

СЕМ. LEUCODONTACEAE Schimp. —
ЛЕВКОДОНОВЫЕ

М.С. Игнатов

Растения крупные, в густых или рыхлых дерновинках или растущие отдельными побегами, ригидные, насыщенного зеленого цвета или от бурозеленых до рыжевато-бронзовых. Хорошо выражена дифференциация на столоновидный первичный стебель с неограниченным ростом и мелкими, расставленно расположенными листьями и вторичный стебель с ограниченным ростом и крупными, густо всесторонне расположенными листьями. *Вторичный стебель* на б. м. вертикальном субстрате растущий вниз, сухой б. м. дуговидно вверх загнутый, влажный б. м. прилегающий к субстрату или отстоящий, простой, неправильно или, реже, б. м. правильно расставленно перисто ветвящийся, округло облиственный; центральный пучок развит или отсутствует; гиалодермис отсутствует; хорошо развит склеродермис; парафиллии отсутствуют; зачатки веточек с развитыми проксимальными веточными листьями, первый из которых обращен верхушкой вниз, а расположенные по периферии зачатка листа овальные или треугольные, цельные или, чаще, надорванно разделенные на 2–4 ланцетные доли вплоть до основания; ризоиды на стебле ниже места прикрепления листа. *Листья* на вторичном стебле сухие черепитчато прилегающие, иногда односторонне обращенные, влажные отстоящие, яйцевидные или ланцетные, б. м. длинно и постепенно заостренные, к основанию полого закругленные, в основании сердцевидные, вогнутые, продольно складчатые; край плоский, цельный; *жилка* простая, до верхушки листа, или, чаще, отсутствует; *клетки* ромбические, продолговато-ромбические или линейные, толстостенные, пористые, гладкие, ближе к краю в нижней части листа округло-квадратные и поперечно расширенные, многочисленные, ближе к середине листа внизу ромбические, расходящиеся к краям косыми рядами. *Вегетативное размножение* у некоторых видов выводковыми веточками, скученными в пазухах верхних листьев. *Двудамные*. Гинецеи и андроцеи на вторичных стеблях. *Перихециальные листья* сильно удлинняющиеся после оплодотворения, прямые, не складчатые, без жилки. *Ножка* длинная, выносящая коробочку высоко над перихецием или короткая и тогда коробочка погружена или слабо выступает из перихеция. *Коробочка* прямостоячая, прямая, продолговатая, цилиндрическая или овальная, гладкая; устьица отсутствуют.

Крышечка коническая, с коротким клювиком. *Колечко* 2–3-рядное, отпадающее или не отпадающее. *Зубцы экзостомы* во влажном состоянии прямые или отогнутые, так что устье коробочки открыто, белые, ломкие, часто с неправильными отложениями предперистомы на наружной стороне, а также с фрагментарно сохраняющимся и приросшим к экзостому эндостомом; иногда эндостом свободный, образованный только базальной мембраной с короткими сегментами или он полностью отсутствует. *Споры* крупные. *Колпачок* клубуковидный, голый.

Объем семейства разными авторами понимался по-разному; в то же время и молекулярно-филогенетические (Ignatov *et al.*, 2007a; Cox *et al.*, 2010; Huttunen *et al.*, 2012; Ignatov *et al.*, 2019a), и морфологические признаки позволяют оставить в нем всего 3 рода, *Leucodon*, *Dozya* и *Pterogoniadelphus* (встречается в Южной Америке). Род *Antitrichia*, ранее относившийся к Leucodontaceae, выделен в самостоятельное семейство Antitrichiaceae.

1. Жилка отсутствует 1. *Leucodon*
— Жилка развита 2. *Dozya*

♦

1. Costa absent 1. *Leucodon*
— Costa present 2. *Dozya*

Род 1. **Leucodon** Schwägr. — **Левкодон**

Растения темно-зеленые, золотисто-зеленые или рыжевато-бронзовые. *Вторичный стебель* прилегающий к субстрату и далее отстоящий, дуговидно загнутый, иногда длинно свисающий с ветвей деревьев, редко и неправильно ветвящийся, с центральным пучком или без него. *Листья* на вторичном стебле яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, книзу закругленные, основание сердцевидное, сильно или умеренно продольно складчатые, без жилки; *клетки* в верхней части листа ромбические или продолговато-ромбические, ближе к краю в нижней части листа округло-квадратные и поперечно расширенные, многочисленные, нерезко отграниченные, ближе к середине листа внизу ромбические, расходящиеся к краям косыми рядами. *Вегетативное размножение* у некоторых видов выводковыми веточками, скученными в пазухах верхних листьев. *Ножка* длинная или короткая. *Коробочка* цилиндрическая или овальная, поднятая над перихецием или погруженная в перихециальные листья. *Колечко* отпадающее. *Зубцы экзостомы* с предперистомом, реже без него. *Эндо-*

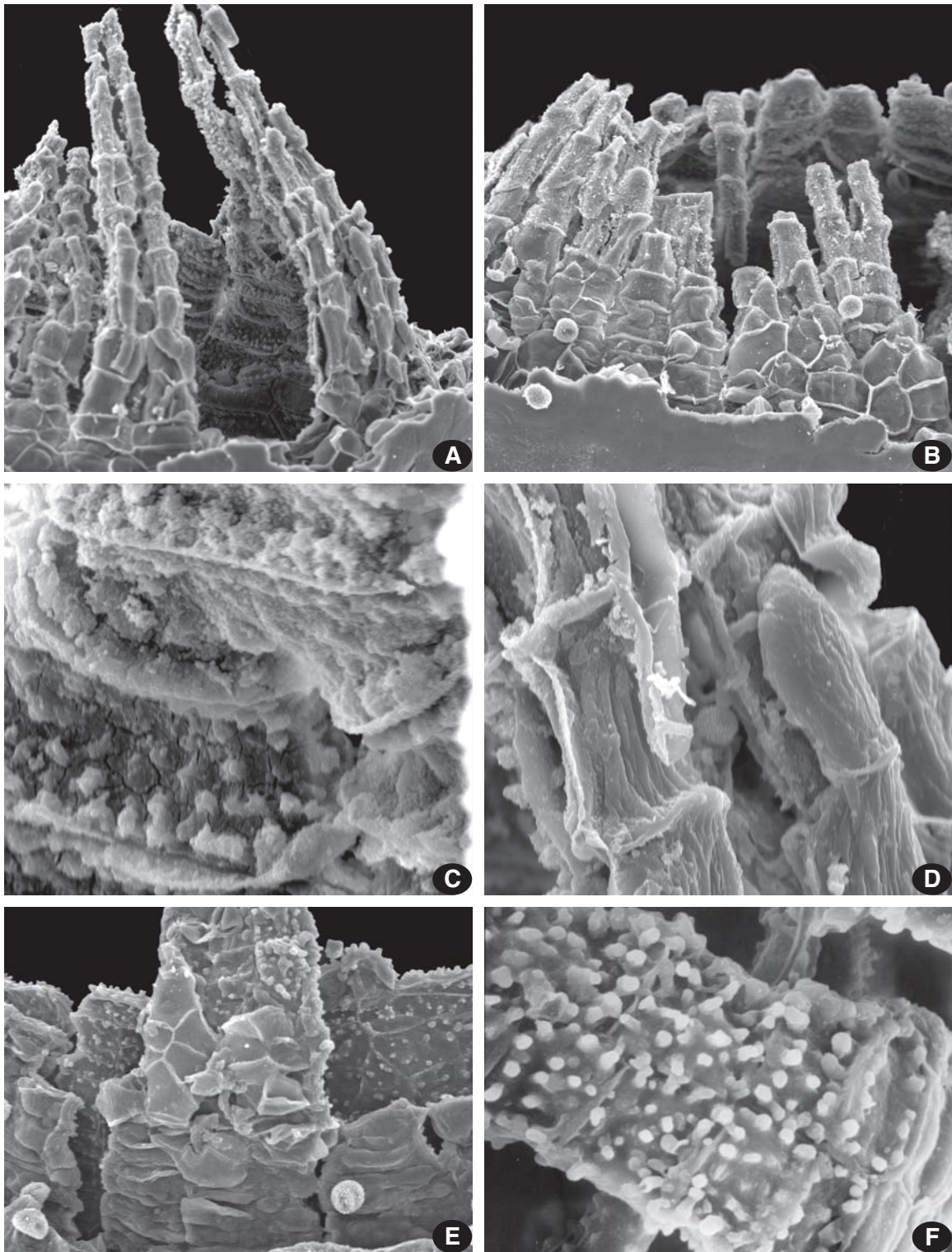


Рис. 81. *Leucodon sciuroides* (A–D), *L. pendulus* (E–F): A, B – фрагменты перистома; на зубах экзостома отложен материал предперистома, по всему зубцу (A) или преимущественно в основании (B), $\times 320$, $\times 335$; C – зубец экзостома с дорсальной стороны ниже середины, $\times 2000$; D – отложения материала предперистома на дорсальной поверхности зубца в его средней части, $\times 1640$; E – фрагмент перистома: видна крупно папиллозная базальная мембрана эндостома и зубец экзостома с материалом предперистома в основании, $\times 450$; F – зубец экзостома на дорсальной стороне выше середины, $\times 1400$.

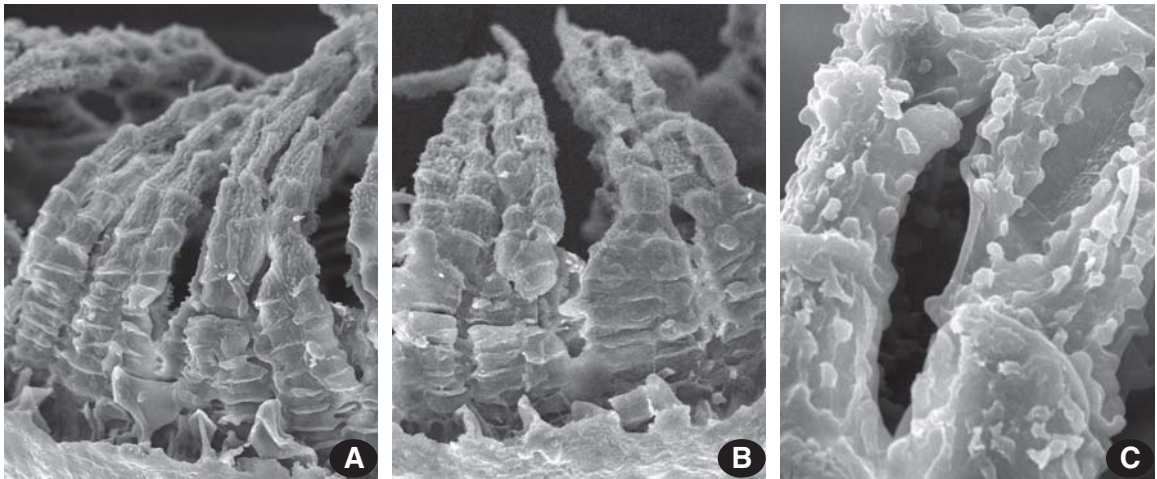


Рис. 82. *Leucodon immersus*: А, В – фрагменты перистоста; на зубцах экзостоста (дорсальная сторона их папиллозная) отложен материал предперистоста, $\times 290, \times 290$; С – дорсальная поверхность зубца экзостоста в верхней части, $\times 1670$.

стом в виде низкой базальной мембраны и фрагментов, приросших к зубцам экзостоста, редко эндостом свободный, базальная мембрана высокая.

Тип рода – *Leucodon sciurioides* (Hedw.) Schwägr.

Род включает 28–38 видов, с наибольшим разнообразием в субтропиках Восточной Азии. Название рода от λευχός – белый, ὀδούς, ὀδόντος – зуб, зубец (греч.), связано с не окрашенными, белыми зубцами экзостоста.

1. Часть побегов свисающие, улиткообразно согнутые, их листья к дистальной части значительно уменьшаются в размерах 2
- Свисающих побегов нет; листья в пределах одного вторичного стебля б. м. одного размера (более мелкие листья только у столоновидных побегов, стелющихся по субстрату) 3
2. Свисающие побеги 5–20 см дл., улиткообразно закрученные; стебель без центрального пучка; Дальний Восток, одна находка в Ивановской области (как случайно занесенное растение?) 1. *L. pendulus*
- Свисающие побеги 3–7 см дл., извилистые до слабо дуговидных; стебель с центральным пучком; Кавказ 2. *L. flagellaris*
3. Стебель без центрального пучка; континентальная часть Дальнего Востока 3. *L. coreensis*
- Стебель с центральным пучком; многие регионы, но в континентальной части Дальнего Востока крайне редок 4
4. Коробочка погруженная, ножка <1(–1.5) мм дл. 4. *L. immersus*

- Коробочка высоко поднятая на ножке 3–10 мм дл. 5. *L. sciurioides*
- Растения без коробочек: см. комментарий к *L. sciurioides*

◆

1. Stems mostly pendent from twigs, flexuose-curved or circinate; leaves in distant parts of pendent stems smaller than proximal leaves in the same stems 2
- Stems not pendent from twigs or occasionally with a few pendent stems, straight or weakly curved; upper leaves of pendent stems and secondary stem leaves more or less similar in size 3
2. Pendent stems 5–20 cm long, strongly circinate; central strand absent; capsules emergent to shortly exserted; Russian Far East, once collected in Central European Russia (likely introduced) ...

..... 1. *L. pendulus*

Leucodon pendulus is a common species in the Russian Far East mainland in conifer and conifer-deciduous forests. It is rare on Sakhalin Island and absent from the Kuril Islands. It is known from a single collection in SE Yakutia (Bolshoe Toko Lake). Surprisingly, it has been found once in Central European Russia on an aspen trunk in a spruce-dominated forest. This record should be considered the result of long-distant dispersal; attempts to recollect the species there were not successful. *Leucodon pendulus* is also present in Japan, Korea, and northwest China. The species is primarily an epiphyte growing on *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Quercus*, *Fraxinus*, *Acer*, *Betula*, *Tilia*, *Alnus*, *Syringa*, *Actinidia*, and rarely on rocks.

- Pendent stems 3–7 cm long, flexuose to slightly curved; central strand present; capsules long-exserted; Caucasus 2. *L. flagellaris*

Leucodon flagellaris is a narrowly endemic species restricted to the Russian Western Caucasus and Georgia. It grows in fir and spruce forests at middle elevations. *Leucodon flagellaris* is similar to *L. pendulus* in growth form, but molecular phylogenetic data indicates it is very close to *L. sciuroides*.

3. Stem central strand absent; continental Russian Far East 3. *L. coreensis*

Leucodon coreensis is similar in plant size and habit to *L. sciuroides*, typically separating the two species requires the examination of microscopic characters. However, in Russia this is not necessary because the species are allopatric: *L. coreensis* restricted to continental Russian Far East; *L. sciuroides* throughout Russia but absent from continental Russian Far East. The only other *Leucodon* species present in continental Russian Far East is *L. pendulus* which differs in having strongly circinate, pendent stems. *Leucodon coreensis* also differs from *L. sciuroides* in having straight rather than arching stems and short-ovoid rather than cylindric capsules. However, capsules in *L. sciuroides* are extremely rare while those of *L. coreensis* occur only sporadically. *Leucodon coreensis* grows in mixed and broad-leaved forests on the trunks of *Abies*, *Acer*, *Quercus*, *Tilia*, *Fraxinus*, *Carpinus*, *Betula*, *Ulmus*, *Phellodendron*, and occasionally on rocks or newly fallen logs.

- Stem central strand present; many Russian regions, but absent from continental Russian Far East 4

4. Capsules immersed; setae <1(–1.5) mm long; Caucasus and Crimea 4. *L. immersus*

The species pair *L. immersus* and *L. sciuroides* are nearly impossible to separate when sporophytes are absent. The pair can be distinguished using molecular markers, but in a practical sense this is not too helpful. Fortunately, *L. immersus* often occurs with sporophytes (in *L. sciuroides* sporophytes are very rare) and *L. sciuroides* often has abundant brood branches. Although brood branches sometimes occur in *L. immersus*, they are rare and never abundant. *Leucodon immersus* is usually found at low (below 1000 m) elevations in the Caucasus, although in Dagestan some collections have been found at 1800 and 2250 m. This species is also known from western Turkmenistan, Iran, Turkey, and single records in southernmost Ukraine and Bulgaria.

- Capsules exserted; setae 3–10 mm long; widespread in Russia 5. *L. sciuroides*

For the differentiation of *Leucodon sciuroides* from *L. immersus* and *L. coreensis* see comments under those species. *Leucodon sciuroides* is a widespread species in broad-leaved European forests, but this forest type is not common in Russia. In Russia this species is more or less common in the Caucasus, eastern and western European Russia, and Kaliningrad Province. In Central European Russia in the 20th century this species was nearly eradicated as an epiphyte, but maintained its presence on occasional calcareous outcrops. In the Ural mountains and southern Siberia it is moderately rare with isolated populations extending to central Yakutia. Although absent from the mainland of the Russian Far East, it occurs on Sakhalin Island and the Kuril Islands (and it occurs also in Japan). Numerous brood branches are usually present in this species.

1. ***Leucodon pendulus* Lindb., Contr. Fl. Crypt. As. 273. 1872. — Левкодон повислый. Рис. 83, 81E–F.**

Вторичный стебель в проксимальной части на протяжении 2–4 см простертый до несколько восходящего, облиственный сравнительно крупными листьями, затем становящийся тонким и свисающим, от дуговидно до улиткообразно согнутого в висячей части, с гораздо более мелкими листьями, простой или неправильно ветвящийся, 5–10(–20) см дл.; центральный пучок отсутствует. *Листья* в прилегающей к субстрату части 1.0–2.5×0.4–1.0 мм, яйцевидно-ланцетные, слабо складчатые, в свисающих частях постепенно более мелкие; клетки 30–50×5–8 μm, очень толстостенные. *Специализированные органы вегетативного размножения* отсутствуют. *Спорофиты* изредка. *Ножка* 3–4 мм. *Коробочка* невысоко поднятая над перихецием, цилиндрическая, 1.0–1.5 мм дл. Предперистомы нет. *Зубцы экзостомы* сверху на дорсальной стороне папиллозные; *эндостом* свободный, с б. м. высокой базальной мембраной и короткими сегментами. *Споры* 17–37 μm.

Описан с российского Дальнего Востока (р. Бурей) по сборам Федора Богдановича Шмидта (1832–1908). Ареал вида сравнительно небольшой: он встречается в Японии на Хоккайдо и Хонсю, на Корейском полуострове, в северо-восточном Китае, а также в России, где растет на Сахалине (редко), на юго-востоке Якутии (район озера Б. Токо) и обычен по всему Приморью и Приамурью; весьма част в долинных лесах, где влажность воздуха постоянно высокая, но спорадически встречается и в лесах других типов. После огромной

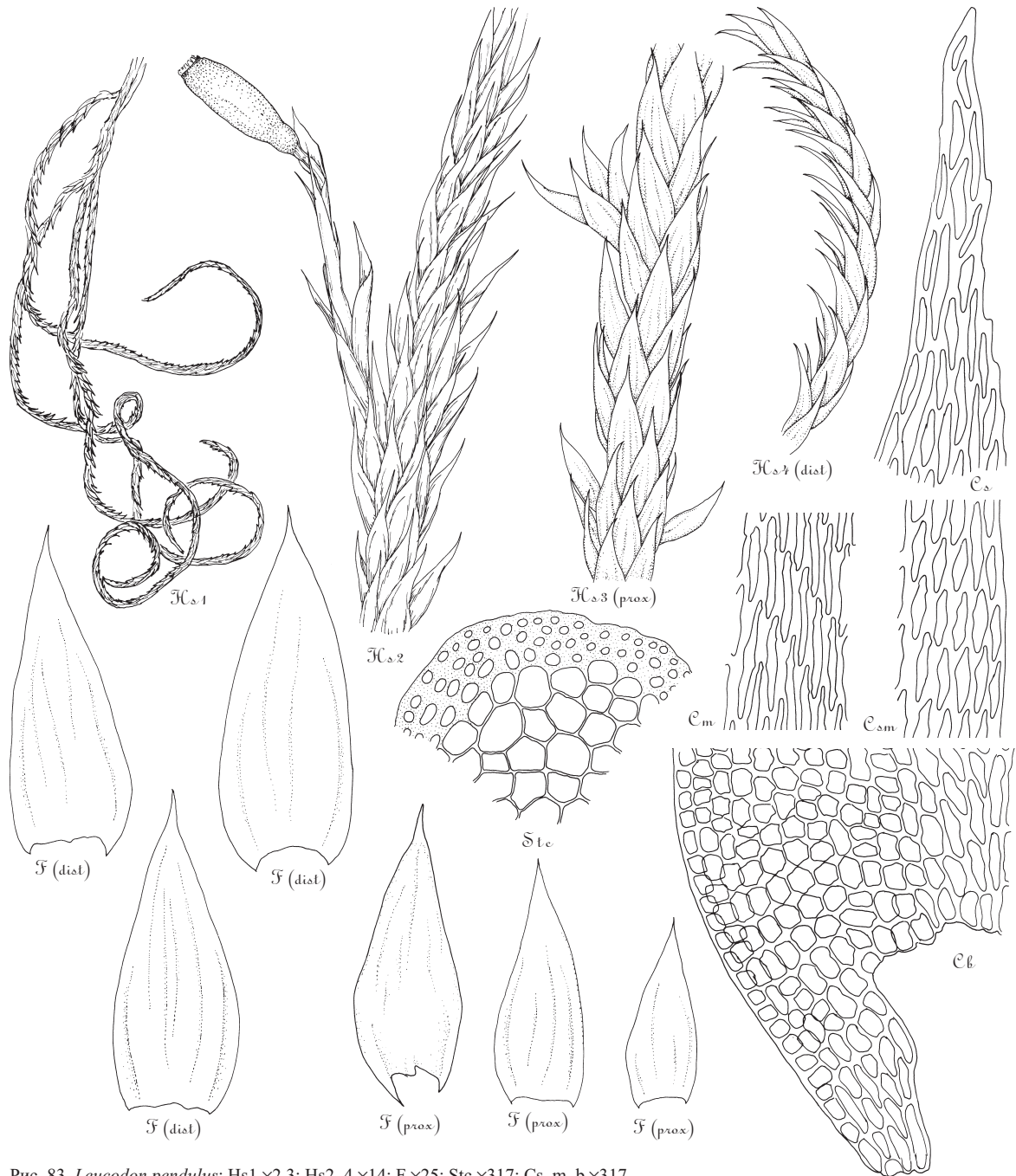


Рис. 83. *Leucodon pendulus*: Hs1 $\times 2.3$; Hs2–4 $\times 14$; F $\times 25$; Stc $\times 317$; Cs, m, b $\times 317$.

дизъюнкции этот вид был выявлен Ю.В. Коротковым в Кинешемском районе Ивановской области, на стволе осины (МНА). Возможно, это был случайный занос; при повторных поисках в этом районе вид найден не был. Растет обычно в темнохвойных и смешанных лесах на стволах и ветвях *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Quercus*, *Fraxinus*, *Acer*, *Betula*, *Tilia*, *Alnus*, *Syringa*, на стволиках лиан *Actinidia*; реже встречается в более сухих широколиственных лесах, изредка вырастает на камнях.

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

Вид имеет весьма характерный облик, напоминающий мхи, свешивающиеся с ветвей деревьев во влажных тропических и субтропических лесах. В России подобных видов больше нет. Кавказский *L. flagellaris*, единственный из российских видов, у которого побеги также свешиваются, выглядит совсем иначе: он растет довольно плотной зарослью на ветвях деревьев и свешивается густой “занавеской”, побеги его слабо закрученные; также он отличается от *L. pendulus* и строением перистомы (зубцы экзостомы на дорсальной стороне гладкие), больше похожего на *L. sciuroides*, с которым он сходен также и наличием в стебле центрального пучка. *Leucodon pendulus* отличается от других представителей рода наличием сегментов эндостомы, хотя и низких (и в нашем материале не всегда представленных), в связи с чем А. Ногути предлагал выделять его в особый монотипный род *Leucodontella* Nog. (Noguchi, 1947), впоследствии подрод *Leucodon* subgen. *Leucodontella* (Nog.) Nog. (Akiyama, 1988).

2. ***Leucodon flagellaris* Lindb. ex Broth., Acta Soc. Sci. Fenn. 19(12): 138. 1892. — Левкодонт флагелловидный.** Рис. 84.

Вторичный стебель в проксимальной части на протяжении до 2–3 см простертый до несколько восходящего, облиственный сравнительно крупными листьями, затем становящийся тонким, извилистым и свисающим и тогда до 3–7 см дл.; центральный пучок развит. **Листья** 1.0–2.5×0.4–1.0 мм, в свисающих частях постепенно более мелкие, яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, постепенно заостренные, слабо складчатые; **клетки** в верхней части листа 30–35×5–7 μm, в средней части 18–23×7–9 μm, к основанию изодиаметрические, 10–15 μm, зона коротких клеток основания листа до 1/4 длины листа. **Специализированные органы вегетативного размножения** отсутствуют. **Спорофиты** изредка. **Ножка** 3–5 мм. **Коробочка** невысоко поднятая над перихецием, цилиндрическая, около 1.5 мм дл. Предперистомы нет. **Зубцы экзостомы** вверху на дорсальной поверхности в верхней части папиллозные, ниже гладкие; **эндостом** состоит только из базальной мембраны, без сегментов. **Споры** 26–45 μm.

Leucodon flagellaris был описан из двух местонахождений в Грузии, в Радше и Сванетии, в среднем горном поясе. Й. Подпера (Podpera, 1954) приводит этот вид для Кашмира, на 3300–3800 м над ур. м., а Р. Дюлл (Duell, 1985) из Турции, однако эти указания требуют проверки. Для острова Корфу, Греция вид указывался ошибочно. В России *L. flagellaris* известен с Кавказа (Кавказский и Тебердинский заповедники), где растет в среднегорном поясе, часто на мертвых ветвях пихты, *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach.

Mu Krl Ar Ne ZFI NZ Km Kmu Ura
Kn Le Ps No Vo Ki Ud Pe Sv
Sm Br Ka Tv Msk Tu Ya Iv Ko V1 Rz Nn Ma Mo Chu Ta Ba Che
Ku Be Orl Li Vr Ro Tm Pn Ul Sa Sr Vlg Kl As Or
Cr **Krd Ady St KCh** KB SO In Chn Da
YG Tan SZ NI Ynw Ynh Yne VI Chw Chc Chs Chb
Uhm YN HM Krn Tas Ev Yol Yyi Yko Mg Kkn
Sve Krg Tyu Om Nvs To Krm Irm Yc Yvl Yal Khn Kks Kam Kom
Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk
Am Khm Khs Evr Prm Sah Kur

Leucodon flagellaris отличается от *L. sciuroides* габитусом, многочисленными тонкими свисающими побегами, относительно более узкими листьями (3:1, а не 2:1 у *L. sciuroides*), с относительно более длинными клетками, более короткой ножкой коробочки, овальной, а не цилиндрической формой коробочки и отсутствием предперистомы. Свисающие побеги есть в роде *Leucodon* еще у *L. pendulus*, однако у последнего вида отсутствует центральный пучок (развит у *L. flagellaris*) и побеги кольцеобразно или улиткообразно закрученные (извилистые, но почти не загнутые у *L. flagellaris*).

3. ***Leucodon immersus* Lindb., Öfvers. Finska Vetensk.-Soc. Förh. 12(2): 72. 1869[1870]. — Leucodon caucasicus Jur. & Milde, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 20: 599. 1870. — Левкодонт погруженный.** Рис. 85, 82.

Вторичный стебель восходящий, в сухом состоянии сильно дуговидно согнутый, простой или неправильно ветвящийся, 2–5 см дл.; центральный пучок развит. **Листья** 1.7–3.0×0.7–1.4 мм, яйцевидные, постепенно заостренные, сильно складчатые; **клетки** в верхней части листа 30–40×6–8 μm, в средней части листа 15–23×5–9 μm, к основанию изодиаметрические, около 10 μm, зона коротких клеток основания листа до 2/3 длины листа. **Вегетативное размножение** с помощью выводковых веточек, скученных в пазухах верхних листьев, встречающихся редко и в небольшом количестве. **Спорофиты** относительно часто. **Ножка** 0.3–0.5 мм. **Коробочка** погруженная в перихециальные листья, цилиндрическая, до 2.0 мм дл. **Зубцы экзостомы** на дорсальной стороне вверху папиллозные, ниже гладкие, предперистом представлен дополнительными отложениями на поверхности зубцов экзостомы; **эндостом** в виде низкой базальной мембраны. **Споры** (20–)30–48 μm.

Описан с подножий горы Арарат (с 1921 года территория Турции). Распространенный и массовый вид на Кавказе; кроме того, он указывался для Туркмении, Ирана, Израиля, Болгарии и Украины (Херсонская область). В российской части Кавказа это преимущественно низкогорный вид, встречающийся на Западном и Центральном Кавказе до 1000 м над ур. м., с единичными находками до 1500 м. В Дагестане, однако, этот вид встречается до 1800

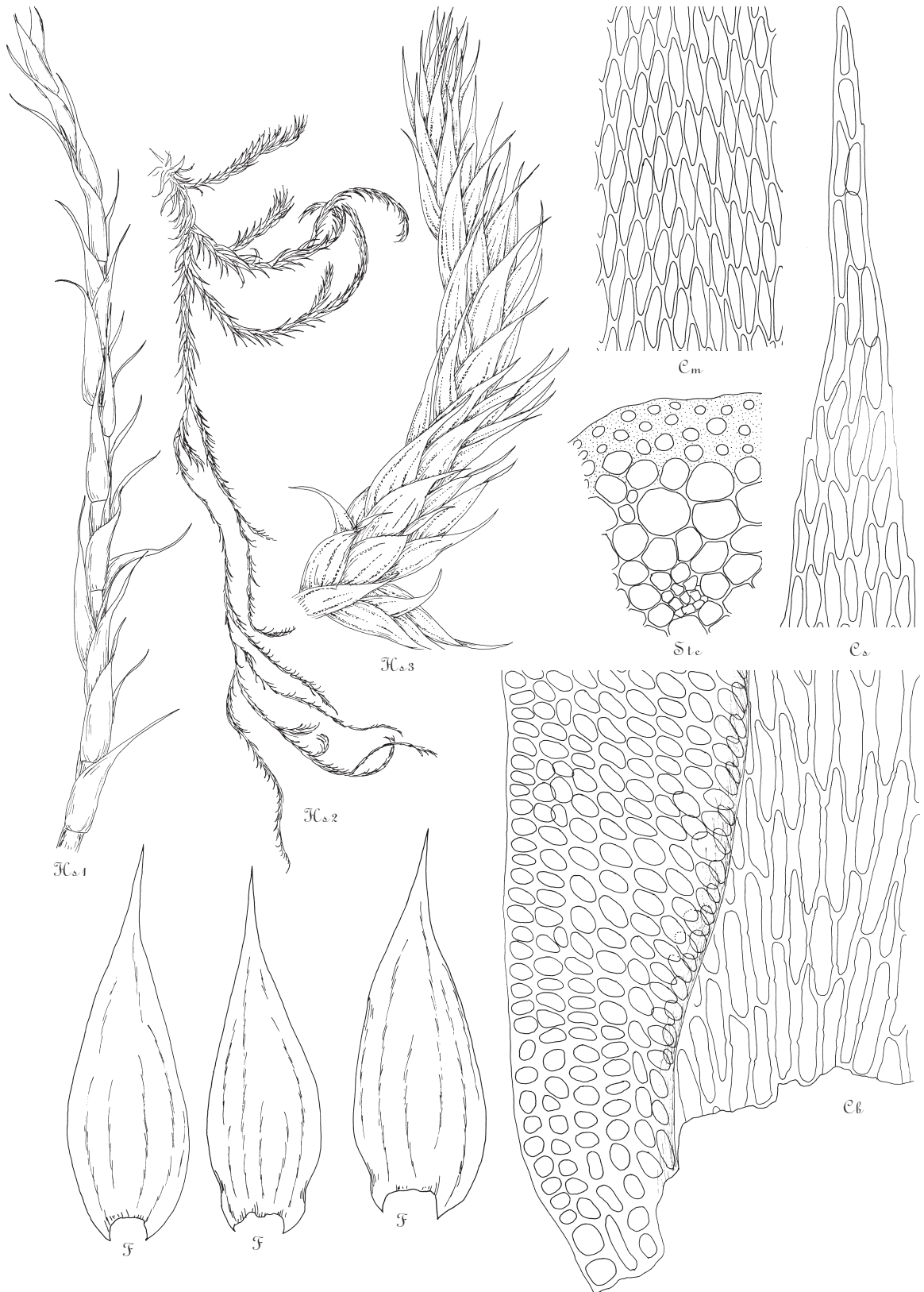


Рис. 84. *Leucodon flagellaris*: Hs2 $\times 3.2$; Hs1, 3 $\times 14$; F $\times 25$; Stc $\times 320$; Cs, m, b $\times 320$.

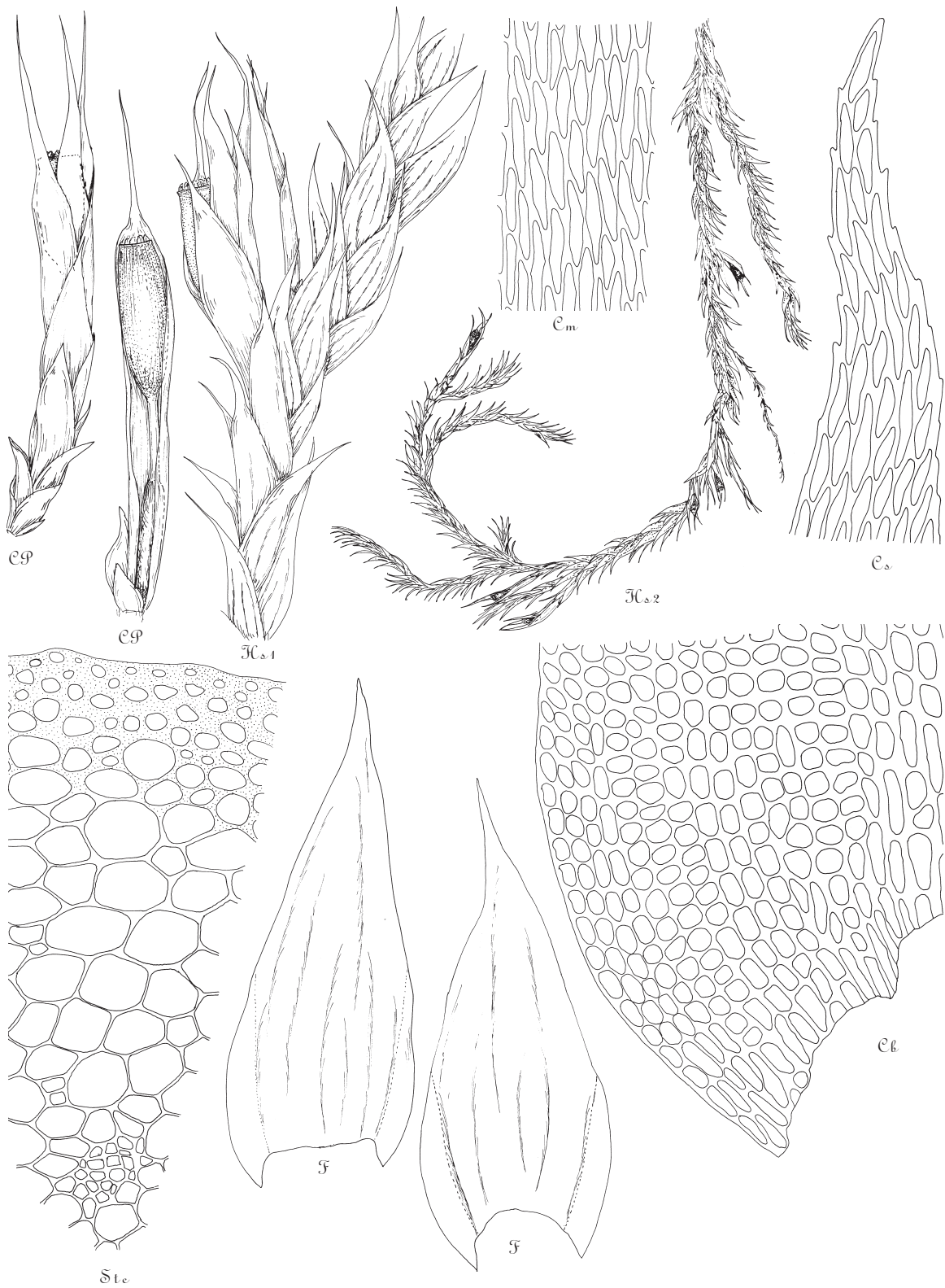


Рис. 85. *Leucodon immersus*: Hs2 $\times 2.9$; Hs1 $\times 13.6$; CP $\times 13.6$; F $\times 25.6$; Stc $\times 288$; Cs, m, b $\times 288$.

м над ур. м., отдельные находки на 2250 м. Растет на камнях и стволах деревьев, в частности, *Quercus*, *Fraxinus*, *Fagus*, *Tilia*, *Castanea*, *Juglans*, *Euonymus*, *Caprinus* и др. Во многих случаях в обширных дерновинках вида оказывается возможным найти коробочки.

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

Это единственный вид рода на территории России с погруженными коробочками, что позволяет легко его определять. Комментарий по поводу определения стерильных растений см. в дискуссии к *L. sciuroides*.

4. *Leucodon coreensis* Cardot, Beih. Bot. Centralbl. 17: 23. 15. 1904. — **Левкодон корейский**. Рис. 86.

Вторичный стебель восходящий, дуговидно согнутый, в сухом состоянии сильно согнутый, простой или неправильно ветвящийся, 1–2(–5) см дл.; центральный пучок отсутствует. *Листья* 1.6–2.6 × 0.7–1.1 мм, яйцевидные, постепенно заостренные, сильно складчатые; *клетки* в верхней части листа 25–35 × 6–8 μm, в средней части около 20 × 8 μm, к основанию изодиаметрические, около 10 μm в диам., зона коротких клеток углов основания листа до 1/3–1/2 длины листа. *Специализированные органы вегетативного размножения* отсутствуют. *Спорофиты* изредка. *Ножка* 3–5 мм. *Коробочка* высоко поднятая над перихецием, овальная, 1.2–1.4 мм дл. *Зубцы экзостомы* на дорсальной стороне вверх папиллозные, ниже гладкие, предперистом представлен дополнительными отложениями на поверхности зубцов экзостомы; *эндостом* в виде низкой базальной мембраны. *Споры* 25–35 μm.

Описан из Кореи. Встречается в Японии, Корее, Китае. В России *L. coreensis* известен только с Дальнего Востока, где растет в Приморье и Приамурье в смешанных и широколиственных лесах, на стволах *Abies*, *Acer*, *Quercus*, *Tilia*, *Fraxinus*, *Carpinus*, *Betula*, *Ulmus*, *Phellodendron* и изредка встречается также на камнях и валежнике.

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

Данный вид внешне мало отличается от *L. sciuroides* и их отличия касаются, главным образом, центрального пучка стебля (у *L. coreensis* отсутствует, у *L. sciuroides* развит). Кроме того, у *L. coreensis* неизвестны скученные в пазухах верхних листьев выводковые веточки, которые, однако, хотя и нередко, но далеко не всегда встречаются у *L. sciuroides*, а также относительно короткая ножка спорофита, 3–5 мм. В целом группа коротких клеток основания листа у *L. coreensis* менее обширная, чем у *L. sciuroides*, до 1/2–1/3 длины листа, а не до 2/3–3/4. Вопрос с определением *L. coreensis* обычно, однако, не стоит, поскольку в континентальной части российского Дальнего Востока, где он встречается, других похожих видов рода нет. На Сахалине и Курильских островах, однако, все немногочисленные образцы *Leucodon* имеют центральный пучок в стебле и многочисленные выводковые веточки и, таким образом, относятся к *L. sciuroides*.

5. *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwägr., Sp. Musc. Frond. Suppl. 1(2): 1. 1816. — *Fissidens sciuroides* Hedw., Sp. Musc. Frond. 161. 1801. — **Левкодон беличий**. Рис. 87, 81A–D.

Вторичный стебель восходящий, дуговидно согнутый, в сухом состоянии сильно согнутый, простой или неправильно ветвящийся, 1–4 см дл.; центральный пучок развит. *Листья* 1.8–2.8 × 0.8–1.3 мм, яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, постепенно заостренные, сильно складчатые; *клетки* в верхней части листа 30–40(–55) × 5–8 μm, в средней части 10–25 × 7–9 μm, к основанию изодиаметрические, около 10 μm в диам., зона коротких клеток основания листа до 2/3 длины листа. *Вегетативное размножение* с помощью выводковых веточек, скученных в пазухах верхних листьев, встречаются часто и бывают весьма обильны. *Спорофиты* очень редко. *Ножка* 5–10 мм. *Коробочка* высоко поднятая над перихецием, цилиндрическая, 1.8–2.5 мм дл. *Зубцы экзостомы* на дорсальной стороне вверх папиллозные, ниже гладкие, предперистом представлен дополнительными отложениями на поверхности зубцов экзостомы; *эндостом* в виде низкой базальной мембраны. *Споры* 25–35 μm.

Описан из Центральной Европы. Вид встречается практически во всех странах Западной Европы, в Макаронезии, Северной Африке, странах Ближнего Востока, Гималаях, Монголии, Китае, Японии. В России это частый вид в зоне широколиственных лесов и местами он также заходит в таежную зону, особенно в горных районах, где проникает до гор Кольского полуострова (68° с. ш.) и Полярного Урала (67°40' с. ш.). В Сибири нередко на Алтае, в Саянах и горах Забайкалья, но в равнинные районы Западной Сибири практически не заходит. Вместе с тем, в Эвенкии и Якутии, где много

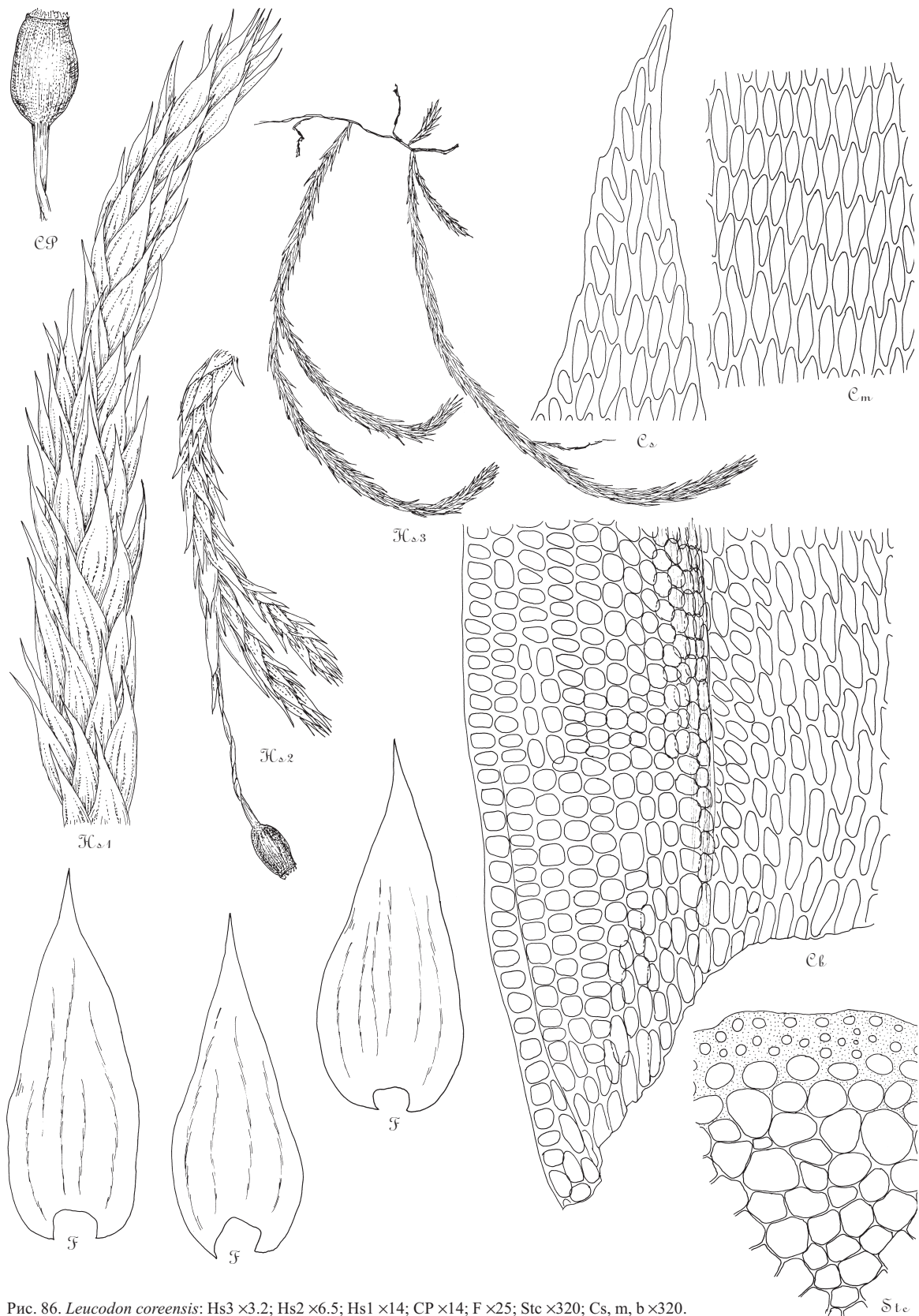


Рис. 86. *Leucodon coreensis*: Hs3 $\times 3.2$; Hs2 $\times 6.5$; Hs1 $\times 14$; CP $\times 14$; F $\times 25$; Stc $\times 320$; Cs, m, b $\times 320$.



Рис. 87. *Leucodon sciurioides*: Hs1 $\times 6.5$; Hs2 $\times 6$; Hs3 $\times 13.5$; F $\times 25$; FL $\times 76$; C m, b $\times 285$.

скальных выходов, он проникает на север до 65° с. ш. В континентальной части Дальнего Востока найден пока только в Ботчинском заповеднике, флора мхов которого более сходна с Сахалином, нежели с континентальной частью Хабаровского и Приморского краев. Прочие же указания из последних регионов относятся к *L. coreensis*, который, однако, отсутствует на Сахалине и Курилах, где после дизъюнкции вновь появляется *L. sciuroides*. На Кавказе, в Калининградской области, на Южном Урале *L. sciuroides* является довольно частым эпифитом, севернее же он растет б. ч. на камнях и скалах, преимущественно на карбонатных породах. Растения с коробочками умеренно часто встречаются в Западной Европе, но очень редки в России, где они известны по единичным находкам с Алтая, Кавказа и из Смоленской области.

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

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

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

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

Cr Krd Ady St KCh KB SO In Chn Da

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

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

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

Al Alt Ke Kha Ty Krs Irs Irb Bus Bue Zbk

Am Khm **Khs** Evr Prm **Sah Kur**

Вид легко узнать в природе по сравнительно крупным размерам растений, дуговидно согнутым побегам и сильно складчатым листьям без жилки. На большей части территории России, за исключением Кавказа и юга российского Дальнего Востока, это единственный представитель рода, и задача определения его до вида не стоит. Отличия дальневосточного *L. coreensis* обсуждаются в комментариях к этому виду. Наиболее сложной является ситуация на Кавказе, где распространены два близких вида, *L. flagellaris* и *L. immersus*. Сразу следует отметить, что скудные образцы не вполне развитых растений в данном случае определить только по морфологическим признакам невозможно. Развитые растения *L. flagellaris* имеют многочисленные тонкие свисающие побеги, однако на ранних стадиях развития растения этого вида простерты по субстрату и имеют более крупные, хотя и несколько более узкие листья. Избежать проблем с определением помогает сбор крупных дерновинок, по которым можно судить, имеется ли тенденция к утончению побегов или нет.

Пара *L. sciuroides* – *L. immersus* Lindb. весьма проблематичная. Последний вид отличается от *L. sciuroides* коробочкой, погруженной в перихециальные листья, а не высоко поднятой на длинной ножке, а также очень редким развитием выводковых веточек. В стерильном состоянии отличить эти виды практически невозможно. На Кавказе, однако, *L. immersus* образует спорофиты довольно часто, и в целом эти виды отличаются по своему высотному распространению: в нижнем горном поясе преобладает *L. immersus*, часто встречающийся со спорофитами, но при этом растения с погруженными

коробочками обычно растут ниже 1000–1500 м, и только в восточных районах Кавказа *L. immersus* нередок до 1800 м, а наибольшая высота, на которой он отмечен, 2250 м над ур. м. Стерильные растения с многочисленными выводковыми веточками, относимые к *L. sciuroides*, на Кавказе встречаются, как правило, выше в горах, хотя единичные находки есть и на уровне моря. К северу от Новороссийска *L. sciuroides* становится массовым видом на побережье, тогда как *L. immersus* здесь уже не встречается. Растения с коробочками на длинной ножке с Кавказа были собраны считанное число раз в Абхазии.

Род 2. *Dozya* Sande Lac. — Дозия

Растения крупные, растущие обширными, б. м. плотными дерновинками, темно-красновато-бурые. *Вторичный стебель* простертый, приподнимающийся, или, при росте на вертикальных поверхностях, отклоняющийся от субстрата, б. м. правильно перисто ветвящийся, причем веточки, как и стебель, дуговидно изгибаются и отклоняются от субстрата; центральный пучок отсутствует. *Листья* ланцетные, постепенно суженные к коротко и узко заостренной и иногда слегка оттянутой верхушке, книзу полого закругленные к узко сердцевидному основанию, глубоко продольно складчатые; край плоский, цельный; *жилка* простая, сравнительно тонкая, до 0.75–0.85 длины листа; *клетки* в верхней части и средней листа от удлиненно ромбоидальных до линейных, в основании у жилки линейные, окрашенные, в углах основания квадратные клетки с сильно утолщенными извилистыми стенками (толщина стенки больше ширины просвета) образуют б. м. резко отграниченную группу, выделяющуюся темной бурой окраской. *Перихециальные листья* линейно-ланцетные, с сильно загнутыми краями, охватывающими основание ножки; жилка слабее, чем в стеблевых листьях. *Ножка* длинная. *Коробочка* выдается из перихециальных листьев или б. м. высоко поднята над перихецием, продолговато-овальная. *Крышечка* с клювиком. *Колечко* не опадающее. *Перистом* состоит только из экзостомы, эндостом редуцирован; зубцы экзостомы ланцетные, гладкие, предперистом отсутствует, но в основании зубцов есть низкий “парастом”. *Споры* крупные, 35–65 μm, папиллозные. *Колпачок* клубковидный.

Тип рода – *Dozya japonica* Sande Lac. Род включает один вид, распространенный в Восточной Азии. Название в честь Франса Дози (Frans (François) Dozy, 1807–1856), голландского ботаника, написавшего в соавторстве с Ю.Х. Молкенбоером фундаментальную сводку по мхам Юго-

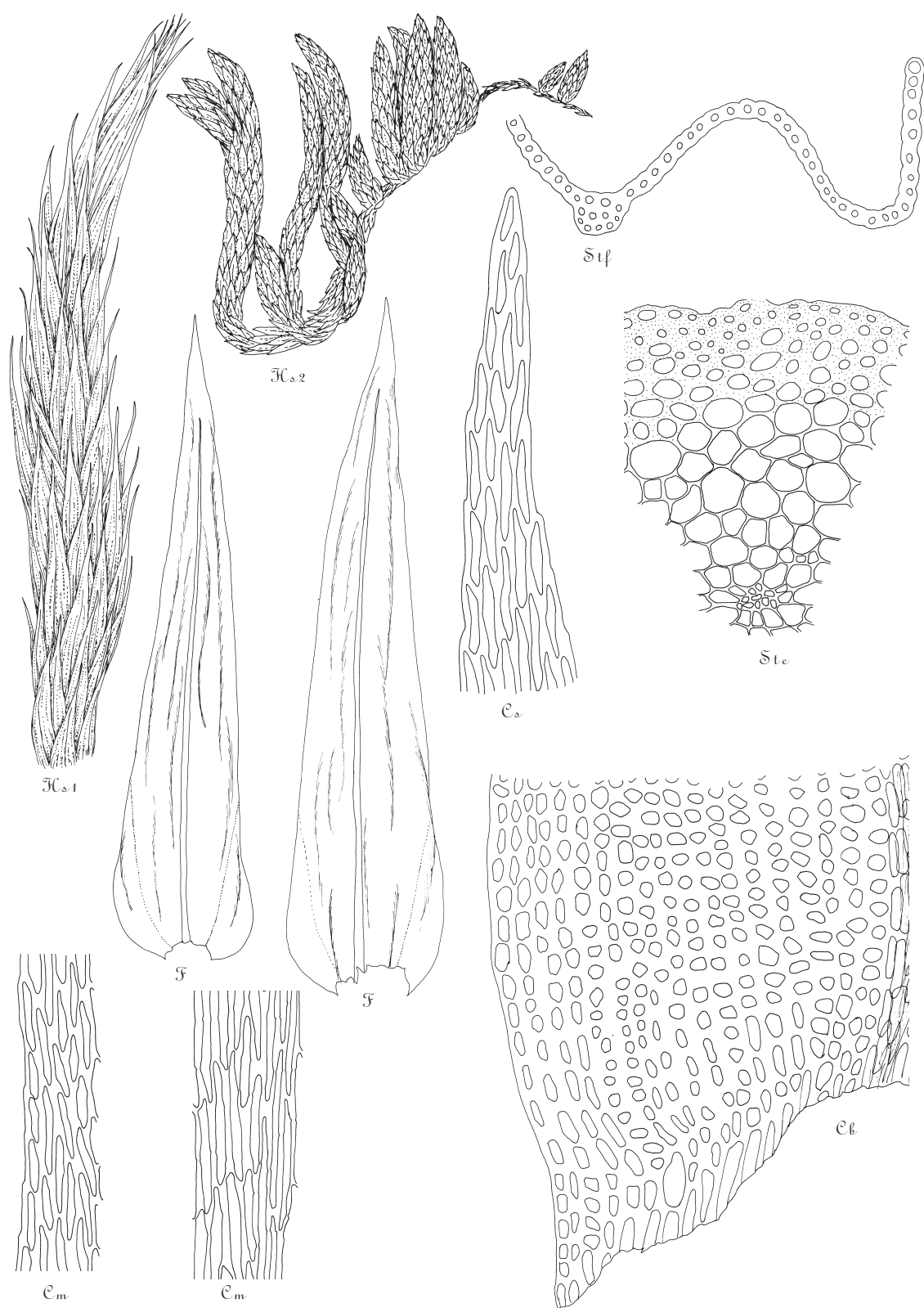


Рис. 88. *Dozya japonica*: $\mathcal{H}_{s2} \times 3$; $\mathcal{H}_{s1} \times 12.6$; $\mathcal{F} \times 25$; $\mathcal{S}_{te} \times 288$; $\mathcal{S}_{tf} \times 288$; $\mathcal{C}_s, m, b \times 288$.

Восточной Азии “Bryologia Javanica”, аналог европейской “Bryologia Europaea”.

♦ *Dozya* is a monospecific East Asian genus traditionally referred to Leucodontaceae. Some molecular phylogenetic evidence points to a different relationship (Cox *et al.*, 2010). However, other molecular phylogenetic evidence (Ignatov *et al.*, 2019a) is consistent with a placement in the Leucodontaceae. *Dozya* differs from *Leucodon* in having leaves with single costae that extend almost to the leaf apices, and extremely thick-walled alar cells. *Dozya japonica* often grows on cliffs along the sea coast in Primorsky Territory, but on the Kuril Islands and in Japan it occurs on rocks in mountainous areas; in Japan it also grows on tree trunks.

1. ***Dozya japonica*** Sande Lac. in Miq., Ann. Mus. Bot. Lugduno-Batavi 2: 296. 1866. — **Дозия японская**. Рис. 88.

Простертая часть *стебля* до 5 см дл., отстоящая от субстрата до 1.5 см дл., веточки до 1.0 см дл. *Листья* 2–2.5×0.6–0.8 мм; *клетки* пластинки в верхней части листа 20–50×10 μm, просвет клеток углов основания листа 5–10×5 μm, стенки 6–8 μm толщиной. *Спорофиты* с территории России неизвестны. [*Ножка* 6–8 мм. *Коробочка* 2–3 мм дл. *Крышечка* 0.7–0.9 мм дл. *Зубцы экзостомы* 400×50 μm. *Споры* 35–65(–80) μm.]

Описан из Японии. Распространен от юга российского Дальнего Востока до Кореи и провинции Цзилинь в Китае, а также по всей Японии и на Филиппинах. В России впервые выявлен Л.В. Бардуновым и В.Я. Черданцевой (1982) в Приморье, где в настоящее время известен к югу от пос. Ольга. Практически все сборы сделаны на скалах по берегу моря, за исключением окрестностей Находки, где вид рос на горе Сестра, также недалеко от моря, но на гребне горы, на 350 м над ур. м.; есть также один сбор со ствола липы. На острове Шикотан *Dozya*, однако, растет не только на приморских скалах, а в Японии характерным местообитанием вида считаются стволы деревьев и камни в горах.

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

Вид можно отличить по крупным мощным растениям темно-бурого цвета, имеющим облик очень крупного *Leucodon*, но выделяющимся цветом и размерами, а также наличием жилки.