

- Плохинский Н. А.* Биометрия. М., 1970.
Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижикова О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.
Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М., 1978. 98 с.
Цыганов Д. Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М., 1976. 59 с.

SUMMARY

Filipendula ulmaria (L.) Maxim. plays potent edificator role in plant societies where this species dominate. Due to intensive shading and dense tussock, *F. ulmaria* negatively affects the development of neighbouring species.

УДК 582.333.39 (571)

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 7

© В. А. Бакалин

РОД *COLOLEJEUNEA* (*HEPATICAE, LEJEUNEACEAE*) В АЗИАТСКОЙ РОССИИ

V. A. BAKALIN. THE GENUS *COLOLEJEUNEA* (*HEPATICAE, LEJEUNEACEAE*)
IN ASIAN RUSSIA

Биологический институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159 —
Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН

683024 Петропавловск-Камчатский, пр. Рыбаков, 19А

E-mail: v_bak@list.ru

Поступила 12.04.2005

Окончательный вариант получен 14.06.2006

Приводится описание морфологии, экологии и распространения 7 видов *Cololejeunea*, 3 из которых известны из азиатской части России, 2 — с Кавказа и еще 2 могут быть найдены на юго-востоке страны. *C. subkodamae* приводится впервые для Сибири.

Ключевые слова: печеночники *Cololejeunea*, Россия, Сибирь, российский Дальний Восток.

Lejeuneaceae — преимущественно тропическое семейство, хотя его представители также обычны в субтропиках и прилегающих к ним районах Северного и Южного полушария, а некоторые таксоны достигают boreального и гипоарктического ботанико-географических поясов. Это одно из наиболее эволюционно продвинутых и специализированных семейств лиственных печеночников, насчитывающее около 90 родов и 2000 видов (Mizutani, 1961; Jones, 2004). Его представители имеют своеобразный «леженеонидный» внешний облик, выражющийся в двулопастных сложенных листьях, из которых спинная лопасть значительно крупнее брюшной и прикреплена набегающе, а также в обратно-яйцевидном периантии с несколькими (3 и более) обычно четко выраженными ребрами.

В морфологическом плане к *Lejeuneaceae* наиболее близки семейства *Porellaceae* и *Jubulaceae*, представители которых также многочисленны в тропических и субтропических районах Земного шара. Представители сем. *Lejeuneaceae* отличаются от *Porellaceae* стянутым в клововидный носик устьем периантия (против широкого и, как правило, уплощенного устья); более тонкой и нежной ножкой спорогона (менее 16 клеток снаружи и 4 внутри, против 50—60 снаружи и 80—100 внутри); 2-слойной стенкой коробочки, разрывающейся на 4 доли (против 2—4-слойной стенки, разрывающейся на 3—5 долей) и прикрепленными к стенке коробочки элатерами (против неприкрепленных у *Porellaceae*).

Тесным родством *Lejeuneaceae* связано с сем. *Jubulaceae* и отличается от последнего перихецием с 1—3 парами перихециальных листьев, против 2—5 пар, значительно меньшим числом клеток на поперечном срезе ножки спорогона (4 внутри + 12—16 снаружи, против 30 + 30 у *Jubulaceae*) и формой брюшной лопасти, которая формирует сумочкоподобный кармашек со спинной лопастью или свободно прижата к ней, против лопасти в виде колпачка или кувшина, образованного за счет вогнутости самой лопасти у *Jubulaceae*.

На территории России представители этих трех наиболее крупных по числу видов семейств в мире распространены преимущественно в горных районах на самом юге страны (Кавказ, горы Южной Сибири, Становое Нагорье), но наибольшее число видов сконцентрировано в Приморском крае и на юге Хабаровского края.

Сем. *Lejeuneaceae* представлено на территории России 9 видами, относящимися к 4 родам. К сожалению, описания видов и ключи для их определения в отечественной литературе практически отсутствуют. В сводке Р. Н. Шлякова «Печеночные мхи Севера СССР» (1976—1982) приводится описание лишь одного вида — *Lejeunea cavifolia* (Ehrh.) Lindb. В связи с этим целесообразно представить составленный на основе признаков гаметофита ключ для определения родов сем. *Lejeuneaceae* известных в России.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ СЕМ. TROCHOLEJEUNEA

- | | |
|--|------------------------|
| 1. Амфигастрии цельные, побеги 1.3 и более мм шир. | <i>Trocholejeunea</i> |
| — Амфигастрии двулопастные или отсутствуют, побеги, как правило, менее 1.2 мм шир. | 2 |
| 2. Амфигастрии отсутствуют | <i>Cololejeunea</i> |
| — Амфигастрии присутствуют | 3 |
| 3. Спинная лопасть листа с ресничковидными выростами по краю | <i>Nipponolejeunea</i> |
| — Спинная лопасть листа цельнокрайняя | <i>Lejeunea</i> |

Род *Cololejeunea* (Spruce) Schiffn., in Engler et Prantl, Nat. Pfl.-fam., 1895, 1, 3 : 121. — *Lejeunea* subgen. *Cololejeunea* Spruce, 1884, Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh, 15 : 291.

Представители рода — мелкие растения, характеризующиеся ветвлением типа *Lejeunea*,¹ стеблем на поперечном срезе с приблизительно одинаковыми по размеру клетками, обычно 5—7(22) клеток во внешнем слое и 1—2(18) клеток во внутреннем; набегающие прикрепленными листьями, состоящими из двух сложенных лопастей из которых брюшная значительно меньше спинной; отсутствием амфигастриев, в том числе и перихециальных; а также периантием с пятью ребрами (одно спинное, два боковых и два брюшных). Типовым видом является распространенная преимущественно в Европе *Cololejeunea calcarea* (Libert) Schiffn.

Также необходимо упомянуть о двух деталях морфологического строения, имеющих большое значение в систематике рода *Cololejeunea*, но не описанных в отечественной литературе. Во-первых, это стилий (stilus) — образование листовой природы (свойственное большинству родов из семейств *Lejeuneaceae* и *Frullaniaceae*) находящееся в месте сочленения брюшной лопасти со стеблем и напоминающее ресничку, часто со вздутой клеткой на конце, или узкую коническую или линейную пластинку 2—3(4) клетки в основании и 5—15 дл.; иногда в основании стиля формируется дискоидальное расширение (диск), форма которого также имеет таксономическое значение. Во-вторых, это строение зубцов брюшной лопасти. Выделяют-

¹ Внешне ветвление этого типа напоминает боковое интеркалярное, однако основание ветви закладывается экзогенно. Этот тип ветвления (Шляков, 1975) рассматривается как переходный к интеркалярному.

ся два зубца, располагающиеся по порядку от окончания киля и называемые соответственно первым и вторым.

Род достигает наибольшего таксономического разнообразия в Палео- и Неотропиках. Большинство видов *Cololejeunea* являются эпифитами и эпифилами, но часто встречаются и на кристаллических обнажениях. На каменистых субстратах они обычно произрастают среди или поверх мхов других печеночников, занимая нишу, заселяемую представителями рода *Cephaloziella* (Spruce) Schiffn. на севере Голарктики. Общее число видов *Cololejeunea*, как это часто указывается в региональных сводках, «невозможно определить точно» (Smith, 1993 : 274), известно лишь, что количество обнародованных названий, из которых часть, несомненно, относится к синонимам ранее описанных, приближается к 150.

В России род представлен 5 видами, из которых *Cololejeunea rossetiana* и *C. calcarea* известны на Кавказе, а 3 — *C. japonica*, *C. ornata* и *C. subkodamae* — на юге Азиатской части. 2 вида — *C. longifolia* и *C. macounii* — могут быть обнаружены на юго-востоке России. Ниже помещен ключ для определения видов *Cololejeunea*, известных в России, и таксонов, обнаружение которых на ее территории весьма вероятно. После ключа приводятся подробные описания видов, известных в азиатской России и краткие дифференциальные описания видов не найденных на этой территории, таксоны неизвестные в азиатской России помещены в квадратные скобки.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *COOLEJEUNEA*,
ИЗВЕСТНЫХ НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ, И ВИДОВ,
НАХОЖДЕНИЕ КОТОРЫХ ВОЗМОЖНО В АЗИАТСКОЙ ЕЕ ЧАСТИ

1. Поверхность спинной лопасти листа гладкая. Стилий 1—3(6) клеток дл. Восточноазиатские виды	2
— Поверхность спинной лопасти листа неровная (обычно зубчатая), из-за мамиллозно выступающих клеток, несущих на концах конические или шаровидные папиллы. Стилий 1—12 клеток дл. Восточноазиатские, евразиатские и европейские виды	3
2. Стилий 1—2 клетки дл. Длина листа не более чем в 1.5 раза превышает ширину <i>C. japonica</i>	
— Стилий 1—3(6) клеток дл. Длина листа в (2.5)3 раза превышает ширину [<i>C. longifolia</i>]	
3. Стилий 3—12 ² клеток дл.	4
— Стилий 1—3 клетки дл.	5
4. Поверхность брюшной лопасти листа гладкая. Кавказ [<i>C. calcarea</i>]	
— Поверхность брюшной лопасти листа городчатая из-за выступающих клеточных стенок. Дальний Восток <i>C. ornata</i>	
5. Внешняя поверхность спинной лопасти листа с тупыми папиллами. Первый зубец брюшной лопасти с молотковидно расширенной тупой верхушкой [<i>C. macounii</i>]	
— Внешняя поверхность спинной лопасти листа с игольчатыми или коническими, острыми папиллами. Первый зубец брюшной лопасти с острым окончанием	6
6. Спинная лопасть листа с мамиллозно выступающими клетками по всей внешней поверхности, выступы, приблизительно, одинаковой высоты в середине и по краю лопасти. Кавказ [<i>C. rossetiana</i>]	
— Спинная лопасть листа с мамиллозно выступающими клетками преимущественно по краю лопасти, в середине выступы очень мелкие и поверхность почти гладкая. Тува, возможно, Южные Курилы <i>C. subkodamae</i>	

Подрод *PEDINOLEJEUNEA* Mizutani, 1961, J. Hattori Bot. Lab. 24 : 240.

Подрод характеризуется вариабельной формой брюшной лопасти, часто уплощенной и языковидной, ориентированной почти параллельно стеблю, а также глад-

² Формально может возникнуть затруднение, если длина стиля будет по всей длине побега достигать 3 клеток. В то же время такая ситуация вряд ли осуществима на практике. Длина стиля варьирует от основания к верхушке и в парах близких видов, таких как, например азиатские *C. subkodamae* и *C. ornata* будет именно наблюдаться вариабельность по длине: у первого от 1 до 3 клеток и от 3 до 12 у второго.

ким краем спинной лопасти, часто оконтуренной 1—3 рядами бесцветных клеток. На верхушке лопасти или в основании ее конечной клетки присутствует бесцветная вздутая клетка.

Cololejeunea japonica (Schiffn.) Mizutani, 1961, J. Hattori Bot. Lab. 24 : 241. — *Leptocolea japonica* Schiffn., 1929, Ann. Bryol. 2 : 92.

Морфология. Растения беловатые до темно-зеленых или желтоватых. Побеги 0.8—1.2 мм шир. и 10—15 мм дл. Стебель 80—90 мкм в диам., нерегулярно перисто ветвящийся, на поперечном срезе с 5—6 коровыми и 1 внутренней клеткой; стенки клеток корового слоя стебля на поперечном срезе утолщенные, с крупными угловыми утолщениями; ризоиды многочисленные. Листья черепитчато налегающие, спинная лопасть косоприкрепленная, выпуклая, эллиптическая до широко яйцевидной, брюшная прикрепляется к стеблю только у самого основания на протяжении 1—3 клеток и очень вариабельна по форме. Выделяются два варианта ее развития: 1) плоская, 1/4—1/3 дл. спинной лопасти, слабо вздутая в районе киля, языковидной или треугольной формы с первым зубцом до 8 клеток дл. и неясным или острым вторым зубцом до 2 клеток дл. и шир. в основании, киль прямой; 2) выпуклая и яйцевидная, 1/2—3/5 дл. листа, с загнутым внутрь свободным краем, первым зубцом мелким до 2 клеток дл., вторым зубцом, образованном единственной выступающей клеткой, или он отсутствует, киль вздутый и дуговидный. Клетки в середине листа спинной лопасти 20—32 × 20—25 мкм, по краю около 12—15 мкм в диам., у основания до 40 мкм дл., стенки тонкие, со слабо выраженным промежуточными утолщениями. Поверхность листа гладкая (папиллы и мамиллы отсутствуют). Масляные тельца по 10—20, в некоторых случаях до 30 в клетке, прозрачные, округлые до продолговато-яйцевидных 4—7 × 3.5—4.5 мкм. Стилии мелкие, 1—2-клеточные, часто рано опадающие. Выводковые почки дискоидальные, развиваются по краю спинной лопасти листа и образованы приблизительно 20 клетками. Растения однодомные (автеция). Андроцеи обычно на коротких боковых веточках или на концах удлиненных боковых ветвей, с 2—3 (редко до 7) парами покровных листьев, до 1/2 дл. обычных листьев, вздутые в основании. Гинецеи терминальные или на удлиненных боковых ветвях с одним подверхушечным побегом. Лопасти перихециальных листьев несколько мельче, чем у вегетативных, обратнояйцевидные, до 0.6 мм дл. и 0.35—0.45 мм шир., с пильчатым или гладким краем, закругленной верхушкой, брюшная лопасть размером в половину спинной, эллипсоидальная до яйцевидной. Периантый обратнояйцевидный, обычно вздутый, 0.6—0.7 мм дл. и 0.35—0.5 мм шир., с 5 ребрами, из которых спинное слабо выражено. Коробочка с прозрачными стенками, бледно-буроватая; стенка ее 2 клетки толщ., клетки наружного слоя тонкостенные, внутреннего — с вымячено утолщенными стенками, элатеры прозрачные, бесцветные, 130—220 мкм дл. и 15 мкм шир., споры неправильно овальные 40—53 × 30—50 мкм, тонко папиллозные.

Экология. На коре деревьев или на листьях, редко на камнях. В России обнаружен на затененных камнях в тисовой роще (Потемкин, 2003).

Распространение. В России известен с о-ва Петрова (Лазовский заповедник, юг Приморского края (Потемкин, 2003). Общее распространение: Япония, о-в Бонин (Mizutani, 1961) и южная оконечность Корейского п-ова (Yamada, Choe, 1997).

Изученные образцы. Приморский край, о-в Петрова, 30 IX 2002, А. Д. Потемкин и В. М. Коткова (LE).

[Подрод *Leptocolea* (Spruce) Schiffn., in Engler et Prentl, Nat. Pfl.-fam., 1895, 1, 3 : 122. — *Lejeunea* subg. *Cololejeunea* sect. *Leptocolea* Spruce, 1884, Trans. Proc. Bot.

Soc. Edinburgh 15 : 292. — *Leptocolea* (Spruce) A. Evans, 1911, Bull. Torrey Bot. Club. 38 : 261].

Характеризуется крупными клетками вдоль края спинной лопасти (10—30 мкм); крупными выводковыми почками, достигающими 70—150 мкм в диам.; отсутствием оцелл в клетках листа; слегка папиллозной поверхностью спинной лопасти.

[*Cololejeunea longifolia* (Mitt.) Benedix, 1953, Feddes Repert. Beih. 134 : 15. — *Lejeunea longifolia* Mitt., 1861, J. Proc. Linn. Soc. Bot. London 5 : 177. — *Cololejeunea minuta* (Mitt.) Steph., 1897, Bull. Herb. Boiss. 5 : 79. — *Lejeunea minuta* Mitt., 1891, Trans. Linn. Soc. London. Ser. 2, 3 : 203].

Вид наиболее близок к *C. japonica*, от которой отличается: 1) обычно более мелкими размерами растений, не превышающими в длину 10 мм; 2) тонкими стенками клеток без угловых утолщений на поперечном срезе стебля; 3) значительно более длинными листьями, длина которых достигает 0.6—0.9 мм, превышая ширину в 2.5—3 раза; 4) обычно городчатым краем спинной лопасти; 5) острой или островатой верхушке спинной лопасти; 6) значительно более крупными, приблизительно 30 мкм в диам., клетками по краю спинной лопасти; 7) меньшим числом масляных телец, в количестве 6—12 в клетке; 8) крупными выводковыми почками, 80—150 мкм в диам.; 9) распределением полов, при котором кроме автации часто наблюдается пареция.

Экология. На коре или листьях деревьев, а также на затененных камнях в широколиственных и вечнозеленых лесах, не выше 1000 м над ур. м. (Mizutani, 1961).

Распространение. Япония, Тайвань (Mizutani, 1961), Корея (Yamada, Choe, 1997), Китай (Piippo, 1990).

Подрод *COOLEJEUNEA*

Типовой подрод рода характеризуется вздутым периантием, мелкими клетками вдоль края листа (5—10 мкм), оцеллами (если они есть) по 1—2 на лист, но никогда не образующими рядов и мамиллозной или папиллозной поверхности листа.

Cololejeunea subkodamae Mizutani, 1986, J. Hattori Bot. Lab. 60 : 448. — *Physcocolea venusta* auct. non (Sande Lacoste) Steph., sensu Horikawa, 1931, Bot. Mag. Tokyo 46 : 183. — *Cololejeunea kodamae* auct non Kamimura, sensu Mizutani, 1961, J. Hattori Bot. Lab. 36 : 263.

Морфология. Растения беловатые или бледно-зеленые. Побеги приблизительно 3 мм дл. и 0.3—0.8 шир. Стебель 50 мкм в диам., нерегулярно перисто ветвящийся, на поперечном срезе из 5—8 коровых и одной срединной клетки.³ Все клетки стебля толстостенные, одинакового размера, с небольшими, часто неясными угловыми утолщениями. Ризоиды многочисленные, бесцветные, в спутанных пучках. Листья черепитчато налегающие, прямоотстоящие, косоприкрепленные, желобчато-сложенные. Спинная лопасть выпуклая, овальная, 0.15—0.28 мм дл. и 0.1—0.2 мм шир., с городчатым краем благодаря мамиллозно выступающим клеткам; с острой, более или менее отогнутой верхушкой; брюшная лопасть 1/2—1/3 дл. лопасти, с не загнутым краем, первый зубец острый, 1—3 клетки дл. и 1(3) клет-

³ Mizutani (1961) приводит в качестве черты, характерной для всех *Cololejeunea*, строение стебля из 5 коровых и 1 внутренней клеток, однако позднее (Schister, 1980; Smith, 1993) было показано, что стебель может иметь и более 5 коровых клеток. В образце из Тывы растения имеют 6—8 коровых клеток, а вблизи периантия, где стебель утолщается, и до 4 внутренних клеток.

ки шир., его верхушечная клетка удлиненная; второй зубец одноклеточный, мелкий, слизевая бесцветная клетка располагается на внутренней поверхности в основании первого зубца; киль дуговидный с длинно-зубчато выступающими клетками с коническими папиллами на концах. Стилии мелкие, 1—2(3) клетки дл., часто рано опадающие. Краевые клетки листа 5—10(14) мкм, в середине листа 10—15(18) × × 10—12(15) мкм, клеточные стенки утолщенные, без промежуточных и угловых утолщений, реже с мелкими утолщениями в углах; в основании листа клетки удлиненные, до 40 мкм дл., с тонкими стенками; мамиллозно выступающие клетки на верхушке несут конические папиллы, увеличивающиеся от середины лопасти к краям, слабо развиты в середине лопастей и отсутствуют у основания листа. Масляные тельца по 10—20, в некоторых случаях до 30 в клетке, прозрачные, округлые до продолговато-яйцевидных, 4—7 × 3.5—4.5 мкм. Выводковые почки дискоидальные 50—60 мкм в диам., с гладким краем. Растения однодомные (автеция). Андроцентры терминальные, на удлиненных веточкиах или коротких боковых ветвях, с одним подверхушечным побегом. Спинная лопасть перихециальных листьев овальная, 0.3 × 0.2—0.25 мм, с гордатым краем и острой верхушкой; брюшная лопасть 3/4—1 дл. спинной, с закругленной или острой верхушкой. Периантый обратнояйцевидный, вздутый, 0.2—0.3 мм дл. и 0.2—0.25 мм в диам., с 5 тупыми ребрами и густо мамиллозной поверхностью (рис. 1).

Экология. В Японии обычно растет на и среди мелких папоротников и на коре кустарников в горных районах. В России собран на валуне в березово-разнотравном лесу.

Распространение. В России известен из Республики Тыва (Тоджинская котловина) и, возможно, Южных Курил (о-в Шикотан). Общее распространение: Япония (Mizutani, 1961).

Изученные образцы. Республика Тыва, Тоджинская котловина, 1 км выше д. Тоора-Хем. 01 VII 1999, Бакалин (VLA).

Примечание. Номенклатурная история этого вида очень запутана. Y. Horikawa (1940) приводил для Южных Курил (о-в Шикотан) *Physocolea venusta* (Sande Lacoste) Steph. (=*Cololejeunea venusta* (Sande Lacoste) Schiffn.) на основании отождествления растений с иллюстрацией первоописания (Sande Lacoste, 1856). Однако изучение типового образца, проведенное Mizutani (1961), показало, что он относится к ранее описанному *Cololejeunea haskarliana* (Lehm. et Lindenb.) Schiffn., распространенному от о-ва Якусима (южнее Кюсю, Япония) до Явы (Mizutani, 1986). Причиной ошибок было, видимо, то, что на иллюстрации к оригинальному описанию (Sande Lacoste, 1856) брюшная лопасть растений была изображена с зубчато выступающими стенками клеток, хотя растения типового образца имеют цельный край. В результате ошибочной интерпретации в 1930—1950-е годы многие японские бриологи определяли этот вид неверно. Mizutani (1961), проведя ревизию образцов с территории Японии, определенных как *Physocolea venusta*, отнес их к *Cololejeunea kodamae*. Последнее послужило основной для включения этого сомнительного указания в «Список печеночников и антоцеротовых территорий бывшего СССР» (Konstantinova et al., 1992). В поле зрения составителей списка, видимо, не попала статья Mizutani (1986), в которой он разъяснил, что его трактовка *C. kodamae* в 1961 г. не соответствовала типовому образцу N. Kamimura, а представляла новый для науки вид — *C. subkodamae*. С. К. Гамбaryan, узнавшая об этом упущении из личного письма Mizutani (от 8 июля 1992 г., архив лаборатории низших растений БПИ ДВО РАН) привела в своей работе (Гамбaryan, 1993) указание Horikawa (1940) как *C. subkodamae*. Проверить, что же подразумевается под названием *Physocolea venusta* в работе Horikawa, не представляется возможным, поскольку его образцы, хранившиеся в Хиросиме, скорее всего были уничтожены во время Второй мировой войны. Как заключает Mizutani (цит. соч.), «Horikawa's report probably mistake for *C. subkodamae*, on an another species of another genus».

Ранее вид приводился для Республики Тыва (Бакалин и др., 2001) под названием *Cololejeunea ornata*. Ревизия материала выявила неправильное определение. Нахodka вида в Тыве изменяет представление об ареале вида, поскольку отстоит от ближайших местонахождений в Японии приблизительно на 3000 км на запад. Таким образом, вид встречается значительно западнее восточноазиатских приокеанических районов, откуда он приводился ранее. Ареал вида сходен с таковым *Hattoriella morgancola* (Horikawa) Bakalin, имеющим в основном притихоокеанское распространение, но известный также в районе оз. Байкал (Bakalin, 2003).

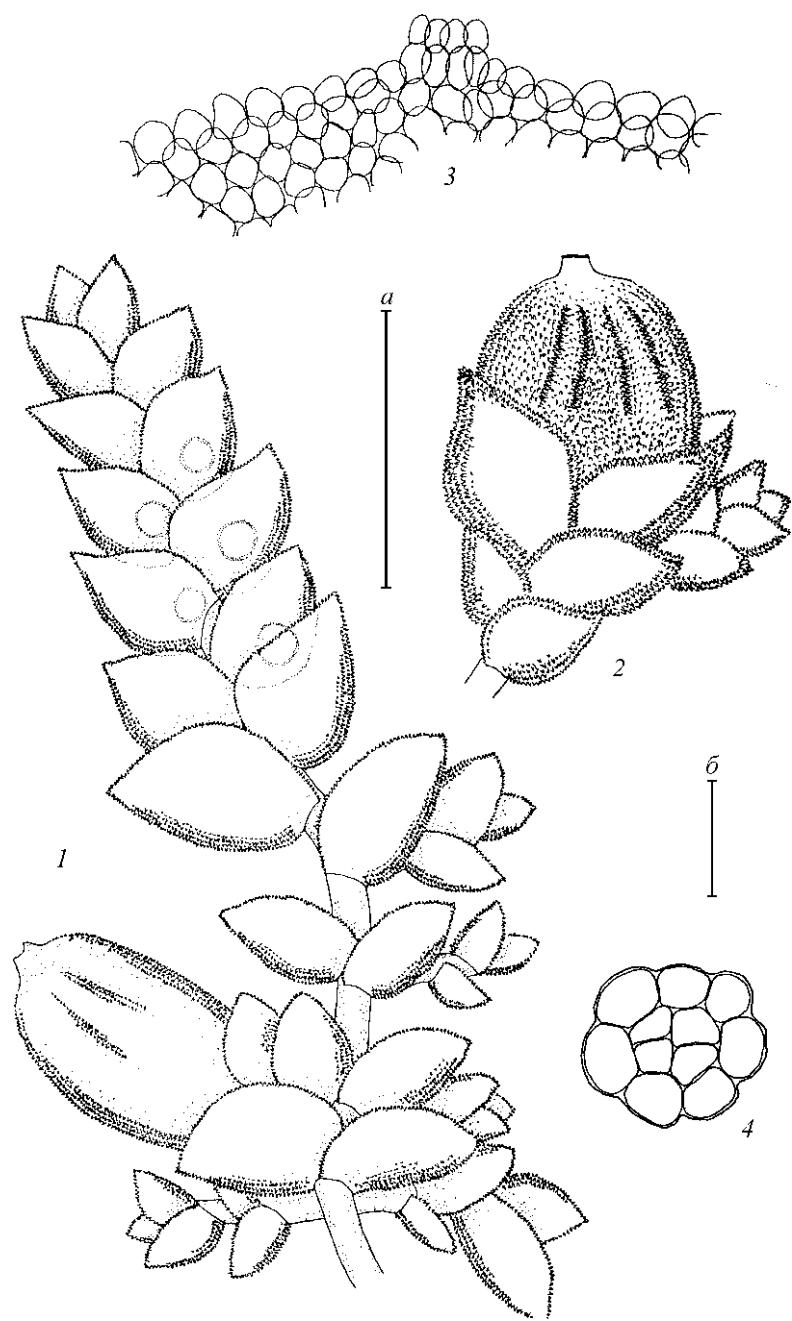


Рис. 1. *Cololejeunea subkodamae* Mizutani.

1 — побег с периантами и андроцеями, вид со спинной стороны; 2 — боковая веточка с периантием; 3 — устье периантия; 4 — поперечный срез стебля вблизи основания периантия. Масштабные линейки: а — 500 мкм для 1, 2; б — 50 мкм для 3, 4. (Республика Тыва, Тоджинская котловина, 01 VII 1999, Бакалин, VLA).

[*Cololejeunea rossettiana* (Mass.) Schiffn., in Engler et Prantl, Nat. Pfl.-fam., 1895, 1, 3 : 122. — *Lejeunea rossettiana* Mass., 1889, Nuov. Giorn. Bot. Ital. 21 : 487].

Таксон очень близок к *C. subkodamae*, от которого отличается: 1) степенью зубчатости дорзальной лопасти — мамиллозно выступающие клетки у *C. rossettiana* хорошо развиты по всей внешней поверхности спинной и брюшной лопасти; 2) зубчато-городчатым (а не только городчатым) краем листа с зубцами из 1—3 клеток в основании и 2—3 выс.

Экология. Произрастает на кальцийсодержащих породах и гнейсах в затенении или в основании стволов широколиственных пород, среди мхов и печеночников в широколиственных лесах.

Распространение. В России известен с Кавказа. Общее распространение: Европа, преимущественно в Средиземноморье. Известен практически из всех стран южной Европы. Наиболее северные находления лежат на север Великобритании и в северных областях Германии. На востоке достигает Карпатских гор и восточного Крыма на Украине и Балканского п-ова (Muller, 1957; Kontantinova et al., 1992). Приводится с крупных, прилежащих к Европе, островов: Балеарских, Корсики, Сицилия. Африка: Марокко. Азия: Турция, Иран (Paton, 1999).

Изученный образец. Кавказ, Кавказский государственный заповедник, Хостинский участок. 08 VIII 2002 М. С. Игнатов и Е. А. Игнатова (KRABG).

Cololejeunea ornata A. Evans, 1938, Bryologist, 41 : 73.

Морфология. Растения зеленые до бледно-зеленых. Побеги 3—5 мм дл. и 0.3—0.4 мм шир. Стебель 40 мкм в диам., нерегулярно перисто ветвящийся, на попечном срезе из 5 коровых клеток и одной срединной, с утолщенными стенками, но слабо выраженным угловыми утолщениями. Ризоиды немногочисленные, в тонких ковриках. Листья отстоящие; спинная лопасть выпуклая, яйцевидная, 0.18—0.25 мм дл. и 0.1—0.18 мм шир., с городчатым краем из-за мамиллозно выступающих клеток, верхушка заостренная, часто загнута на брюшную сторону побега; брюшная лопасть разнообразной формы, чаще всего овальная до яйцевидной, до 2/3 дл. листа вздутая в районе киля, первый зубец острый, 2-клеточный, второй зубец слабо выражен, часто представлен единственной выступающей клеткой; киль дуговидно согнутый, зубчатый из-за выступающих клеток; стилий разнообразной формы, от 1-клеточного (очень редко, только у единичных листьев) до 3—8 клеток дл. и 2—3 клетки шир. с городчатым краем (рис. 2, 3). Клетки по краю спинной лопасти 5—8 мкм, в середине 10—14 × 6—10 мкм, в основании листа удлиненные, до 30 мкм дл., тонкостенные, с очень мелкими до отсутствующих угловыми утолщениями, мамиллозно выступающие, увенчивающиеся конической папиллой по всей внешней поверхности листа; масляные тельца 2—5 в клетке, сферические до яйцевидно-овальных, 3 × 3—5 мкм. Выводковые почки неизвестны. Однодомные (автеция). Андроцеи терминальные на коротких боковых веточках или на удлиненных ветвях, в 2—4 парах, антеридиальные листья около 1/2 длины стерильных. Гинецеи терминальные, на коротких боковых ветвях, обычно с одним подверхушечным побегом. Спинная лопасть перихециальных листьев яйцевидная, 0.22—0.26 мм дл. и 0.12—0.17 мм шир., с городчатым краем и острой верхушкой; брюшная лопасть до 4/5 дл. спинной, овальная, с городчатым краем. Периантит продолговатый, вздутый, 0.3—0.45 мм дл. и 0.22—0.35 мм в диам., с 5 острыми ребрами, густозубчатый из-за мамиллозно выступающих клеток.

Экология. Произрастает на известьсодержащих скалах, базальтовых камнях и гумусированных сланцах поверх мелких папоротников, мхов и крупных

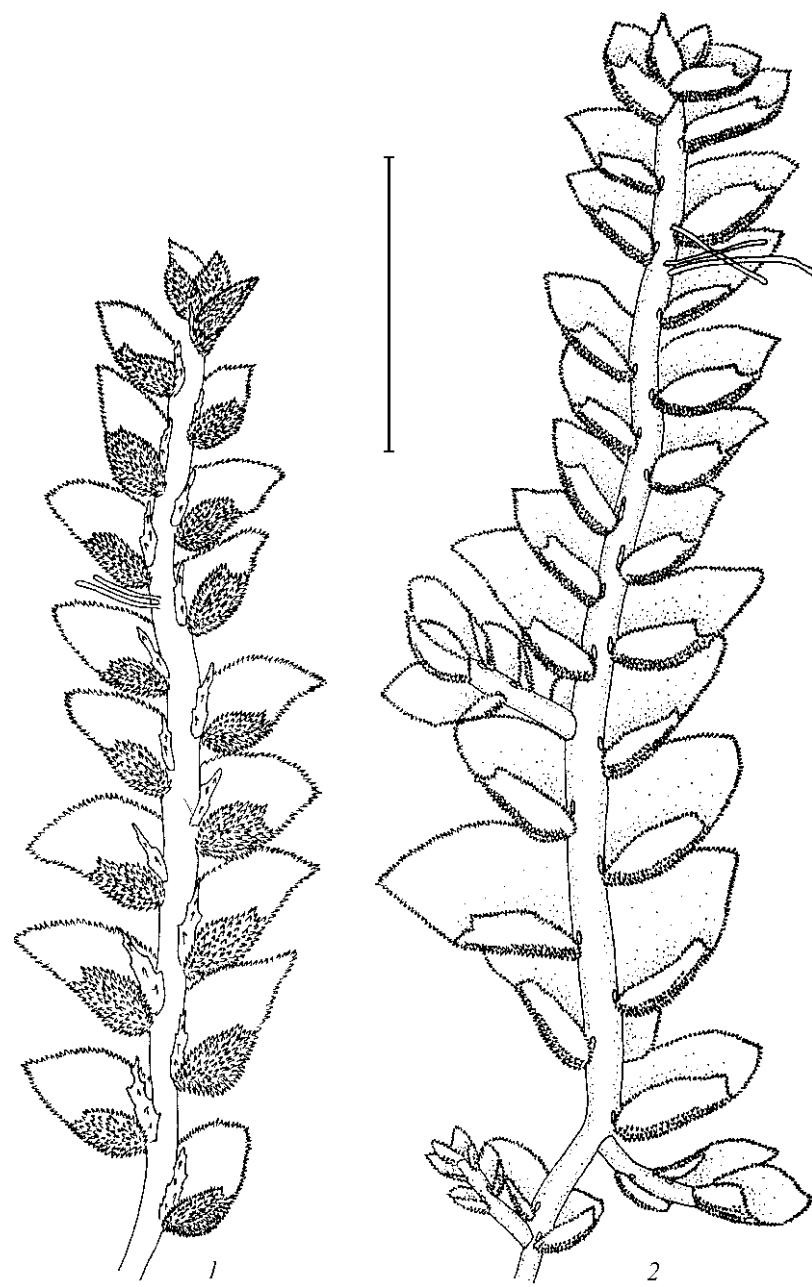


Рис. 2. *Cololejeunea ornata* A. Evans. (1), *Cololejeunea subkodamae* Mizutani (2).

1 — стерильный побег, вид с брюшной стороны (Приморский край, Красноармейский р-н, 20 VI 1991, С. К. Гамбран, VLA); 2 — стерильный побег, вид с брюшной стороны (Республика Тыва, Тоджинская котловина, 01 VII 1999, Бакалин, VLA). Масштабная линейка — 500 мкм.

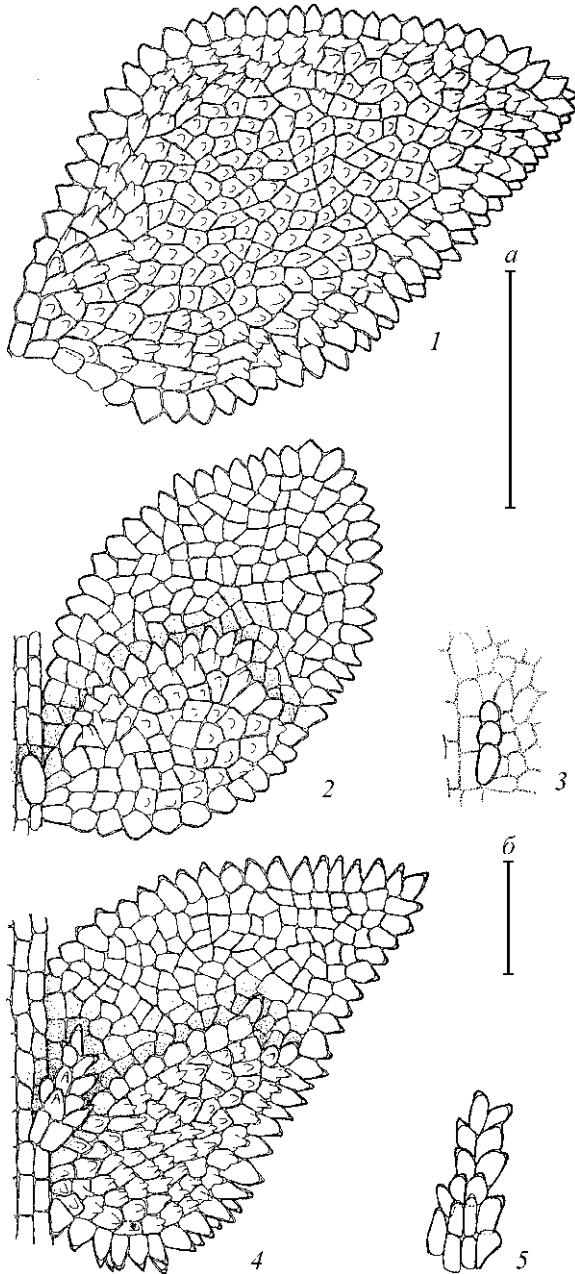


Рис. 3. Сравнение *Cololejeunea subkodamae* и *C. ornata*.

Cololejeunea subkodamae: 1 — лист, вид со спинной стороны; 2 — лист и стилий, вид с брюшной стороны; 3 — стилий (Республика Тыва, Тоджинская котловина, 01 VII 1999, Бакалин, VLA). *Cololejeunea ornata*: 4 — лист и стилий, вид с брюшной стороны; 5 — стилий (Приморский край, Красноармейский р-н, 20 VI 1991, С. К. Гамбарян, VLA).

Масштабные линейки: а — 100 мкм для 1, 2, 4; б — 30 мкм для 3, 5.

печеночников (например, *Porella*) в довольно хорошо освещенных и сухих местах.

Распространение. В России известен из нескольких точек на юге Приморского края (Гамбарян, 1992) и Комсомольского заповедника на юге Хабаровского края (Черданцева, Гамбарян, 1989). Общее распространение: Япония (Mizutani, 1961), Корея (Yamada, Choe, 1997), Восточный Китай (Piippo, 1990), Северная Америка (штаты Теннеси, Южная Каролина и Флорида) (Schuster, 1980).

Изученный образец. Приморский край, Красноармейский район, 20 VI 1991, С. К. Гамбарян (VLA).

[*Cololejeunea calcarea* (Libert) Schiffn., in Engler et Prantl Nat. Pfl. 1895, 1, 3 : 122. *Lejeunea calcarea* Libert, 1820, Ann. Gen. Sc. Phys., 6 : 373].

Вид близок к *C. ornata*, от которого отличается: 1) гладкой поверхностью внешней стороны брюшной лопасти; 2) большим количеством масляных телец в клетках спинной лопасти (7—17) и 3) более толстым стеблем, 50—60 мкм в диам.

Экология. На камнях и скалах щелочных и кислых пород, обычно поверх и среди других мохообразных; в затенении широколиственными и хвойными породами.

Распространение. В России известен с Кавказа. Общее распространение: Европа: почти по всей территории, на севере достигает Норвегии, Дании и Швеции, на востоке обнаружен в Карпатах (Украина) и на Балканском п-ове, наиболее часто в присредиземноморских районах (Muller, 1957; Konstantinova et al., 1992). Также известен из прилегающих к Европе крупных островов: Балеарских, Сардинии, Фарерских. Азия: Турция (Paton, 1999).

Изученные образцы. Кавказ; Кавказский государственный заповедник, Хостинский участок, 01 VIII 2002, М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова (KRABG).

[*Cololejeunea macounii* (Spruce ex Underw.) A. Evans, 1902, Mem. Torrey Bot. Club, 8 : 171 — *Lejeunea macounii* Spruce ex Underw., 1890, Bull. Torrey Bot. Club, 17 : 259].

От всех известных в России видов *Cololejeunea* таксон отличается: 1) своеобразной формой папилл, развивающихся на мамиллозно выступающих клетках внешней поверхности листа, имеющих не коническую форму, а расширяющиеся, образуя подобие шарика; 2) первый зубец брюшной лопасти несет на конце клетку, расширяющуюся в виде молоточка.

Экология. На коре деревьев и кустарников, в горных районах, в поясах вечнозеленых или листвопадных лесов.

Распространение. Япония (в том числе Хоккайдо: Mizutani, 1961), Южная Корея (Yamada, Choe, 1997) и юго-восточный Китай (Piippo, 1990).

Благодарности

Автор признателен В. Я. Черданцевой (БПИ ДВО РАН) за предоставленные литературу и гербарный образец *Cololejeunea ornata*, Н. А. Константиновой (ПАБСИ КНЦ РАН) за ценные замечания.

Работа частично поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований (06-05-64137), ДВО РАН в 2005 и 2006 гг. и Фонда содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bakalin V. A., Molokova N. I., Otniukova T. N.* К флоре печеночников Тоджинской котловины (Республика Тыва, Южная Сибирь) // Arctoa 2001. Т. 10. С. 19—26.
- Гамбарян С. К.* Антоцеровые и печеночники Южного Приморья. Владивосток, 1992. 175 с.
- Гамбарян С. К.* Состояние изученности печеночных мхов юга Дальнего Востока России. Владивосток, 1993. 23 с.
- Потемкин А. Д.* Новые и малоизвестные для России печеночники с Камчатки и из Приморского края (Российский Дальний Восток) // Arctoa. 2003. Т. 12. С. 75—82.
- Шляков Р. Н.* Печеночные мхи. Морфология, Филогения, Классификация. Л., 1975. 148 с.
- Шляков Р. Н.* Печеночные мхи Севера СССР. Л., 1976. Вып. 1. 77 с.; 1979. Вып. 2. 192 с.; 1980. Вып. 3. 188 с.; 1981. Вып. 4. 222 с.; 1982. Вып. 5. 196 с.
- Черданцева В. Я., Гамбарян С. К.* Моховообразные / З. М. Азбукина, В. Я. Черданцева (ред.). Грибы, лишайники, водоросли и моховообразные Комсомольского заповедника (Хабаровский край). Владивосток, 1989. С. 110—133.
- Ahonen I.* The taxonomic position of the genus *Nipponolejeunea* S. Hatt. // J. Hattori Bot. Lab. 2006. N 99. P. 319—342.
- Bakalin V. A.* The status and treatment of the genus *Hattoriella* (H. Inoue) H. Inoue // Arctoa. 2003. Vol. 12. P. 91—96.
- Horikawa Y.* Hepatics and Mosses of Shikotan Island // Mem. Arctic Museum. 1940. Vol. 47. P. 59—62.
- Jones E. W.* Liverworts and Hornworst Flora of West Africa. Meise, 2004. 443 p.
- Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Schlaikov R. N.* Check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 87—127.
- Mizutani M.* A revision of Japanese *Lejeuneaceae* // J. Hattori Bot. Lab. 1961. N 24. P. 115—302.
- Mizutani M.* Notes on the *Lejeuneaceae*. 11. *Cololejeunea spinosa* and its related species in Japan // J. Hattori Bot. Lab. 1986. N 60. P. 439—450.
- Muller K.* Die Lebermoose Europas. Leipzig, 1957. Aufl. 3. Lfgn 9. S. 1221—1365.
- Paton J. A.* The liverworts Flora of the British Isles. Colchester, 1999. 626 p.
- Piippo S.* Annotated catalogue of Chinese *Hepaticae* and *Anthocerotae* // J. Hattori Bot. Lab. 1990. N 68. P. 1—192.
- Sande Lacoste C. M.* Synopsis *Hepaticarum* Javanicarum, adjectis quibusdam speciebus *Hepaticarum* novis extra Javanicas // Verh. Koninkl. Akad. 1856. Vol. 5. P. 1—112.
- Schiffner V.* *Hepaticae* / A. Engler et K. Prantl (eds). Die Naturlichen Pflanzenfamilien. 1. Leipzig, 1895. T. 3. S. 3—141.
- Schuster R. M.* The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America. New-York, 1980. 1334 p.
- Smith E. J. E.* The liverworts of Britain and Ireland. Cambridge, 1993. 340 p.
- Yamada K., Choe D. M.* A checklist of *Hepaticae* and *Anthocerotae* in the Korean Paninsula // J. Hattori Bot. Lab. 1997. N 81. P. 281—306.

SUMMARY

The description of morphology, ecology and distribution of 7 species of *Cololejeunea* (Spruce) Schiffn (3 known from Asian part of Russia, 2 — from Caucasus and 2 may be found in East-Asian Russia) is provided. *C. subkodamae* Mizutani is recorded for the first time for Siberia.