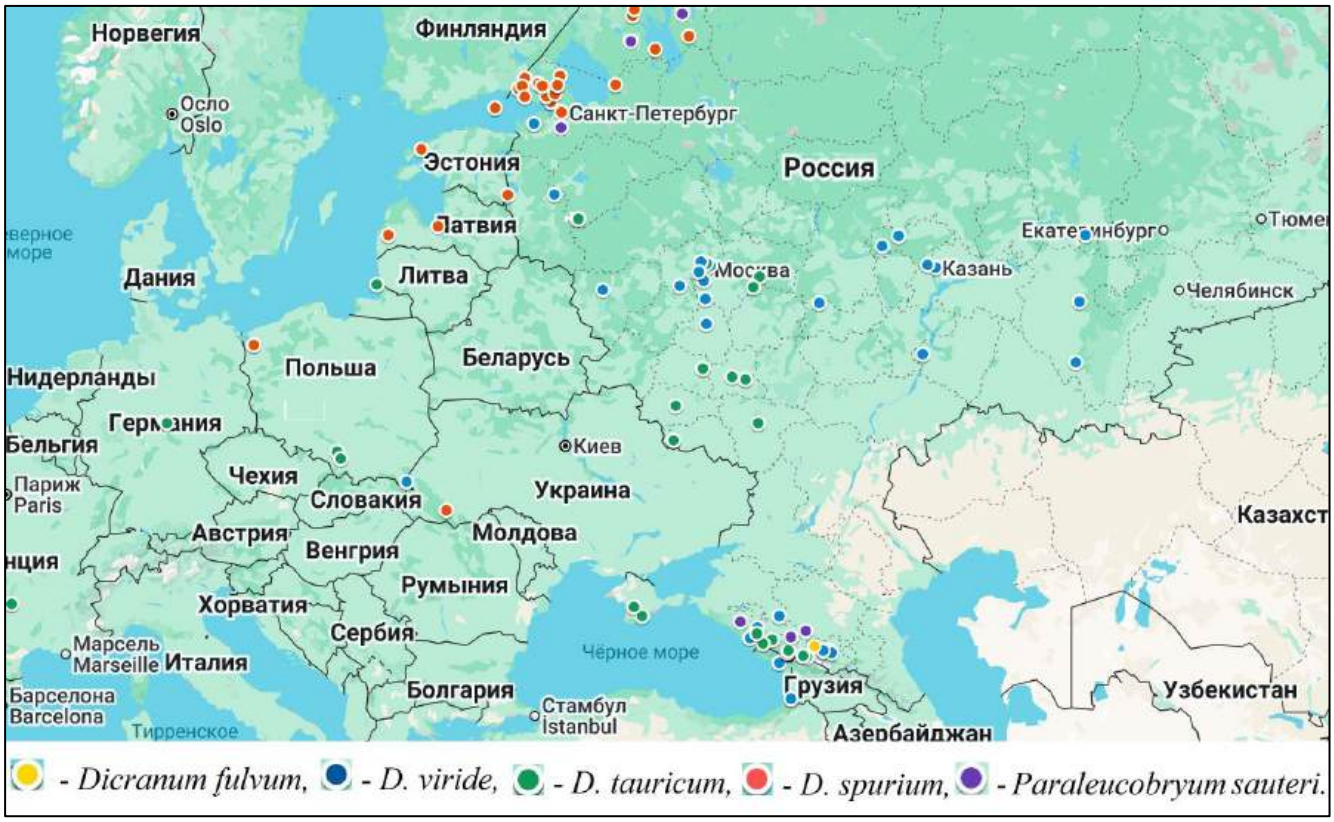


Рисунок 6.5 Карта распространения видов семейства Dicranaceae в европейской части России.

Для *Dicranum viride* ранее указывалось местонахождение в Сибири, а его разновидность var. *hakkodense* приводилась на Дальнем Востоке (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970; Игнатов, Игнатова, 2003). В данное время стало известно, что *D. viride* известен к востоку от Урала только из одного местонахождения в Тюменской области (Тубанова, Игнатова, 2025) по образцу А.Г. Безгодова (устное сообщение М.С. Игнатова). Остается загадкой – эта находка является остатком широкого распространения *D. viride* в прошлом или это занос вида на восток от основного ареала. В последнем случае, возможно, это может быть связано с потеплением климата. В Китае распространение этого вида пока не подтверждено.

Что касается видов, распространенных только в южной части азиатской половины России, то их количество гораздо больше, чем в европейской, ровно в 3 раза – 14 видов рода *Dicranum* и 1 вид *Dicranoloma cylindrothecium*, что составляет 32.6 % от общего числа видов (Рисунок 6.6). Подавляющее большинство

выявленных в последние годы видов рода *Dicranum* в России имеют центры тяжести ареала в Азии. Это *Dicranum baicalense*, *D. japonicum*, *D. lorifolium*, *D. nipponense*, *D. orthophyllum*, *D. afoninae*, *D. mayrii*, *D. pacificum*, *D. setifolium, D. hamulosum*, *D. hakkodense*, *D. caesium*, *D. ignatovii*. Впервые в России, в бассейне оз. Байкал выявлен интересный вид, описанный из Румынии – *D. transsylvanicum*, который имея схожие нуклеотидные последовательности по изученным маркерам с *D. scoparium*, но отличается морфологическими признаками (частичную 2-3-слойность пластинки листа).



Рисунок 6.6 Карта распространения видов рода *Dicranum* в юго-восточной части азиатской России.

Среди азиатских видов, ареал *Dicranum hakkodense* стал шире, чем указывался ранее: вид распространен по южной части России от Приморского края до Байкала и на севере заходит до юга Якутии. Ранее *D. pacificum* приводился на Байкале (Fedosov et al., 2022), но по молекулярно-генетическим данным и анатомо-морфологическим признакам образцы нами отнесены к близкому виду – *D. hakkodense* (Ellis et al., 2024).

Таким образом, с учетом широко распространенных видов семейства Dicranaceae, в юго-восточной части азиатской России зарегистрировано наибольшее разнообразие видов семейства Dicranaceae – 40 видов. Такое разнообразие видов, скорее всего, связано с благоприятным климатом региона и богатством природных условий.

6.3 Редкие виды семейства Dicranaceae и их охрана

Вопрос о редких видах мхов является важным с точки зрения их охраны, как элемента биоразнообразия. Учитывая мелкие размеры мхов, сохранение редких видов возможно только путем сохранения всего фитоценоза, в которых обитают редкие виды (Баишева и др., 2015; Бардунов, 1984; Благодатских, 1989; Каннукене, 1989; Константинова, 2000b; Попова, 2015; Сафронова и др., 2015; Улычна, 1978; и др.).

Редкие виды семейства *Dicranaceae* в России, имеющие по 1–2 местонахождения – это *Dicranoloma cylindrothecium, Dicranum caesium, D. fulvum, D. orthophyllum, D. setifolium, D. transsylvanicum*. Из них 4 вида с восточноазиатским центром тяжести ареала и заходящие на территорию Российского Дальнего Востока своим северным краем: *Dicranoloma cylindrothecium, Dicranum caesium, D. orthophyllum, D. setifolium*. Остальные 2 редких вида это описанный из Европы и найденный в 1 точке на хр. Хамар-Дабан (Прибайкалье) – *D. transsylvanicum*, включенный в Список редких видов Европы (CR) (Hodgetts et al., 2019) и 1 вид, имеющий местонахождения на Кавказе – *D. fulvum*. Несмотря на то, что для этих редких видов известно лишь по несколько

местонахождений, некоторые из них выявлены недавно и по мере расширения бриофлористических исследований число местонахождений может увеличиться и они могут быть найдены и в других регионах.

В Красные книги региональных уровней России включены 9 видов из 2 родов семейства Dicranaceae: *Paraleucobryum* и *Dicranum.*

Paraleucobryum longifolium включен в Красные книги двух областей: Калужской (2015, 2025), Тульской (2020). Второй вид рода – *P. sauteri* внесен в Красную книгу Республики Карелия (2020) с категорией 2(EN), а также включен в Список охраняемых видов Европы как находящийся в состоянии близком к уязвимому (NT) (Hodgetts et al., 2019).

Остальные 7 видов рода *Dicranum* включены в Красные книги: Республики Марий Эл (2013) – *D. undulatum* (приводится как *D. bergerii* Bland. ex. Hoppe) и *D. brevifolium*; Воронежской области (2018) – *D. fragilifolium*; Калужской области (2015, 2025) – *D. majus, D. bonjeanii* и *D. fulvum*. *Dicranum tauricum* включен в Красную книгу Воронежской (2018) (как *Orthodicranum strictum* (Schleich. ex Mohr.) Culm. (nom. illeg.)).

Только 1 вид – *Dicranum viride,* внесен в Красную книгу Российской Федерации (2024), как сокращающийся в численности и/или распространении вид; также он включен в Красный список МСОП с категорией LC (Европа). В регионах *D. viride* включен в Красные книги Воронежской (2018), Калужской (2015, 2025), Тульской (2020) областей, Республик Башкортостан (2011, 2021) и Татарстан (2016). Считается, что лимитирующими факторами для этого вида могут являться подавленность полового размножения и антропогенный пресс в результате рубки лесов, пожаров и расчистки лесов от валежника.

Ранее, еще 3 вида рода *Dicranum* были внесены в списки охраняемых видов в Красные книги Мурманской (2014) и Сахалинской (2005) областей: *D. leioneuron,* и *D. drummondii, D. nipponense* соответственно. Но по результатам бриофлористических исследований регионов данные по распространению этих видов обновились и из Красных книг они были исключены. Таксономические исследования первого вида пока не подтвердили его распространение в России

(Тубанова, Игнатова, 2025), а два последних вида оказались широко распространены в исследованных регионах (Bakalin et al., 2009; Тубанова, Игнатова, 2025), что позволило признать эти виды не нуждающимися в охране.

В европейский «Красный список мхов, печеночников и антоцеротовых», помимо *Dicranum transsylvanicum,* включены *D. dispersum* в категории «находящийся под угрозой» (EN), *D. muehlenbeckii* в категории «уязвимый» (VU), *D. septentrionale* (NT) (Hodgetts et al., 2019).

Виды семейства Dicranaceae, включенные в списки охраняемых видов регионов России, как указывают авторы видовых очерков в соответствующих Красных книгах, сокращают свою численность на территориях с высоким антропогенным прессом. Поэтому не вызывает сомнений то, что их охранный статус оправдан. Другие виды, редко встречающиеся на территории России, такие как *Dicranoloma cylindrothecium, Dicranum caesium, D. fulvum, D. orthophyllum, D. setifolium,* известны из местонахождений, расположенных большей частью в труднодоступных районах, либо на охраняемых территориях. Поэтому предполагаем, что угрозы их популяциям в результате воздействия антропогенного пресса не имеется и, соответственно, нет прямых оснований для их включения в Списки охраняемых видов. Тем не менее, требуются дополнительные исследования, которые могут дать основания для окончательных заключений. Вышесказанное не относится к *Dicranum transsylvanicum*. Этот редкий в мире вид известен в России только из единственного местонахождения на хребте Хамар-Дабан (Прибайкалье, Республика Бурятия) в лесополосе с активной вырубкой деревьев. Наличие серьезной антропогенной нагрузки может расцениваться как потенциальный угрожающий фактор для популяции *D. transsylvanicum*. Поэтому мы считаем, что необходимо принять меры для охраны этого вида, в первую очередь – рекомендовать его к включению в Красную книгу Республики Бурятия и следует проводить мониторинг *D. transsylvanicum* в данной популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В бриофлоре России семейство Dicranaceae представлено 46 видами из 3-х родов: *Dicranoloma, Paraleucobryum* и *Dicranum.* Наиболее разнообразен видами род *Dicranum*, включающий 42 вида. Описаны 7 новых видов рода *Dicranum*, *D. afoninae*, *D. baicalense*, *D. bardunovii*, *D. ignatovii*, *D. schljakovii*, *D. septentrionale*, *D. motuoense* и показана их высокая поддержка на реконструкциях филогенетического дерева в результате анализа 4-х локусов ДНК. Выявлены 3 новых вида *Dicranum* для флоры мхов России: *D. caesium, D. orthophyllum, D. transsylvanicum*. Выделены 8 секций рода *Dicranum* на основе анатомо-морфологических признаков гаметофита: *Dicranum, Orthocarpa, Spuria, Elongata, Fuscescentiformia*, *Convolutifolia, Crassinervia, Carinatifolia*. Применена новая трактовка секции *Carinatifolia* и установлена синонимика секций. Выделены 2 секции рода *Paraleucobryum* на основе анатомо-морфологических признаков, с учетом молекулярно-генетических данных, в том числе новая секция – *Pseudodicranum.* Составлены оригинальные ключи для определения родов и видов семейства Dicranaceae и конспект видов с подробными описаниями морфологии с иллюстрациями, указанием экологии и с картами распространения видов в России и в мире.

Уточнены значимые анатомо-морфологические признаки и границы морфометрических показателей, важные для таксономии видов семейства Dicranaceae. Показано, что строение внутреннего перихециального листа у видов *Dicranum* слабо вариабельно и более видоспецифично, чем ранее предполагалось, наличие сопроводителей на жилке листа является значимым таксономическим признаком. Выявлено, что клетки колечка коробочки могут иметь тонкие или утолщенные стенки. Описаны основные анатомо-морфологические различия в комплексах видов рода *Dicranum* (*D. elongatum – D. groenlandicum*, *D. fuscecens – D. hamulosum – D. flexicaule*, видов секции *Dicranum*, видов с флагеллами).

Межвидовые различия в нуклеотидных последовательностях локуса ITS1-2 ядерной рДНК стабильны и этот маркер можно использовать в качестве основного маркера при баркодинге видов семейства Dicranaceae. Выявлены взаимосвязи

внутри видов рода *Dicranum* в результате молекулярно-филогенетического анализа с применением 4 маркеров ДНК (ITS1-2, trnL-F, rps4, nad5) и на реконструкции филогенетического дерева показано, что подавляющее большинство видов рода *Dicranum* (в том числе и новые полускрытые) с территории России имеют высокую статистическую поддержку. Филогенетическая реконструкция семейства Dicranaceae на основе 3 маркеров (trnL-F, rps4 и nad5) не выявила доказательств в пользу выделения группы из двух родов *Leucoloma* и *Sclerodontium* в отдельное семейство и показала высокую вероятность парафилетичности рода *Dicranoloma*. При этом вид, встречающийся в России, – *D. cylindrothecium* – вероятно, не принадлежит этому роду. Выявлено нестабильное положение видов рода *Paraleucobryum* на реконструкциях филогенетических деревьев при анализе с различными сочетаниями маркеров, а выявленные различия по морфологическим признакам свидетельствуют о вероятной гетерогенности рода. Но для принятия таксономических решений по этим родам требуются расширенные исследования семейства в мировом масштабе с увеличением семплинга.

Представители семейства Dicranaceae бриофлоры России относятся к 8 поясно-зональным элементам флоры и 13 типам ареалов. Наибольшее разнообразие видов представлено в бореальном комплексе (37%), большинство видов имеют циркумбореальный тип ареала (24%). Наибольшее богатство видов семейства наблюдается в бриофлоре юго-восточной части Азиатской России. Здесь произрастают виды, как ограниченные своим распространением в этом регионе (15), так и более широко распространенные (25). Азиатский вид *Dicranum hakkodense* распространен шире, а европейские виды (*D. spurium, D. fulvum, D. viride*) у́же, чем ранее предполагалось.

Для редкого вида *Dicranum transsylvanicum* необходимо принять меры по охране его единственной в России популяции, для чего данный вид следует рекомендовать к включению в Красную книгу Республики Бурятия.

ВЫВОДЫ

1. В бриофлоре России семейство Dicranaceae представлено 46 видами из 3-х родов: *Dicranoloma, Paraleucobryum* и *Dicranum.* В составе семейства Dicranaceae в России наиболее разнообразен род *Dicranum*, включающий 42 вида. Описаны 7 новых видов рода *Dicranum*: *D. afoninae*, *D. baicalense*, *D. bardunovii*, *D. ignatovii*, *D. schljakovii*, *D. septentrionale*, *D. motuoense*; 6 из них представлены в бриофлоре России. Выявлены 3 новых вида для флоры мхов России: *D. caesium, D. orthophyllum, D. transsylvanicum*. Род *Dicranum* содержит 8 секций: *Dicranum, Orthocarpa, Spuria, Elongata, Fuscescentiformia*, *Convolutifolia, Crassinervia, Carinatifolia*; род *Paraleucobryum* подразделяется на 2 секции – типовую и вновь установленную *Pseudodicranum* sectio nova.

2. Виды семейства Dicranaceae в бриофлоре России, на реконструкциях филогенетических деревьев с сочетанием различных маркеров в подавляющем большинстве имеют высокую статистическую поддержку. При этом *Dicranoloma cylindrothecium* проявляет отличия от других видов этого рода, а род *Paraleucobryum*, с высокой вероятностью, является гетерогенным.

3. Строение внутреннего перихециального листа у видов рода *Dicranum* слабо вариабельно и видоспецифично, что позволяет считать его признаком, подходящим для диагностики видов. Значимыми таксономическими признаками являются также морфометрические признаки листа и наличие/отсутствие сопроводителей на жилке листа.

4. Межвидовые различия в нуклеотидных последовательностях локуса ITS1-2 ядерной рДНК стабильны и этот маркер можно использовать в качестве основного маркера при баркодинге видов семейства Dicranaceae.

5. Виды семейства Dicranaceae, распространенные в России, имеют преимущественно циркумбореальный тип ареала (11 видов, 24%) и одинаковое количество видов (по 9, 19.6%) с голарктическим и восточноазиатским типами ареалов. Наибольшее количество видов входит в комплекс бореальных видов – 17 (37%), выявлена значительная доля неморальных видов – 14 (30.4%) и закономерна существенная доля арктобореально-монтанных видов – 9 (19.6%).

6. Наибольшее богатство видов семейства наблюдается в бриофлоре юго-восточной части Азиатской России (40 видов), что связано с благоприятным климатом региона и богатством природных условий.

7. Для редкого вида *Dicranum transsylvanicum* необходимо принять меры по охране его единственной в России популяции, для чего данный вид следует рекомендовать к включению в Красную книгу Республики Бурятия.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов, И. И. Географические закономерности распространения мхов / И. И. Абрамов // Ботанический журнал. – 1969. – Т. 54, № 1. – С. 33–46.

Абрамов, И. И. Определитель листостебельных мхов Карелии / И. И. Абрамов, Л. А. Волкова. – М. : КМК, 1998. – 390 с. – (Arctoa ; т. 7, прил. 1).

Абрамова, Л. И. Определитель мхов Арктики СССР / Л. И. Абрамова, Л. И. Савич-Любицкая, З. Н. Смирнова. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1961. – 320 с.

Антонов, А. С. Геносистематика растений / А. С. Антонов. – М. : ИКЦ «Академкнига», 2006. – 293 с.

Афонина, О. М. Бриофлора Чукотки : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.05 / Афонина Ольга Михайловна. – Санкт-Петербург, 2000. – 46 с.

Афонина, О. М. Конспект флоры мхов Чукотки / О. М. Афонина ; отв. ред. Н. В. Матвеева. – Санкт-Петербург, 2004. – 260 с.

Афонина, О. М. Мхи Забайкальского края / О. М. Афонина, И. В.Чернядьева, Е. А. Игнатова, Ю. С. Мамонтов ; отв. ред. М. С. Игнатов. – СПб.: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2017. – 301 с.

Баишева, Э. З. Мохообразные лесных экосистем Республики Башкортостан / Э. З. Баишева, В. Б. Мартыненко, П. С. Широких ; под ред. Б. М. Миркина. – Уфа : Гилем, Башк. Энцикл., 2015. – 352 с.

Баишева, Э. З. Эколого-фитоценотическая структура бриокомпонента лесной растительности Республики Башкортостан : автореф. дис. … д-ра биол. наук : 03.02.01 / Баишева Эльвира Закирьяновна. – Уфа, 2010. – 31 с.

Бакалин, В. А. Бриофлора Сахалина / В. А. Бакалин, О. Ю. Писаренко, В. Я. Черданцева, П. В. Крестов, М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова ; отв. редактор В. А. Бакалин. – Владивосток: Мор. гос. ун-т, 2012 – 310 с.

Бардунов, Л. В. Аридные виды во флоре мхов Южной Сибири / Л. В. Бардунов // Проблемы бриологии в СССР. – Л. : Наука, 1989. – С. 30–36.

Бардунов, Л. В. Географо-генетические элементы бриофлоры СССР / Л. В. Бардунов, У. К. Маматкулов // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы : материалы Конференции, посвященной 90-летию со дня рождения А. С. Лазаренко

/ Академия наук СССР, Научный совет по проблеме «Растительный мир; изучение, охрана и рациональное использование» Институт ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР (Львовское отделение) ; под редакцией О. Т. Демкив. – Львов, 1991. – С.

Бардунов, Л. В. Древнейшие на суше / Л. В. Бардунов ; ответственный редактор Ф. Э. Реймерс. – Новосибирск : Наука, Сибирское отделение, 1984. – 159 с.

Бардунов, Л. В. Листостебельные мхи Алтая и Саян / Л. В. Бардунов. – Новосибирск : Наука, 1974. – 168 с.

Бардунов, Л. В. Листостебельные мхи Восточного Саяна / Л. В. Бардунов. – Л. : Наука, 1965. – 161 с.

Бардунов, Л. В. Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала / Л. В. Бардунов. – Тр. Вост.-Сиб. Фил. СО АН СССР, 1961. – Вып. 30. – 120 с.

Бардунов, Л. В. Листостебельные мхи Южного Приморья / Л. В. Бардунов, В. Я. Черданцева. – Новосибирск : Наука, 1982. – 208 с.

Бардунов, Л. В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири / Л. В. Бардунов. – Л. : Наука, 1969. – 329 с.

Бардунов, Л. В. Очерк бриофлоры Сибири / Л.В. Бардунов. – Новосибирск : Наука, Сибирское отделение, 1992. – 97 с.

Безгодов, А. Г. К бриофлоре окрестностей Кунгура (Пермская область) / А. Г. Безгодов // Arctoa. – 2002. – Vol. 11. – P. 53–62.

Белкина, О. А. Флора высших растений Ловозерских гор (сосудистые и мохообразные) / О. А. Белкина, Н. А. Константинова, В. А. Костина. СПб. : Наука, 1991. 206 с.

Белкина, О.А. Мохообразные Хибино-Ловозерского флористического района (Мурманская область) / О.А. Белкина, Н.А. Константинова. – Апатиты : Изд-во Кольского фил-ла АН СССР, 1987. – 46 с.

Благодатских, Л. С. Редкие виды листостебельных и печеночных мхов Колымского Нагорья / Л. С. Благодатских // Проблемы бриологии в СССР. – Л. : Наука, 1989. – С. 43–48.

Бротерус, В. Ф. Мхи (Bryales). Ч. 2 / В. Ф. Бротерус // Флора Азиатской России / под ред. Б. А. Федченко. – Петроград : Типография М. П. Фроловой (влад. А. Э. Коллинс), 1918. – Вып. 13. – С. 79–182.

Васильев, А. Н. Листостебельные мхи Кузнецкого Алатау : автореф. дис. ... канд. биол. наук / А. Н. Васильев. – Свердловск, 1978. – 27 с.

Васильев, А. Н. Листостебельные мхи приенисейской Сибири : конспект флоры мхов / А. Н. Васильев, О. В. Зубарева // Красноярск : КрасГМУ, 2014. – 289 с.

Великов, В. А. Молекулярная биология. Практическое руководство / В. А. Великов. – Саратов : Изд-во «Саратовский источник», 2013. – 84 с.

Горюнов, Д. В. Филогения рода Schistidium (Grimmiaceae, Bryophyta) по молекулярным и морфологическим данным: авторефю дис. … канд. биол. наук : 03.02.01 / Горюнов денис Валерьевич. – Москва, 2011. – 19 с.

Домбровская, А. В. Лишайники и мхи севера европейской части России. Краткий определитель / А. В. Домбровская, Р. Н. Шляков. – Л. : Наука, 1967. – 182 с.

Дугарова, О. Д. К флоре мхов Тункинского хребта (Восточный Саян, Республика Бурятия) / О. Д. Дугарова, О. М. Афонина, Д. Я. Тубанова // Новости систематики низших растений. – 2022. – Т. 6(2). – С. 441–461.

Дьяченко, А. П. Флора листостебельных мхов Урала : в 2 ч. Ч. 1 / А. П. Дьяченко ; Уральский государственный университет. – Екатеринбург : Издательство Уральского университета, 1997. – 264 с.

Дьяченко, А. П. Флора листостебельных мхов Урала : в 2 ч. Ч. 2 : Редковстречающиеся виды. Описание местообитаний. Географический и эколого-ценотический анализ. Вероятная история становления / А. П. Дьяченко ; Уральский государственный педагогический университет. – Екатеринбург : Экспресс-типография «Эскорт», 1999. – 384 с.

Железнова, Г. В. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока / Г. В. Железнова – СПб : Наука, 1994. – 150 с.

Иванова, Е. И. Листостебельные мхи / Е. И. Иванова, Е. А. Игнатова, М. С. Игнатов, В. И. Золотов, К. К. Кривошапкин // Разнообразие растительного мира Якутии. – 2005. – Новосибирск : Изд-во СО РАН. – С. 105–125.

Иванова, Е. И. Листостебельные мхи Южной Якутии / Е. И. Иванова ; Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2001. – 136 с.

Игнатов, М. С. Бриофлора Алтая и бриогеография северной палеарктики : дисс… д-ра биол. наук. / Игнатов Михаил Стьаниславович. – М.: Глав. Бот. Сад РАН, 1996 – 393 с.

Игнатов, М. С. К бриогеографии Алтая / М. С. Игнатов // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы : материалы Конференции, посвященной 90-летию со дня рождения А. С. Лазаренко / Академия наук СССР, Научный совет по проблеме «Растительный мир; изучение, охрана и рациональное использование» Институт ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР (Львовское отделение) ; под редакцией О. Т. Демкив. – Львов, 1991. – С. 91–93.

Игнатов, М. С. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae / М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова. – М. : КМК, 2003. – 608 с.

Игнатов, М.С. Флора мхов средней части европейской России. Т. 2. Fontinalaceae - Amblystegiaceae / М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова. – М. : КМК, 2004. – С. 609–960. – (Arctoa ; т. 11, прил. 2).

Игнатова, Е. А. Краткий определитель мохообразных Подмосковья / Е. А. Игнатова, М. С. Игнатов, В. Э. Федосов, Н. А. Константинова. – М. : КМК, 2011 – 320 с. (Arctoa ; vol. 19, suppl. 1)

Игнатова, Е. А. О распространении видов Dicranum с трубчато свернутыми листьями в России / Е. А. Игнатова // Актуальные проблемы бриологии : труды Междунар. совещания, посвящ. 90-летию со дня рождения А.Л. Абрамовой. – СПб., 2005. – С. 95–101.

Казановский, С. Г. К бриофлоре Байкальского заповедника / С. Г. Казановский // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы : материалы Конференции, посвященной 90-летию со дня рождения А. С. Лазаренко / Академия

наук СССР, Научный совет по проблеме «Растительный мир; изучение, охрана и рациональное использование» Институт ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР (Львовское отделение) ; под редакцией О. Т. Демкив. – Львов, 1991. – С. 94–98.

Камелин, Р. В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений / Р. В. Камелин. – Барнаул : Изд-во «АзБука», 2004. – 226 с.

Каннукене, Л.Р. Редкие виды листостебельных мхов Эстонской ССР // Проблемы бриологии в СССР : сборник научных трудов / Академия наук СССР, Ботанический институт им. В. Л. Комарова, Научный совет по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» ; под редакцией И. И. Абрамова. – Ленинград : Наука, Ленинградское отделение, 1989. – С. 119–126.

Константинова, Н. А. Редкие печеночники (Hepaticae) Мурманской области и подходы к из охране / Н. А. Константинова // Ботанический журнал. – 2000a.– Том 85, № 10. – 122–135.

Константинова, Н. А. Анализ ареалов печеночников Севера Голарктики / Н. А. Константинова // Arctoa. – 2000b. – Vol. 9. – P. 29–94.

Красная книга Воронежской области. – Т. 1 : Растения, лишайники, грибы / под ред. В. А. Агафонова. – Воронеж : Центр духовного возрождения Черноземного края, 2018. – 412 с.

Красная книга Калужской области. – Т. 1 : Растения и грибы. – 3-е изд., перераб. и доп. – Калуга, 2025. – 536 с.

Красная книга Калужской области. – Т. 1 : Растения и грибы. – Калуга : ООО «Ваш ДомЪ», 2015. – 536 с.

Красная книга Мурманской области. – Изд. 2-е, перераб. и доп. / Отв. ред. Н. А. Константинова, А. С. Корякин, О. А. Макарова, В. В. Бианки. – Кемерово : Азия-принт, 2014. – 582 с.

Красная книга Республики Башкортостан : в 2 т. Т. 1 : Растения и грибы / под ред. д-ра биол. наук В. Б. Мартыненко. – 3-е изд., доп. и перераб. – Москва : Студия онлайн, 2021. – 392 с.

Красная книга Республики Башкортостан. – Т. 1 : Растения и грибы / под ред. Б. М. Миркина. – 2-е изд., доп. и перераб. – Уфа : МедиаПринт, 2011. – 384 с.

Красная книга Республики Карелия. – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2020. – 448 с.

Красная книга Республики Марий Эл. – Т. 1 : Растения. Грибы / сост. Г. А. Богданов, Н. В. Абрамов, Г. П. Урбанавичюс, Л. Г. Богданова. – Йошкар-Ола : МарГУ, 2013. – 324 с.

Красная книга Республики Татарстан. – 3-е изд. – Казань : Идел-Пресс, 2016. – 760 с.

Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы / Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации [и др.] ; ответственный редактор: Д. В. Гельтман. – 2-е офиц. изд. – Москва : ВНИИ «Экология», 2024. – 944 с.

Красная книга Сахалинской области. – Растения / Отв. ред. В. М. Ерёмин. – Южно-Сахалинск : Сахалинское книжное издательство, 2005. – 348 с.

Красная книга Тульской области. – Тула : Дизайн-коллегия, 2020. – 284 с.

Кузьмина, Е. Ю. Флора листостебельных мхов северо-востока Корякского нагорья / Е. Ю. Кузьмина // Новости систематики низших растений. – 1995. – Т. 30. – С. 119–128.

Курбатова, Л. Е. Листостебельные мхи Ленинградской области / Л. Е. Курбатова, Г. Я. Дорошина-Украинская, Е. Ю. Кузьмина // Биоразнообразие Ленинградской области. – СПб, 1999. – С. 271–302.

Лазаренко, А. С. Неморальный элемент бриофлоры советского Дальнего Востока / А. С. Лазаренко // Советская ботаника. – 1944. – Т. 6 – С. 43–55.

Лазаренко, А. С. Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радяньского Далекого Сходу / А. С. Лазаренко // Укр. ботан. журн. – 1956. – Том 13, № 1. – С. 31–40

Малышев, Л. И. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье) / Л. И. Малышев, Г. А. Пешкова. – Новосибирск : Наука, Сибирское отделение, 1984. – 264 с.

Маматкулов, У. К. Мхи горных районов Тянь-Шаня и Памиро-Алая / У. К. Маматкулов. – Фрунзе : Илим, 1975. – 164 с.

Мельничук, В. М. Определитель лиственных мхов средней полосы и юга Европейской части СССР / В. М. Мельничук ; отв. ред. Акад. АН УССР Д. К. Зеров. – Киев : Изд-во «Наукова думка», 1970. – 442 с.

Мульдияров, Е. Я. Определитель листостебельных мхов Тоской области : учебное пособие / Е. Я. Мульдияров.– Томск : Изд-во ТГУ, 1990. – 208 с.

Отнюкова, Т. Н. Заметки по роду *Dicranum* (Dicranaceae, Musci) в России. 1. *Dicranum nipponense* найден на Дальнем Востоке / Т.Н. Отнюкова // Arctoa. – 2001. – Т. 10. – С. 157–160.

Павлинов, И. Я. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект) / И. Я. Павлинов. – М. : Изд-во КМК, 2005. – 391 с.

Писаренко, О. Ю. Листостебельные мхи / О. Ю. Писаренко // Флора Салаирского кряжа ; отв. редактор Н. Н. Лащинский ; Центральный сибирский ботанический сад СО РАН. – Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2007. – С. 137–154

Писаренко, О. Ю. 5.1. Листостебельные мхи / О. Ю. Писаренко, А. Е. Ножинков // Флора Кемеровской области ; отв. редактор С. А. Шереметова. – Новосибирск : СО РАН, 2023. – С. 103–174

Писаренко, О. Ю. Листостебельные мхи Салаиро-Кузнецкого региона и прилегающих равнин Западной Сибири: разнообразие и закономерности распределения : автореф. дис. … д-ра биол. наук : 03.02.01 / Писаренко Ольга Юрьевна. – Новосибирск, 2016. – 33 с.

Попова, Н. Н. Бриофлора среднерусской возвышенности. I. / Н. Н. Попова // Arctoa – 2002. – Vol. 11. – P. 101–168.

Попова, Н. Н. Состояние популяций редких моховидных средней полосы России и проблемы их охраны / Н. Н. Попова // Мат-лы Междунар. бриол. конф., посвященной 100-летию со дня рождения А. Л. Абрамовой. – СПб. : Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2015. – С. 121–125.

Рыковский, Г. Ф. Флора мхов Белоруссии / Г. Ф. Рыковский. – Минск : Наука и техника, 1980. — 208 с.

Савич-Любицкая, Л. И. Определитель листостебельных мхов СССР. Верховые мхи / Л. И. Савич-Любицкая, З. Н. Смирнова. – Л. : Наука, 1970. – 824 с.

Сакович, А. А. Географическая структура бриокомплекса фортификационных сооружений северной подзоны Беларуси / А. А. Сакович, Г. Ф. Рыковский // Мат-лы Междунар. бриол. конф., посвященной 100-летию со дня рождения А. Л. Абрамовой. – СПб. : Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2015. – С. 134–137.

Сафронова, Е. В. Редкие виды мохообразных ресурсного резервата «Сунтар-Хаята» (Восточная Якутия) / Е. В. Сафронова, Е. И. Иванова, М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова // Мат-лы Междунар. бриол. конф., посвященной 100-летию со дня рождения А. Л. Абрамовой. – СПб. : Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2015. – С. 138–143.

Смирнова, З. Н. О номенклатуре и таксономии некоторых видов верхоплодных мхов / З. Н. Смирнова // Новости систематики низших растений – 1970. – Том 6. – С. 253–256

Тахтаджян, А. Л. Флористическое районирование Земли / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Наука, 1978. – 248 с.

Тубанова, Д. Я. *Dicranum caesium* (Dicranaceae, Bryophyta) – новый вид для флоры мхов России / Д.Я. Тубанова // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98, № 8. – С. 1057–1062.

Тубанова, Д. Я. *Dicranum hamulosum* Mitt.: морфологические признаки, молекулярно-генетические данные и сравнение с близкими видами / Д.Я. Тубанова // Материалы Междунар. бриол. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения А.Л. Абрамовой. – СПб. : Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2015. – С. 146–150.

Тубанова, Д. Я. *Dicranum orthophyllum* Broth. (Dicranaceae, Bryophyta) -- вид, новый для флоры мхов России / Д.Я. Тубанова, О.М. Афонина // Ботанический журнал. – 2016. – Т. 101, № 11. – С. 1317–1320.

Тубанова, Д. Я. К флоре листостебельных мхов Республики Бурятия / Д. Я. Тубанова // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века : мат-лы Всерос. конф. – Петрозаводск : КНЦ РАН, 2008. – Ч. 2. – С. 336–337.

Тубанова, Д. Я. Мхи заповедника «Джергинский» / Д. Я. Тубанова // Мхи заповедников России / М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова, Г. А. Пронькина. – М., 2004. – С. 280–361.

Тубанова, Д. Я. Род *Dicranum* Hedw. (Dicranaceae, Bryophyta) в России по результатам молекулярно-генетического исследования / Д. Я. Тубанова, О. Д. Дугарова // Российская ботаника в меняющемся мире : тезисы докл. XV Делегат. съезда РБО и конф., посвящ. 300-летию РАН (г. Санкт-Петербург, 10–13 сент. 2023 г.). – СПб. : БИН РАН, 2023. – С. 116–117.

Тубанова, Д. Я. Семейство Dicranaceae Schimp. – Дикрановые / Д. Я. Тубанова, Е. А. Игнатова // Флора мхов России. Т. 3. Dicranales / отв. ред. М. С. Игнатов. – М. : КМК, 2025. – С. 146–233.

Тубанова, Д. Я. Современное состояние таксономии рода *Dicranum* Hedw. (Dicranaceae, Bryophyta) / Д. Я. Тубанова // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии : мат-лы III Всерос. науч. конф. – Улан-Удэ, 2016. – С. 295–297.

Тубанова, Д. Я. Состав и структура флоры листостебельных мхов Северо-Восточного Прибайкалья (на примере заповедника «Джергинский») : автореф. дис. … канд. биол. наук / Д. Я. Тубанова. – Улан-Удэ : Изд-во БГУ, 2002. – 19 с.

Тубанова, Д. Я. Флора мхов Джергинского заповедника / Д. Я. Тубанова // Труды Джергинского заповедника. – Улан-Удэ : Изд-во БНЦ СО РАН, 1999. – Вып. 1. – С. 75–94.

Улычна, К. О. К вопросу охраны редких видов мохообразных / К. О. Улычна // Мат-лы VI конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. – Душанбе, 1978. – С. 312–313.

Федосов, В. Э. Основные закономерности дифференциации бриофлоры Гипоарктики на примере юго-восточного Таймыра : автореферат дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.01 / Федосов Владимир Эрнстович ; Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова. – Москва, 2014. – 51 с.

Флора мхов России. Т. 2. Oedipodiales – Grimmiales / отв. ред. М. С. Игнатов. – М. : КМК, 2017. – 560 с.

Флора мхов России. Т. 3. Dicranales / отв. ред. М. С. Игнатов. – М. : КМК, 2025. – 687 с.

Флора мхов России. Т. 4. Bartramiales – Aulacomniales. / отв. ред. М. С. Игнатов. – М. : КМК, 2018. – 543 с.

Флора мхов России. Т. 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Broachytheciaceae). / отв. ред. М. С. Игнатов. – М. : КМК, 2020. – 600 с.

Флора мхов России. Т. 6. Hypnales (Calliergonaceae – Amblystegiaceae). / отв. ред. М. С. Игнатов. – М. : КМК, 2022. – 472 с.

Фризен, Н. Молекулярные методы, используемые в систематике растений / Н. Фризен. – Барнаул : АзБука, 2007. – 64 с.

Цэгмэд, Ц. Бриофлора горных систем Монголии (Монгольский Алтай, Хангай, Хэнтэй) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.05 / Цогийн Цэгмэд. – Санкт-Петербург, 2000. – 40 с.

Цэгмэд, Ц. Географический анализ листостебельных мхов Хангайского горного массива (МНР) / Ц. Цэгмэд // Ботанический журнал. – 1991. – Т. 76, № 2. – С. 121–126.

Цэгмэд, Ц. Флора мхов Монголии / Ц. Цэгмэд // Труды совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ, Том 56 – М., 2010. – 634 с.

Чернядьева, И. В. Листостебельные мхи бассейна р. Левый Кихчик (Дальний Восток, Западная Камчатка) / И. В. Чернядьева // Arctoa. – 2002. – Vol. 11. – P. 91–100.

Шафигуллина, Н. Р. Разнообразие, особенности экологии и распространения бриофлоры на территории Республики Татарстан : автореферат дис. ... кан. биол. наук : 03.02.08 / Шафигуллина Надия Рустэмовна ; Казанский (Приволжский) федеральный университет. – Казань, 2012. – 27 с.

Шляков, Р. Н. К номенклатуре и систематике видов рода *Dicranum* Hedw. / Р. Н. Шляков // Новости систематики низших растений. – 1968. – Т. 5. – С. 278–287.

Шляков, Р.Н. К пониманию некоторых видов рода *Dicranum* / Р.Н. Шляков // Ботанические материалы Отдела споровых растений Ботанического института АН СССР. – 1951. – Т. 7. – С. 234–247.

Шляков, Р.Н. Флора листостебельных мхов Хибинских гор / Р.Н. Шляков. – Мурманск : Мурманское кн. изд-во, 1961. – 252 с.

Юрцев, Б. А. Флора Сунтар-Хаята : проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири / Б. А. Юрцев ; ответственный редактор А. И. Толмачев ; Академия наук СССР, Ботанический институт им. В. Л. Комарова. – Ленинград : Наука, Ленинградское отделение, 1968. – 234 с.

A Synopsis of *Dicranum* [Электронный ресурс] // The Bryophyte Nomenclator. – Режим доступа: https://www.bryonames.org/nomenclator?group=Dicranum (дата обращения: 17.09.2025).

Afonina, O. M. Mosses of the Barguzin State Nature Biosphere Reserve (Republic of Buryatia) / O. M. Afonina, I. V. Czernyadjeva, D. Ya. Tubanova // Arctoa. – 2018. – Vol. 27. – P. 140–156.

Ahti, T. *Dicranum leioneuron* Kindb. and the other *Dicranum* mosses inhabiting raised bogs in Finland / T. Ahti, P. Isoviita // Archivum Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae "Vanamo". – 1962. – Vol. 17, no. 2. – P. 68–79.

Ahti, T. *Dicranum leioneuron* Kindb. New to the British Isles and Labrador, with a description of the Sporophyte / T. Ahti, P. Isoviita, W. S. G. Maass // The bryologist. – 1965. – Vol. 68. – P. 197–201.

Allen B.H. 1987b,

Allen, B. H. A contribution to the moss flora of Peru, including a new species of *Dicranum* / B. H. Allen // The Bryologist. – 1988. – Vol. 91, No. 2. – P. 91–94.

Allen, B. H. A preliminary treatment of the *Holomitrium* complex (Musci: Dicranaceae) in Central America / B. H. Allen // Tropical Bryology. – 1990. – Vol. 3. – P. 59–71.

Allen, B. H. A review of the genus *Parisia* (Musci: Dicranaceae) / B. H. Allen // The Bryologist. – 1986. – Vol. 89, No. 3. – P. 206–212.

Allen, B. H. A revision of the genus *Mesotus* (Musci: Dicranaceae) / B. H. Allen // Journal of Bryology. – 1987a. – Vol. 14. – P. 441–452.

Allen, B. H. A revision of the Dicnemonaceae (Musci) / B. H. Allen // Journal Hattori Botanical Laboratory. – 1987b. – Vol. 62. – P. 1–100.

Allen, B. H. Moss Flora of Central America. Part 1. Sphagnaceae – Calymperaceae / B. H. Allen // Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. – 1994. – Vol. 49. – 242 p.

Allen, B. H. The genus *Dicranum* (Musci: Dicranaceae) in Maine / B. H. Allen // Evansia. – 1998b. – Vol. 15, No. 2. – P. 45–80.

Allen, B. H. The genus *Orthodicranum* (Musci: Dicranaceae) in Maine / B. H. Allen // Evansia. – 1998a. – Vol. 15, No. 1. – P. 9–20.

Allred, K. W. *Paraleucobryum* (Bryophyta: Bryopsida: Dicranaceae) in New Mexico / K. W. Allred, R. Kleinman // The New Mexico Botanist. – 2021. – Vol. 70. – P. 1–12.

Asthana, A. K. A New Variety of *Paraleucobryum* (Lindb. ex Limpr.) Loeske from Western Himalaya, India / A. K. Asthana, V. Sahu // National Academy Science Letters. – 2020. – Vol. 44. – P. 55–57.

Baisheva, E. Z. Ecology and distribution of *Dicranum viride* (Sull. & Lesq.) Lindb. (Bryophyta) in the Southern Urals Mts. / E. Z. Baisheva, A. Mežaka, P. S. Shirokikh, V. B. Martynenko // Arctoa. – 2013. – Vol. 22. – P. 41–50.

Baldwin, B. G. Phylogenetic Utility of the Internal Transcribed Spasers of Nuclear Ribosomal DNA in Plants: An example from the Compositae / B. G. Baldwin // Molecular Phylogenetics and evolution. – 1992. – Vol. 1(1). – P. 3–16.

Bakalin, V. A. Bryophyte flora of the south Kuril Islands (East Asia) / V. A. Bakalin, V. Ya. Cherdantseva, M. S. Ignatov, E. A. Ignatova, T. I. Nyushko // Arctoa. – 2009. – Vol. 18. – P. 69–114.

Bellolio-Trucco, G. A taxonomic study of the moss genus *Dicranum* (Dicranaceae) in Ontario and Quebec / G. Bellolio-Trucco, R. R. Ireland // Canadian Journal of Botany. – 1990. – Vol. 68. – P. 867–909.

Bisang, I. Reproductive Effort and Cost of Sexual Reproduction in Female *Dicranum polysetum* / I. Bisang, J. Ehrlén // The Bryologist. – 2002. – Vol. 105(3). – P. 384–397.

Blockeel, T. L. New national and regional bryophyte records, 16 / T.L. Blockeel, H-ur-R. Afridi, V. A. Bakalin [et al.] // Journal of Bryology. – 2007. – Vol. 29, No. 3. – P. 198–204.

Brotherus, V. F. Die Laubmoose Fennoskandias / V. F. Brotherus. – Helsingfors Centraltryckeri och Bokbinderi Aktiebolag, 1923. – 635 p.

Brotherus, V. F. Musci (Laubmoose) 1. Hälfte. 10. Spezieller Teil / V. F. Brotherus // Die Natürlichen Pflanzenfamilien / H.G.A. Engler, K. Prantl, eds. – Berlin : Duncker & Humblot, 1924. – 478 p.

Brotherus, V. F. Musci Lapponiae Kolaënsis / V.F. Brotherus, Th. Saelan // Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica. – 1890. – Vol. 6(4). – P. 1–100.

Brotherus, V. F. Musci. Teil IV / V. F. Brotherus // Symbolae Sinicae : Botanische Ergebnisse der Expedition der Akademie der Wissenschaften in Wien nach Südwest-China 1914/1918 / edited by Heinrich Handel-Mazzetti. – Vien : Verlag von Julius Springer, 1929. – 153 p.

Brown, R. On New Zealand Musci: Notes on the Genus *Dicranum*, with description of New Species, including Some Doubtful Species of Blindia / R. Brown // Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute 1896. – 1987. – Vol. XXIX. – P. 451–465

Bruch, P. Bryologia Europaea / P. Bruch, W. P. Schimper, W. T. Gümbel. – Stuttgartiae : E. Schweizerbart, 1836–1855. – 6 vols.

Bruch, P. Fasc. 37–40. Dicranaceae. *Dicranum* / P. Bruch, W. P. Schimper // Bryologia Europaea seu Genera Muscorum Europaeorum / P. Bruch, W. P. Schimper, W. T. Gümbel. – Stuttgartiae : E. Schweizerbart, 1847. – Vol. 1. – P. 1–44.

Buck, W. R. Testing morphological concepts of orders of pleurocarpous mosses (Bryophyta) using phylogenetic reconstructions based on TRNL-TRNF and RPS4 sequences / W. R. Buck, B. Goffinet, A. J. Shaw // Mol. Phylogenet. Evol. – 2000. – Vol. 16(2). – P. 180–198.

Callaghan, D. A. Status and ecology of the boreal moss *Dicranum undulatum* Schrad. ex Brid. at its last location in southern Britain / D. A. Callaghan // Journal of Bryology. – 2020. – Vol. 42, No. 2. – P. 143–151.

Cardot, J. Mousses Nouvelles du Japon et de Corée / J. Cardot // Bulletin de L'Herbier Boissier. – 1907. – Tome VII. № 9. – P. 709–717.

Flora Briofítica Ibérica. Vol. 3. Dicranales / coord. J. Guerra. – Murcia : Universidad de Murcia, 2015. – 328 p.

Cherdantseva, V. Ya. New moss records from Primorsky Territory. 1 / V. Ya. Cherdantseva, M. S. Ignatov, E. A. Ignatova // Arctoa. – 2006. – Vol. 15. – P. 263.

Corley, M. F. V. Mosses of Europe and the Azores; an annotated list of species, with the synonyms from the recent literature / M. F. V. Corley, A. C. Crundwell, R. Düll, M. O. Hill, A. J. E. Smith // Journal of bryology. – 1981. – Vol. 11(4). – P. 609–689.

Corley, M. F. V. The habitat range of *Dicranum leioneuron* Kindb. / M. F. V. Corley // Journal of Bryology. – 1991. – Vol. 16, No. 3. – P. 485–486.

Crosby, M. R. A Checklist of the Mosses / M. R. Crosby, R. E. Magill, B. H. Allen, S. He. – St. Louis : Missouri Botanical Garden, 1999. – 320 p.

Crum, H. Mosses of Eastern North America / H. Crum, L.E. Anderson. – New York : Columbia University Press, 1981. – Vol. 1. – 663 p.

Crum, H. Mosses of the Great Lakes Forest / H. Crum. – Michigan : Ann Arbor, 1983. – 417 p.

Czernyadjeva, I. V. Contribution to the mosses and liverworts of Yuzhny, Vaygach and Matveev islands (Barents Sea, European Russian Arctic) / I. V. Czernyadjeva, A. D. Potenkin, A. A. Vilnet // Novosti sistematiki nizshikh rastenii. – 2023. – Vol. 57(2). – B39–71.

Donskov, D. G. On the leaf fragility in *Dicranum* (Dicranaceae, Bryophyta) / D. G. Donskov // Arctoa. – 2011. – Vol. 20. – P. 99–105.

Doyle, J. J. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue / J. J. Doyle, J. L. Doyle // Phytochemical Bulletin. – 1987. – Vol. 19. – P. 11–15.

Doyle, J. J. Gene trees and species trees: molecular systematics as one-character taxonomy / J.J. Doyle // Systematic Botany. – 1992. – Vol. 17, No. 1. – P. 144–163.

Duby, J. E. Aug. Pyrami de Candolle Botanicon Gallicum; seu Synopsis plantarum in Flora gallica descriptarum / J. E. Duby. — Editio secunda. — Paris : Ve Desray, 1830. — Pars secunda : plantas cellulares continens. — 1068 p.

Eddy, A. A Handbook of Malesian Mosses. Vol. 1. Sphagnales to Dicranales / A. Eddy. – London : British Museum (Natural History), 1988. – 204 p.

Ellis, L. T. New national and regional bryophyte records, 58 / L. T. Ellis, O. M. Afonina, G. Ya. Doroshina [et al.] // Journal of Bryology. – 2019a. – Vol. 41, no. 1. – P. 63–84.

Ellis, L. T. New national and regional bryophyte records, 61 / L.T. Ellis, O. M. Afonina, I.V. Czernyadjeva [et al.] // Journal of Bryology. – 2019b. – Vol. 41, No. 4. – P. 364–384.

Ellis, L. T. New national and regional bryophyte records, 76 / L. T. Ellis, O. M. Afonina, M. Alatas [et al.] // Journal of Bryology. – 2024. – Vol. 46, No 1. – P. 51–74.

Ellis, L. T. New national and regional bryophyte records, 79 / L. T. Ellis, M. Alataş, Sk. N. Ali [et al.] // Journal of Bryology. – 2025. – Vol. 46, No. 4. – P. 295–318.

Engelmark, T.-B. *Dicranum dispersum* spec. nov. (Dicranaceae: Bryopsida: Bryophyta) / T.-B. Engelmark // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A, Biologie. – 1999. – No. 592. – P. 1–8.

Erata, H. Three remarkable Bryophyte species new to Turkey and South-west Asia / H. Erata // Biologia. – 2022. – Vol. 77. – P. 2819–2827.

Fedosov, V. E. Integrative floristics: a modern approach to biodiversity surveys in the molecular era, as applied to an expedition to the Khamar-Daban range, southern Siberia, Russia / V. E. Fedosov, O. M. Afonina, M. S. Ignatov [et al.] // Journal of Bryology. – 2022. – Vol. 44, No. 2. – P. 107–133.

Fedosov, V. E. Moss flora of Bering Island (Commander Islands, North Pacific) / V. E. Fedosov, E. A. Ignatova, M. S. Ignatov, A. I. Maksimov, V. I. Zolotov // Arctoa. – 2012. – Vol. 21. – P. 133–164.

Fedosov, V. E. Overlooked and misunderstood: A morpho-molecular revision of Ditrichaceae s.str. (Dicranidae, Bryophyta), with a focus on the Holarctic species of

Ditrichum / V. Fedosov, A. Fedorova, E. Ignatova, J. C. Brinda, J. Kučera // Taxon. – 2025. – Vol. 74, no. 2. – P. 223–259.

Fedosov, V. E. The moss flora of Kostin and Balkhach Mts. (Sredinnyj Kamchatsky Range, Russian Far East) // Arctoa. – 2010. – Vol. 19. – P. 253–258.

Fedosov, V. E. Unity in diversity: phylogeny of Rhabdoweisiaceae (Dicranales, Bryophyta) / V. E. Fedosov, A.V. Fedorova, J. Larraín, M. B. Santos, M. Stech, J. Kučera, J. C. Brinda, D. Ya. Tubanova, M. Konrat, E. A. Ignatova, M. S. Ignatov // *Botanical Journal of the Linnean Society.* – 2021. – Vol. 195, Issue 4. – P. 545–567.

Flora of North America [Электронный ресурс]. – Режим доступа: https://www.mobot.org/plantscience/bfna/SUMMARY.htm (дата обращения: 07.08.2026).

Frahm, J.-P. Bryophyte flora of the Huon Peninsula, Papua New Guinea. IX. Atractylocarpus, Bryohumbertia, Campylopodium and Campylopus (Dicranaceae, Musci) / J.-P. Frahm, M. Giese, M. Padberg, T. Koponen, D. H. Norris // Acta Botanica Fennica. – 1985. – Vol. 133. – P. 63–88.

Frahm, J.-P. A type catalogue of Campylopodioideae and Paraleucobryoideae (Musci, Dicranaceae). Part II, *Campylopus* / J.-P. Frahm // Tropical Bryology. – 1999. – Vol. 16. – P. 17–102.

Frahm, J.-P. Type revision of European mosses. 2. *Atractylocarpus*, *Campylopus* and *Paraleucobryum* / J.-P. Frahm, P. Isoviita // Lindbergia. – 1988. – Vol. 14. – P. 89–96.

Frahm, J.-P. Moosflora / J.-P. Frahm, W. Frey. – 3. Aufl. – Stuttgart : Ulmer, 1992. – 528 p.

Frahm, J.-P. Problems of infrageneric classification in *Campylopus* / J.-P. Frahm // Nova Hedwigia Beih. – 1982. – Vol. 71. – P. 219–224.

Frahm, J.-P. Revision der Gattung *Amphidium* (Musci, Dicranaceae) / J.-P. Frahm, T. Klöcker, R. Schmidt, C. Schröter // Bryophyte Diversity and Evolution. – 2000b. – Vol. 18. – P. 172–184.

Frahm, J.-P. Revision der Gattung *Rhabdoweisia* (Musci, Dicranaceae) / J.-P. Frahm, J. Ahmed, M. Hagen, M. Peles // Tropical Bryology. – 2000a. – Vol. 18. – P. 161–171.

Frahm, J.-P. The Dicranaceae, Rhabdoweisiaceae and Leucobryaceae of Uganda / J.-P. Frahm // Archive for Bryology. – Bonn : Arbeitsgruppe Bryologie, Universität Bonn, 2012. – Vol. 125. – P. 1–18.

Gama, R. A morpho-molecular revision of *Leucoloma* (Dicranaceae, Bryophyta) in Brazil / R. Gama, M. Stech, A. Schäfer-Verwimp, D. F. Peralta // Nova Hedwigia. – 2015. – Vol. 100, No. 3–4. – P. 319–332.

Gao, C. A synopsis of Chinese *Dicranum* (Dicranaceae, Musci) / C. Gao, T. Cao // Bryobrothera. – 1992b. – Vol. 1. – P. 215–220.

Gao, C. Flora Bryophytorum Sinicorum. Vol. 1. Sphagnales, Andreaeales, Archidiales, Dicranales / C. Gao. – Beijing : Science Press, 1994. – 368 p.

Gao, C. Moss Flora of China. Vol. 1. Sphagnaceae – Leucobryaceae / Chien Gao, M. R. Crosby, S. He. – Beijing ; St. Louis : Science Press & Missouri Botanical Garden, 1999. – 273 p.

Geheeb, A. Beitrag zur Moosflora des westlichen Sibiriens / A. Geheeb // Flora. – 1879. – Vol. 62, no. 30. – P. 471–480.

GenBank [Электронный ресурс]. – Режим доступа: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank (дата обращения: 19.08.2026).

Glime, J. M. Sexual strategies. Chapter 3. / J. M. Glime, I. Bisang // Bryophyte Ecology. Vol. 1, Physiological Ecology / ed. by J. M. Glime. – Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists, 2017. – https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1/2/

Goffinet, B. Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta / B. Goffinet, W. R. Buck, A. J. Shaw // Bryophyte Biology / ed. by B. Goffinet, A. J. Shaw. – 2nd ed. – Cambridge : Cambridge University Press, 2008. – P. 55–138.

Goffinet, B. The Bryophyta (Mosses): Systematic and Evolutionary Inferences from an rps4 Gene (cpDNA) Phylogeny / B. Goffinet, C.J. Cox, J.A. Shaw, T.A.J. Hedderson // Annals of Botany. – 2001. – Vol. 87. – P. 191–208.

Goloboff, P. A. NONA: A Tree searching Program / P. A. Goloboff // Program and documentation. – Argentina, Tucumán, published by the autor. – 1994.

Goloboff, P. A. TNT: a free program for phylogenetic analysis / P. A. Goloboff, J. S. Farris, K. C. Nixon // Cladistics. – 2000. – Vol. 16. – P. 539–546.

Gradstein, S. R. Guide to the Bryophytes of Tropical America / S. R. Gradstein, S. P. Churchill, N. Salazar-Allen. – New York : The New York Botanical Garden Press, 2001. – 577 p.

Grundwell, A. C. Rhizoids and moss taxonomy / A. C. Grundwell // Bryophyte Systematics : proceedings of an international symposium held at the University College of North Wales, Bangor / edited by G. C. S. Clarke and J. G. Duckett. — London ; New York : Academic Press, 1979. — P. 347-363.

Hagen, I. Forarbejder tile n norsk løvmosflora. XX. Dicranaceae / I. Hagen // Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter. – 1915. – No. 1. – P. 1–192.

Hall, T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT / T. A. Hall // Nucleic Acids Symposium Series. – 1999. – No. 41. – P. 95–98.

Hallingbäck, T. Bladmossor: Sköldmossor – Blämossor (Bryophyta: Buxbaumia – Leucobryum) / T. Hallingbäck, L. Hedenäs, H. Weibull [et al.] // ArtDatabanken. – Uppsala : SLU, 2006. – 416 p.

Hartman, C.J. Handbok i Skandinaviens Flora, Femte Upplagan / C.J. Hartman. – Stockholm : Zacharias Haejjström, 1849. – 503 p.

Hedderson, T. A. Phylogenetic Relationships of Haplolepideous Mosses (Dicranidae) Inferred from *rps4* Gene Sequences / T. A. Hedderson, D. J. Murray, C. J. Cox, T. L. Nowell // Systematic Botany. – 2004. – Vol. 29, No. 1. – P. 29–41.

Hedderson, T.A. Phylogenetic relationships of the Wardiaceae (Musci); Evidence from 18s rRNA and rps4 Gene Sequences / T.A. Hedderson, J. Cymon, C.J. Cox, J.G. Gibbings // The Bryologist. – 1999. – Vol. 102, No. 1. – P. 26–31.

Hedenäs, L. Are morphology and environment correlated with the male dwarfism in pleurocarpos mosses? / L. Hedenäs, I. Bisang // Arctoa. – 2015. – Vol. 24 (2). – 362–374.

Hedenäs, L. Key to European *Dicranum* species / L. Hedenäs, I. Bisang // Herzogia. – 2004. – Vol. 17. – P. 179–197.

Hedenäs, L. Morphological and anatomical features associated with epiphytism among the pleurocarpous mosses – one basis for further research on adaptations and their evolution / L. Hedenäs // Journal of Bryology. – 2012. – Vol. 34, no. 2. – P. 79–100.

Hedenäs, L. On the frequency of northern and mountain genetic variants of widespread species: essential biodiversity information in a warmer world / L. Hedenäs // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2019. – Vol. 191, No. 4. – P. 440–474.

Hedenäs, L. Variation in *Dicranum majus* in central, western and northern Europe / L. Hedenäs, I. Bisang, M. Lüth, N. Schnyder // Journal of Bryology. – 2006. – Vol. 28. – P. 293–298.

Hedwig, J. Species Muscorum Frondosorum / J. Hedwig. – Lipsiae : Joannis Ambrosii Barthii, 1801. – 352 p.

Hegewald, E. *Holomitrium falcatum* Bartr. – a new synonym for *Orthodicranum flagellare* (Hedw.) Loeske / E. Hegewald // Miscellanea Bryologica et Lichenologica. – 1977. – Vol. 7. – P. 155–156.

Hill, M. O. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia / M. O. Hill, N. Bell, M. A. Bruggeman-Nannenga [et al.] // Journal of Bryology. – 2006. – Vol. 28, no. 3. – P. 198–267.

Hill, M. O. The geographical relationships of British and Irish bryophytes / M. O. Hill, C. D. Preston // Journal of Bryology. – 1998. – Vol. 20. – P. 127–226.

Hodgetts, N. A miniature world in decline: European Red List of Mosses, Liverworts and Hornworts / N. Hodgetts, M. Calix, E. Englefield [et al.]. – Brussels : IUCN, 2019. – 88 p.

Hodgetts, N.G. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus / N.G. Hodgetts, L. Söderström, T.L. Blockeel, [et al.] // Journal of Bryology. – 2020. – Vol. 42, no. 1. – P. 1–116. – DOI: 10.1080/03736687.2019.1694329.

Holzinger, J. M. Dr. Brotherus' Treatment of *Dicranum* / J. M. Holzinger // The Bryologist. – Vol. 28, No. 2. – P. 22

Hooker, W. J. Musci Exotici 2 / W. J. Hooker. – London : Longman, 1820. – P. 97–176.

Huang, W.-Z. A synopsis of *Dicranum* Hedw. (Dicranaceae, Bryophyta) in China, with special references to four species newly reported and re-evaluation of *Dicranum psathyrum* Klazenga / W.-Z. Huang, C. Shen, H. Xu [et al.] // Plants. – 2024a. – Vol. 13, No. 13. – P. 1759.

Huang, W.-Z. *Dicranum hengduanensis* (Dicranaceae, Bryophyta), a new species with fragile leaves from the Hengduan Mountains in China / W.-Z. Huang, H. Xu, X.-Y. Ma, R.-L. Zhu // The Bryologist. – 2023. – Vol. 126, No. 2. – P. 226–235.

Huang, W.-Z. *Dicranum motuoense* (Bryophyta): A New Taxon from China, with Special References to Its Complete Organelle Genomes / W.-Z. Huang, X.-Y. Ma, D.Y. Tubanova, O.D. Dugarova, F.-Y. Zhang, J. Hu, R.-L. Zhu, Y.-H. Wu // Plants. – 2025. – Vol. 14, Issue 5. – Art. 650.

Huang, W.-Z. *Dicranum nepalense* (Dicranaceae, Dicranales), a new species with fragile leaves from Nepal Himalayas / W.-Z. Huang, T.-X. Zheng, Y.-H. Wu, M.-J. Yu // Phytotaxa. – 2024c. – Vol. 666, No. 1. – P. 51–58.

Huang, W.-Z. *Dicranum shennongjiaense* W.Z.Huang & R.L.Zhu (Dicranaceae, Bryophyta), a new species from Central China supported by morphological and molecular evidence / W.-Z. Huang, Sh.-G. Tong, R.-L. Zhu // Journal of Bryology. – 2024b. – Vol. 46, No. 1. – P. 1–15.

Huang, W.-Z. Erratum: *Dicranum nepalense* (Dicranaceae, Dicranales), a new species with fragile leaves from Nepal Himalayas / W.-Z. Huang, T.-X. Zheng, Y.-H. Wu, M.-J. Yu // Phytotaxa. – 2024d. – Vol. 672, No. 1. – P. 126.

Huang, W.-Z. Morphological and molecular evidence confirm *Dicranum acutifolium* and *D. pacificum* (Dicranaceae, Dicranales) new to China / W.-Z. Huang, Y.-S. Liu, D. Y. Tubanova [et al.] // Nova Hedwigia. — 2026. — DOI 10.1127/nova_hedwigia/2026/108243.

Huttunen, S. Phylogeny and evolution of epiphytism in the three moss families Meteoriaceae, Brachytheciaceae, and Lembophyllaceae / S. Huttunen, M. S. Ignatov, K. F. Müller, D. Quandt // Molecular Systematics of Bryophytes / ed. by B. Goffinet, V. C.

Hollowell, R. E. Magill. – St. Louis : Missouri Botanical Garden Press, 2004. – P. 328–364.

Ignatov, M. S. Check-list of mosses of East Europe and North Asia / M. S. Ignatov, O. M. Afonina, E. A. Ignatova [et al.] // Arctoa. – 2006. – Vol. 15. – P. 1–130.

Ignatov, M. S. Check-list of mosses of the former USSR / M. S. Ignatov, O. M. Afonina (eds.) // Arctoa. – 1992. – Vol. 1, No. 1–2. – P. 1–85.

Ignatov, M. S. Moss flora of Gunib area in Dagestan, the Eastern Caucasus / M. S., V. E. Fedosov, E. A. Ignatova, G. Ya. Doroshina, V. I. Zolotov // Arctoa. – 2010. – Vol. 19. – P. 87–96.

Ignatov, M. S. Bryophytes of St Helena, South Atlantic Ocean. 3. Sainthelenia, A New Genus of Brachytheciaceae (Bryophyta) / M. S. Ignatov, M. J. Wigginton, o. I. Kuznetzova, S. Hutunen // Arctoa. – 2008. – Vol. 17. – P. 91–100.

Ignatova, E. A. Species of *Dicranum* (Dicranaceae, Bryophyta) with fragile leaves in Russia / E. A. Ignatova, V. E. Fedosov // Arctoa. – 2008. – Vol. 17. – P. 63–84.

Ignatova, E. A. When the plant size matters: a new semi-cryptic species of *Dicranum* from Russia / E. A. Ignatova, D. Ya. Tubanova, O. D. Tumurova, D. V. Goryunov, O. I. Kuznetsova // Arctoa. – 2015. – Vol. 24. – P. 471–488.

Infante, M.T *Dicranum viride* (Sull. et Lesq.) Lindb. en el Pirineo español. Hábitat, población y estado de conservación / M. Infante, P. Heras, A. Untereiner // Cryptogamie, Bryologie. – 2012. – Vol. 33, No. 1. – P. 65–73.

Ireland, R. R. *Dicranum* / R. R. Ireland // Moss Flora of the Pacific Northwest / E. Lawton. – Nichinan : Hattori Botanical Laboratory, 1971. – P. 72–81.

Ireland, R. R. *Dicranum* Hedw. / R. R. Ireland // Flora of North America. 27. Bryophyta, part 1. – New-York – Oxford : Oxford University Press, 2007. — P. 397–420.

Ireland, R. R. *Dicranum* Hedw. / R. R. Ireland // Moss Flora of Mexico / A. J. Sharp, H. Crum, P. M. Eckel (eds.). – New York : New York Botanical Garden, 1994. – Vol. 1. – P. 161–167.

Ireland, R. R. Moss flora of the Maritime Provinces / R. R. Ireland // National Museum of Canada Publications in Botany. – 1982. – No. 13. – 738 p.

Iwatsuki, Z. Catalogue of the Mosses of Japan / Z. Iwatsuki. – Nichinan : Hattori Botanical Laboratory, 1991. – 182 p.

Jensen, C. O. E. Skandinaviens Bladmossflora / C. O. E. Jensen. – København : E. Munksgaard, 1939. – 535 p.

Kiebacher, T. Morphological, genetic and ecological divergence in near-cryptic bryophyte species widespread in the Holarctic: the *Dicranum acutifolium* complex (Dicranales) revisited in the Alps / T. Kiebacher, P. Szövényi // Journal of Plant Research. – 2024. – Vol. 137. – P. 561–574.

Kim, W. An updated list of mosses of Korea / W. Kim, M. Higuchi, T. Yamagichi // Journal of Species Research. – 2020. – Vol. 9(4). – P. 377–412.

Kindberg, N. C. Species of European and Northamerican Bryineæ (Mosses). Part. 2. Acrocarpous / N.C. Kindberg. – Linköping : Linköpings Lithografiska Aktiebolag, 1897. – P. 186–202.

Kindberg, N.C. Gatt. 56. *Dicranum* Hedw. / N.C. Kindberg // Die Arten der Laubmoose (Bryineae) Schwedens und Norwegens. – Bihang till Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. – 1883. – Vol. 7, no. 9. – P. 89–94.

Klazenga, N. A revision of the Australasian species of *Dicranoloma* (Bryophyta, Dicranaceae) / N. Klazenga // Australian Systematic Botany. – 2003. – Vol. 16, No. 4. – P. 427–471.

Klazenga, N. A revision of the Malesian species of *Dicranoloma* (Dicranaceae, Musci) / N. Klazenga // Journal of the Hattori Botanical Laboratory. – 1999. – Vol. 87. – P. 1–130.

Klazenga, N. *Dicranoloma steenisii* (Musci: Dicranaceae), a new species from Papua New Guinea / N. Klazenga // Blumea. – 1996. – Vol. 41. – P. 11–15.

Klazenga, N. Proposal to conserve *Dicranoloma* nom. cons. (Dicranaceae, Bryophyta) against an additional name, *Braunfelsia* / N. Klazenga // Taxon. – 2006. – Vol. 55 (4). – P. 1027–1052.

Klazenga, N. Proposal to conserve the name *Dicranoloma* against *Megalostylium* (Dicranaceae, Bryophyta) / N. Klazenga // Taxon. –2004. – Vol. 53 (1). – P. 196–197.

Klink, J. M. A. Assessing gene flow between *Dicranum scoparium* Hedw. and *D. bonjeanii* De Not. (Dicranaceae) using single nucleotide polymorphisms (SNPs) / J. M. A. Klink, N. Cronberg, A. S. Lang, M. Stech // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2025. – Vol. 208, No. 4. – P. 402–411.

Konstantinova, N. A. Jubula hutchinsiae subsps. Caucasica subsp. nov. (Jubulaceae, Marchantiaphyta) – a new taxon from the Western Caucasus / N. A. Konstantinova, A. A. Vilnet // Arctoa. – 2011. – Vol. 20. – P. 227–238.

Konstantinova, N. A. Molecular phylogenetic study of the genus Isopaches with description of a new species from South America / N. A. Konstantinova, A. A. Vilnet, Yu. S. Mamontov // Arctoa. – 2025. – Vol. 34. – P. 152–164.

Koponen, T. Generic revision of Mniaceae Mitt. (Bryophyta) / T. Koponen // Annales Botanici Fennici. – 1968. – Vol. 5. – P. 117–151.

Kremer, B. P. Flechten, Moose, Farne / B. P. Kremer, H. Muhle. – München : Mosaik Verlag GmbH, 1991. – 287 p.

La Farge, C. *Leucoloma* I: A Revision of Subgenus *Leucoloma* (Dicranaceae, Bryopsida) in Africa and Madagascar / C. La Farge // The Bryologist. – 2002a. – Vol. 105, No. 4. – P. 509–590.

La Farge, C. *Leucoloma* II: A Revision of *Leucoloma* series *Holomitrioidea* (Dicranaceae) / C. La Farge // The Bryologist. – 2002b. – Vol. 105, No. 4. – P. 591–605.

La Farge, C. *Leucoloma* III: a species synopsis: typifications, synonymy, and excluded names / C. La Farge // The Bryologist. – 2002c. – Vol. 105, No. 4. – P. 606–624.

La Farge, C. Phylogenetic relationships within the Haplolepideous Mosses / C. La Farge, B.D. Mishler, J.A. Wheeler, D.P. Wall, K. Johannes, S. Schaffer, A.J. Shaw // The Bryologist. – 2000. – Vol. 103, No. 2. – P. 257–276.

La Farge, C. The circumscription of the Dicranaceae (Bryopsida) based on the chloroplast regions *trnL–trnF* and *rps4* / C. La Farge, A. J. Shaw, D. H. Vitt // Systematic Botany. – 2002. – Vol. 27, No. 3. – P. 435–452.

La Farge-England, C. The infrageneric phylogeny, classification and phytogeography of *Leucoloma* Brid. (Dicranaceae, Bryopsida) / C. La Farge-England // The Bryologist. – 1998. – Vol. 101, No. 2. – P. 181–220.

Lang, A. New chloroplast primers for intraspecific variation in *Dicranum scoparium* Hedw. (Dicranaceae) and amplification success in other bryophyte species / A. Lang, Y. Naciri // Molecular Ecology Resources. – 2010. – Vol. 10, No. 4. – P. 735–737.

Lang, A. S. Species delimitations in the *Dicranum acutifolium* complex (Dicranaceae, Bryophyta) using molecular markers / A. S. Lang, D. Tubanova, M. Stech // Journal of Bryology. – 2014a. – Vol. 36, No. 4. – P. 279–290.

Lang, A.S. DNA barcoding of Arctic bryophytes: an example from the moss genus *Dicranum* (Dicranaceae, Bryophyta) / A.S. Lang, J.D. Kruijer, M. Stech // Polar Biology. – 2014b. – Vol. 37. – P. 1157–1169.

Lang, A.S. Phylogeny and species delimitations in European *Dicranum* (Dicranaceae, Bryophita) inferred from nuclear and plastid DNA / A.S. Lang, G. Bocksberger, M. Stech // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2015. – Vol. 92. – P. 217–225.

Lang, A.S. What's in a name? Disentangling the *Dicranum scoparium* Species Complex (Dicranaceae, Bryophyta) / A.S. Lang, M. Stech // Systematic Botany. – 2014. – Vol. 39, No. 2. – P. 369–379.

Lapshina, E. Yu. The mosses of the Khulga River Basin (Subpolar Urals, Khanty-Mansi Autonomous Area – Yugra) / E. Yu. Lapshina, E. A. Ignatova, M. S. Ignatov, G. N. Ganasevich, Yu. V. Skuchas // Novosti sistematiki nizshikh rastenii. – 2020. – Vol. 54(1). – P. 211–241.

Lawton, E. Moss Flora of the Pacific Northwest / E. Lawton. – Nichinan : Hattori Botanical Laboratory, 1971. – 362 p.

Limpricht, K. G. Gattung *Dicranum* in Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz / K. G. Limpricht // Dr. L. Rabenhorst’s Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz / herausgegeben von L. Rabenhorst. – 2. Aufl. – Leipzig : Verlag von Eduard Kummer, 1890. – Vol. 4. – P. 333–378.

Lindberg, S. O. Musci Asiae borealis. 2 / S. O. Lindberg, H. W. Arnell // Kongliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. – 1890. – Vol. 23. – P. 1–163.

Loeske, L. *Ortodicranum allorgei* J.J. Amann et Loske, nov. spec. / L. Loeske // Revue Bryologique, nouvelle série. – 1929. – Vol. 2(2) – P. 93–95.

Loeske, L. Studien zur vergleichenden Morphologie und phylogenetischen Systematik der Laubmoose / L. Loeske. – Berlin : Max Lande, 1910. – 224 p.

Long, D. G. The Bryophytes of the Wallich Herbarium and Catalogue / D. G. Long // Acta Bryolichenologica Asiatica. – 2022. – Vol. 11. – P. 9–104.

Lüth, M. *Dicranum transsylvanicum* (Musci, Dicranaceae), a new species from Romania / M. Lüth // Cryptogamie, Bryologie. – 2002. – Vol. 23, No. 1. – P. 17–21.

Macoun, J. Contributions to the bryology of Canada / J. Macoun // Bulletin of the Torrey Botanical Club. – 1889. – Vol. 16, no. 4. – P. 91–98.

Magill, R. E. Flora of Southern Africa: Bryophyta, Part 1: Mosses, Fascicle 1 Sphagnaceae – Grimmiaceae / R. E. Magill. – Botanical Research Institute, Department of Agriculture and Fisheries, 1981. – 278 p.

Märtensson, O. Bryophytes of the Torneträsk area, Northern Swedish Lappland. II. Musci / O. Märtensson. – Stockholm : Almqvist & Wiksells Boktryckeri, 1956. – Vol. 14. – P. 321.

Mitten, W. Musci Indiae Orientalis, an enumeration of the mosses of the East Indies / W. Mitten. – Journal of the proceedings of the Linnean Society. Botany. – 1859. – Vol. 1. – P. 1–171

Mitten, W. On the species of Musci and Hepaticae recorded from Japan / W. Mitten // Transactions of the Linnean Society of London, 2nd series: Botany. – 1891. – Vol. 3. – P. 153–206.

Mönkemeyer, W. Die Laubmoose Europas – The Mosses of Europe / W. Mönkemeyer // Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. – 2nd ed. – Leipzig : Akademische Verlagsgesellschaft, 1927. – Vol. 4, Ergänzungsband. – P. 1–960.

Moss Flora of China [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://legacy.tropicos.org/RankBrowser.aspx?letter=1&ranklevel=family&projectid=22 (дата обращения: 07.08.2026).

Müller, C. Synopsis Muscorum Frondosorum omnium hucusque Cognitorum / C. Müller. – Berolini : Subtipus Alb. Foerstner, 1849. – 812 p.

Müller, P. A review of the Paraleucobryoideae (Dicranaceae) / P. Müller, J.-P. Frahm // Nova Hedwigia. – 1987. – Vol. 45. – P. 283–314.

Murray, M. G. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA / M. G. Murray, W. F. Thompson // Nucleic Acids Research. – 1980. – Vol. 8, No. 19. – P. 4321–4325.

Németh, C. Adatok a *Dicranum tauricum* Sapjegin hazai elterjedéséhez / C. Németh // Flora Pannonica – 2009. – Vol. 7. – P. 51–55.

Nixon, K. C. Winclada (BETA) ver. 0.9.9 / K. C. Nixon. – available at http://www.cladistics.com/about_winc.html.

Noguchi, A. Illustrated Moss Flora of Japan. Part 2 / A. Noguchi, Z. Iwatsuki. – Nichinan : Hattori Botanical Laboratory, 1988. – P. 243–491.

Noguchi, A. Notulae Bryologicae IV / A. Noguchi // The Journal of the Hattori Botanical Laboratory. – 1952. – Vol. 8. – P. 18–20.

Noguchi, A. Illustrated Moss Flora of Japan. Part 1 / A. Noguchi, Z. Iwatsuki. – Nichinan : Hattori Botanical Laboratory, 1987. – 242 p.

Norris, D. H. Bryophyte flora of the Huon Peninsula, Papua New Guinea. XXXV. Dicranaceae and Dicnemonaceae (Musci) / D. H. Norris, T. Koponen // Acta Botanica Fennica. – 1990. – Vol. 139. – P. 1–64.

Norris, D.H. Typification of *Dicranoloma* Ren., a small genus of mosses from northern Australia and New Caledonia / D.H. Norris, T. Koponen // Acta Bryolichenologica Asiatica. – 1989. – Vol. 1. – P. 1 – 4.

Nyholm, E. Bryologiska notiser / E. Nyholm // Botaniska Notiser. – 1953. – Vol. 106, no. 3. – P. 290–300.

Nyholm, E. Illustrated Flora of Nordic Mosses. Fasc. 1. Fissidentaceae – Seligeriaceae / E. Nyholm. – Copenhagen : Nordic Bryological Society, 1986. – 72 p.

Ochyra, R. Census catalogue of Polish mosses / R. Ochyra, J. Żarnowiec, H. Bednarek-Ochyra // Biodiversity of Poland. – 2003. – Vol. 3. – 372 p.

Ochyra, R. Three correct moss names: *Dicranum bergeri, Mielichhoferia mielichhoferiana, Platydictya jungermannioides* / R. Ochyra // Journal of Bryology. – 1984. – Vol. 13(2). – P. 293–294.

Otnyukova, T. N. *Dicranum nipponense* new to Russia / T. N. Otnyukova // Arctoa. – 2001. – Vol. 10. – P. 71–74.

Otnyukova, T. N. *Dicranum orientale* (Dicranaceae, Musci) – a synonym of *D. dispersum* Engelmark / T. N. Otnyukova, R. Ochyra // Arctoa. – 2003. – Vol. 12. – P. 31–34.

Otnyukova, T. N. *Dicranum orientale* Otnyukova sp. nov. (Dicranaceae, Musci) from East Sayan Mountains (Siberia) / T. N. Otnyukova // Arctoa. – 2000. – Vol. 9. – P. 81–86.

Otnyukova, T. N. *Dicranum pseudacutifolium* Otnyukova sp. nov. (Dicranaceae, Musci) from the Sayan Mountains (Siberia) / T. N. Otnyukova // Arctoa. – 2007. – Vol. 16. – P. 141–148.

Otnyukova, T. N. Notes on *Dicranum* (Dicranaceae, Musci) in Russia. 1. *Dicranum nipponense* found in Far East // Arctoa. — 2001. — Vol. 10. — P. 157–160.

Péterfi, M. A Hunyadmegye lombosmohai / M. Péterfi // Hunyadmegyei Történelmi és Régésezeti Társulat Évkönyye. – 1904. – Vol. 14. – P. 73–116.

Peterson, W. A revision of the genera *Dicranum* and *Orthodicranum* (Musci) in North America north of Mexico : Ph.D. Thesis / Wulber Peterson. – Edmonton : University of Alberta, 1979. – 453 p.

Peterson, W. *Dicranum ontariense* Peterson: a new name for a North American endemic moss / W. Peterson // Canadian Journal of Botany. – 1977. – Vol. 55. – P. 986–991.

Pichonet, A. Male dwarfism in the genus Dicranum (Dicranaceae) – a review / A. Pichonet, R. Gradstein // Cryptogamie, Bryologie. – 2012. – Vol. 33(3). – P. 299–311.

Pisarenko, O. Yu. Mosses of the central part of Kuznetskiy Alatau (southern Siberia) / O. Yu. Pisarenko // Arctoa. – 2004. – Vol. 13. – P. 241–260.

Podpěra, J. Conspectus Muscorum Europaeorum / J. Podpěra. – Prague : Československé Akademie Věd, 1954. – 699 p.

Price, M. A New Species of *Holomitrium* (Musci: Dicranaceae) from South America, and Key to *Holomitrium* in the Northern and Central Andes of South America / M. Price // Novon. – 2002. – Vol. 12, No. 2. – 241–244.

Price, M. J. A lectotype for *Dicranum howelii* (Dicranaceae) / M. J. Price, E. Maier // Bryologist. – 2013. – Vol. 116 (3). – P. 281–285.

Price, M. J. *Dicranum scottianum* Turner (Dicranaceae): synonyms, a type and the correct author / M. J. Price, E. Maier, L. T. Ellis // Journal of Bryology. – 2019. – Vol. 41, No. 2. – P. 149–156.

Quandt, D. Molecular Evolution of the trnTUUG–trnFGAA region in Bryophytes / D. Quandt, M. Stech // Plant Biology. – 2004. – Vol. 6(5). – P. 545–554.

Redfearn, P.L. A newly updated and annotated checklist of Chinese mosses / P.L. Redfearn, B.C. Tan, S. He // Journal of the Hattori Botanical Laboratory. – 1996. – Vol. 79. – P. 163–357.

Renauld, F. Nouvelle classification des Leucoloma / F. Renauld // Revue Bryologique. – 1901. – Vol. 28(4). – P. – 66–70.

Robinson, H. A functional evolution of the Leucobryaceae // Tropical Bryology. – 1990. – Vol. 2. – P. 223–237.

Ronquist, F. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space / F. Ronquist, M. Teslenko, P. van der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. A. Suchard, J. P. Huelsenbeck // Systematic Biology. – 2012. – Vol. 61, No. 3. – P. 539–542.

Ronquist, F. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models / F. Ronquist, J. P. Huelsenbeck // Bioinformatics. – 2003. – Vol. 19, No. 12. – P. 1572–1574.

Roth, G. Die Europäischen Laubmoose / G. Roth. – Leipzig : Wilhelm Engelmann, 1904. – Vol. 1. – 544 p.

Sakurai, K. Beobachtungen über Japanische Moosflora. XVII. / K. Sakurai // Botanical Magazine, Tokio. – 1938. – Vol. 52(621). – P. 467–473.

Sakurai, K. Observations of the genus *Kiaeria*, *Paraleucobryum*, *Orthodicranum*, and *Dicranoloma* in Japan / K. Sakurai // Botanical Magazine, Tokyo. – 1952. – Vol. 65. – P. 251–256.

Schimper, W. P. Corollarium Bryologiae Europaeae / W. P. Schimper. – Stuttgartiae : E. Schweizerbart, 1856. – 140 p.

Schofield, W. B. Ecological significance of morphological characters in the moss gametophyte / W. B. Schofield // The Bryologist. – 1981. – Vol. 84, no. 2. – P. 149–165.

Schofield, W. B. Introduction to Bryology. – New York : Macmillan Publishing Company, 1985. – 431 p.

Sérgio, C. *Dicranum crassifolium* (Musci, Dicranaceae), a new species from southern Europe / C. Sérgio, R. Ochyra, A. Séneca // Fragmenta Floristica et Geobotanica. – 1995. – Vol. 40. – P. 203–214.

Skoupá, Z. Sporophyte records of the moss *Dicranum tauricum* Sapjegin in the Czech Republic / Z. Skoupá, J. Kučera, L. Fialová, V. Plášek // Acta Musei Silesiae, Scientiae Naturales. – 2016. – Vol. 65(1). – P. 83–87.

Smith, A. J. E. The Moss Flora of Britain and Ireland / A. J. E. Smith. – Cambridge : Cambridge University Press, 1978. – 706 p.

Smith, A. J. E. The Moss Flora of Britain and Ireland / A. J. E. Smith. – 2nd ed. – Cambridge : Cambridge University Press, 2004. – 1012 p.

Smith, J. E. Flora Britannica / J.E. Smith. – London : J. Davis, 1804. – Vol. III. – P. 1202.

Stebel, A. Range extension of *Dicranum tauricum* (Bryophyta, Dicranaceae) in Central-East Europe / A. Stebel, V. Virchenko, V. Plasek, R. Ochyra, H. Bednarek-Ochyra // Polish Botanical Journal. – 2012. – Vol. 57(1). – P. 119–128.

Stebel, A. Current distribution of the European threatened moss *Dicranum viride* (Bryophyta, Dicranaceae) in the Polish Carpathians / A. Stebel, B. Cykowska, J. Zarnowiec // Chronological Studies on Polish Carpathian Bryophytes ; A. Stebel, R. Ohyra (eds.) Sorus, Poznań, 2011. – P. 99–110.

Stebel, A. More stations of the moss *Dicranum viride* (Dicranaceae) in Poland / A. Stebel, S. Wierzcholska, G. Volčina // Fragmenta Floristica et Geobotanica. – 2018. – Vol. 25(1). – P. 147–151.

Stech, M. 20,000 species and five key markers: The status of molecular bryophyte phylogenetics / M. Stech, D. Quandt // Phytotaxa. – 2010. – Vol. 9. – P. 196–228.

Stech, M. A morpho-molecular classification of the mosses (Bryophyta) / M. Stech, W. Frey // Nova Hedwigia. – 2008. — Vol. 86, no. 1–2. – P. 1–21.

Stech, M. A reclassification of the Dicranaceae (Bryopsida) based on non-coding cp DNA sequence data / M. Stech // Journal of the Hattori Botanical Laboratory. – 1999. – Vol. 86. – P. 137–159.

Stech, M. Molecular relationships and divergence of palaeoaustral *Dicranoloma* species (Dicranaceae, Bryopsida). Studies in Austral Temperate Rain Forest Bryophytes 31 / M. Stech, T. Pfeiffer, W. Frey // Hattori Botanical Laboratory. – 2006. – No. 100. – P. 451–464.

Stech, M. Molecular species delimitation in the Racomitrium canescens Complex (Grimmiaceae) and implications for DNA Barcoding of Species Complexes in mosses / M. Stech, S. Veldman, J. Larraín, J. Muñoz, D. Quandt, K. Hassel // PLoS ONE. – 2013. – Vol. 8(1). – e53134

Subramanian, D. *Dicranum indicum* Hampe var. *lancifolia* Subramanian (Dicranaceae) – a new variety from the Western Ghats of India / D. Subramanian // Plant Archives. – 2016. – Vol. 16, No. 2. – P. 623–632.

Szűcs, P. Adatok a *Dicranum tauricum* Sapjegin hazai elterjedesehez II / P. Szűcs, C. Németh, P. Erzberger // Bot. Közlem. – 2013. – Vol. 100(1–2). – P. 147–154.

Taberlet, P. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA / P. Taberlet, L. Gielly, G. Pautou, J. Bouvet // Plant Molecular Biology. – 1991. – Vol. 17, No. 5. – P. 1105–1109.

Takaki, N. On the genus *Campylopodiella* Card. / N. Takaki // Miscellanea Bryologica et Lichenologica. – 1971. – Vol. 5 – P. 135–136.

Takaki, N. A revision of Japanese *Dicranum* / N. Takaki // Journal of the Hattori Botanical Laboratory. – 1964. – Vol. 27. – P. 73–123.

Takaki, N. A revision of Japanese *Dicranoloma*/ N. Takaki // Journal of the Hattori Botanical Laboratory. – 1966. – Vol. 29. – P. 214–222.

Takaki, N. Geographical distribution of Japanese *Dicranum* species in the northern hemisphere / N. Takaki // Journal of the Hattori Botanical Laboratory. – 1972. — No. 35. — P. 31–40.

Takaki, N. Notes on the genus *Brothera* C. Muell. / N. Takaki // Journal of the Hattori Botanical Laboratory. – 1968. – No. 31. – P. 283–292.

Takaki, N. Notes on the genus *Campylopodiella* Card. / N. Takaki // Journal of the Hattori Botanical Laboratory. – 1973. – No. 37. – P. 511–517.

Tan, B. C. *Dicranoloma* (Musci, Dicranaceae) in Southeast Asia, with special reference to the Philippine taxa / B. C. Tan, T. Koponen // Annales Botanici Fennici. – 1983. – Vol. 20. – P. 317–334.

The Phylogenetic Handbook. A Practical Approach to Phylogenetic Analysis and Hypothesis Testing / ed. by Ph. Lemey, M. Salemi, A.-M. Vandamme. – 2nd ed. – Cambridge : Cambridge University Press, 2009. – 723 p.

Trifinopoulos, J. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum-likelihood analyses / J. Trifinopoulos, L. T. Nguyen, A. von Haeseler, B.Q. Minh // Nucleic Acids Research. – 2016. – Vol. 33(W1). – W232–235.

Tubanova, D. Ya. A new species of *Dicranum* (Dicranaceae, Bryophyta) from Asiatic Russia / D. Ya. Tubanova, E. A. Ignatova // Arctoa. – 2011. – Vol. 20. – P. 183–190.

Tubanova, D. Ya. Bryophytes of Buryatia (Russia, East Siberia): History of Investigations and Preliminary Results / D. Ya. Tubanova, L. V. Bardunov, S. G. Kazanovsky // Chenia. – 2007. – Vol. 9. – P. 223–230.

Tubanova, D. Ya. *Dicranum baicalense* (Dicranaceae, Bryophyta), a new species from Russia / D. Ya. Tubanova, O. D. Dugarova // Arctoa. – 2022. – Vol. 31. – P. 145–154.

Tubanova, D. Ya. *Dicranum ignatovii* sp. nova (Dicranaceae, Bryophyta) from the Far East / D. Ya. Tubanova, V. E. Fedosov, O. D. Dugarova // Philippine Journal of Systematic Biology. – 2018. – Vol. 12, No. 1. – P. 37–44.

Tubanova, D. Ya. New moss records from China. 2 / D. Ya. Tubanova, N. K. Badmaeva // Arctoa. – 2012. – Vol. 21. – P. 275–300.

Tubanova, D. Ya. On *Dicranum elongatum* and *D. groenlandicum* in Russia / D. Ya. Tubanova, O. D. Tumurova, E. A. Ignatova // Arctoa. – 2016. – Vol. 25, No. 2. – P. 285–300.

Tubanova, D. Ya. On the sporophyte of *Dicranum ignatovii* (Dicranaceae, Bryophyta) / D. Ya. Tubanova, T. I. Koroteeva, E. A. Ignatova // Arctoa. – 2019. – Vol. 28, no. 2. – P. 167–170.

Tubanova, D. Ya. On the taxonomy of *Dicranum acutifolium* and *D. fuscescens* complexes (Dicranaceae, Bryophyta) in Russia / D. Ya. Tubanova, D. V. Goryunov, E. A. Ignatova, M. S. Ignatov // Arctoa. – 2010. – Vol. 19. – P. 151–164.

Tubanova, D.Ya. A new species of *Dicranum* (Dicranaceae, Bryophytha) from Asiatic Russia / D.Ya. Tubanova, E.A. Ignatova // Arctoa. – 2011. – Vol. 20. – P. 183–190.

Tubanova, D.Ya. *Dicranum afoninae* (Dicranaceae, Bryophyta), a new species with the flagelliform branches from Asia / D.Ya. Tubanova, O.D. Dugarova, O.I. Kuznetsova // Arctoa. – 2024. – Vol. 33. – P. 31–40.

Turland, N.J. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Madrid Code) / N.J. Turland, J.H. Wiersema, F.R. Barrie [et al.]. – Regnum Vegetabile 162. – Chicago : University of Chicago Press, 2025.

Turner, D. A. M. Muscologiae Hibernicae spicilegium / D. A. M. Turner. – Yarmouth : Typis J. Black, 1804. – 200 p.

Van de Peer, Y. Construction of evolutionary distance trees with TREECON for Windows: accounting for variation in nucleotide substitution rate among sites / Y. Van de Peer, R. De Wachter // Bioinformatics. – 1997. – Vol. 13, No. 3. – P. 227–230.

Vitt, D. H. The classification of Bryopsida / D. H. Vitt // New Manual of Bryology / R. M. Schuster (ed.). – Nichinan : Hattori Botanical Laboratory, 1984. – Vol. 2. – P. 696–759.

Warnstorf, C. *Dicranum* / C. Warnstorf // Kryptogamenflora der Mark Brandenburg und angrenzender Gebiete/ Laubmoose / – Leipzig : Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1906. – P. 130–151.

White, T. J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics / T. J. White, T. D. Bruns, S. B. Lee, J. W. Taylor // PCR – Protocols and Applications / eds. M. A. Innis, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky, T. J. White. – San Diego : Academic Press, 1990. – P. 315–322.

Wilbraham, J. New national and regional bryophyte records, 81 / J. Wilbraham, L. V. Afanasjeva, Sk N. Ali [et al.] // Journal of Bryology. – 2025. – Vol. 47, no. 2. – P. 148–163.

Williams, R.S. Dicranaceae / R. S. Williams // North American Flora. – 1913. – Vol. 15, part 2. – P. 77–166