

## NETEROSCYPHUS (GEOCALYCACEAE, HEPATICAE) – НОВЫЙ РОД ПЕЧЕНОЧНИКОВ ДЛЯ РОССИИ

### NETEROSCYPHUS (GEOCALYCACEAE) – A NEW LIVERWORT GENUS FOR RUSSIA

А. Д. ПОТЕМКИН<sup>1</sup>

A. D. POTEMKIN<sup>1</sup>

Abstract

The genus *Heteroscyphus* is recorded for the first time from Russia from Primorye Territory, southern part of the Russian Far East, Lozovskiy Nature Reserve (ca. 43°13-14' N 134°01-02' E, ~300 m alt.). The plants were identified as *H. planus* f. *subinteger* – a small form of the species with subentire leaves. Distinctive features of the genus *Heteroscyphus* from the most close genus *Chiloscyphus* s.l. (subgenera *Chiloscyphus* and *Lophocolea*) are listed. Differentiation of sterile plants of *H. planus* f. *subinteger* from species of *Pedinophyllum*, *Chiloscyphus* s.str., and *Ch. appalachicola* which may be confused with it is given. Complete description, illustrations and key to differentiation of *H. planus* from *H. argutus*, *H. coalitus* and *H. tener* which occurrence is most probable in Russia are provided.

Резюме

Род *Heteroscyphus* впервые выявлен в России в материалах из Лазовского заповедника (ca. 43°13-14' с.ш. 134°01-02' в.д., ~300 м над у.м.) и представлен *H. planus* f. *subinteger* – мелкой формой вида с преимущественно цельными листьями. В статье охарактеризованы отличительные черты рода *Heteroscyphus* от наиболее близкого рода *Chiloscyphus* s. l. (подроды *Lophocolea* и *Chiloscyphus*) и обсуждены отличия *H. planus* f. *subinteger* от видов *Pedinophyllum*, *Chiloscyphus* s.str. и *Ch. appalachicola*. Приводятся полное описание *H. planus*, иллюстрации российских растений, и ключ для дифференциации *H. planus* от *H. argutus*, *H. coalitus* и *H. tener*, нахождение которых на территории России наиболее вероятно.

В ходе изучения коллекций, собранных в 2002 г. в Лазовском заповеднике Приморского Края был выявлен представитель нового для России рода *Heteroscyphus* Schiffn., а именно *Heteroscyphus planus* (Mitt.) Schiffn.

Род *Heteroscyphus* распространен в основном во влажных тропических и субтропических лесах, преимущественно Южного полушария. Из сопредельных с Россией районов Восточной Азии известно десять видов, встречающихся в основном в центральных и южных районах Японии и Китая (Piippo, 1990; Furuki, Mizutani, 1994). Отсутствие монографической обработки рода не позволяет точно определить число видов рода. В Index Hepaticarum (Bonner, 1966) под родовым названием *Heteroscyphus* приводятся 75 видов, часть из которых сведена в синонимы. Позже Engel и Schuster (1984) перенесли в род *Heteroscyphus*

21 вид, ранее относившийся к *Chiloscyphus* Corda, а Piippo (1985) описала еще один новый вид *H. sarawaketanus* Piippo из Новой Гвинеи. He-Nygren и Piippo (2003: 327) отмечают, что под родовым названием *Heteroscyphus* известно более 100 валидных названий. Морфологически род *Heteroscyphus* чрезвычайно разнообразен и включает виды как с очередными, так и супротивно расположенными цельными и/или лопастными, цельнокрайными и/или зубчатыми по краю листьями, обычно срастающимися вентральными основаниями с вышележащими амфигастриями, которые сильно варьируют по форме и размерам. Важнейшими диагностическими признаками, отличающими *Heteroscyphus* от наиболее близкого рода *Chiloscyphus sensu lato* являются, прежде всего, особенности строения и расположения андроев и гинеев. Кро-

<sup>1</sup> – Россия 197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН – V. L. Komarov Botanical Institute Rus. Acad. Sci., Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376 Russia

Табл. 1. Отличия родов *Heteroscyphus* и *Chiloscyphus* s. l. (подроды *Chiloscyphus* и *Lophocolea*)

Признаки	<i>Heteroscyphus</i>	<i>Chiloscyphus</i> subg. <i>Chiloscyphus</i>	<i>Chiloscyphus</i> subg. <i>Lophocolea</i>
Расположение андроев	на мелких укороченных и лишенных нормальных листьев вентро-латеральных или вентральных интеркалярных ветвях	на главном стебле или латеральных терминальных или интеркалярных ветвях средних размеров, развивающих покровные и обычные листья	
Андрои	очень мелкие, колосковидные	слабо отличающиеся от стерильных участков побегов - с крупными листьями, с кармашком при основании дорсального края	средних размеров, колосковидные или образные вогнутыми при основании листьями, расположенными под периантием
Женские покровные листья	отличающиеся от стерильных листьев по форме, обычно с зубчатым и/или реснитчатым краем	сходные со стерильными листьями по форме, но мелко двухлопастные, цельнокрайные	сходные со стерильными листьями по форме, иногда ± зубчатые
Периангий	низкий	низкий	высокий
Калиптра	?никая, дежная	высокая, мясистая	никая, дежная
Стеблевой перигиний	часто развит	отсутствует	отсутствует
Направление вентрального края основания листа	обычно под углом к верхушке побега	обычно под углом к основанию побега, ± перпендикулярно стеблю, редко - ( <i>Lophocolea</i> ) - под углом к верхушке побега	
Срастание амфи-гастриев с основаниями листьев	обычно выражено	обычно не выражено	нередко развито (у региональных видов в секции <i>Lophocolea</i> )
Верхушка листа	зубчатая до цельнокрайной, от 2-3(4)-лопастной до ± закругленной	цельнокрайная, как правило, ± закругленная	цельнокрайная, как правило, 2(3)-лопастная
Угловые утолщения клеточных стенок листьев	часто развиты, но не характерны для региональных видов	не развиваются	обычно не развиваются

ме того, прослеживается ряд отличий по морфологии стерильных растений (Табл. 1).

В связи с использованием в настоящей работе широкой трактовки рода *Chiloscyphus* необходимо отметить, что такая трактовка рода, еще не закрепившаяся в отечественной литературе, была впервые предложена Engel & Schuster (1984). На основе анализа морфологических признаков и особенностей географического распространения родов *Chiloscyphus*, *Lophocolea* (Dumort.) Dumort. и *Heteroscyphus* ими показано близкое родство и происхождение *Chiloscyphus* от *Lophocolea*. В результате *Lophocolea* как позднее описанный род, включен в *Chiloscyphus* в ранге подрода. При этом подрод *Lophocolea* включает большую часть видов рода, а типовой подрод *Chiloscyphus* ограничен голарктическими видами, родственными *Chiloscyphus polyanthos* (L.) Corda. Остальные виды, ранее относимые к *Chiloscyphus* (Stephani, 1906-1909; и др.), включены в род *Heteroscyphus*. Обоснованность объединения *Lophocolea* и *Chiloscyphus* и рассмотрения *Heteroscyphus* как самостоя-

тельного рода подтверждена молекулярными исследованиями (He-Nygren & Piippo, 2003).

С относительно близлежащих к России территорий известны 4 вида рода *Heteroscyphus* – *H. argutus* (Reinw. et al.) Schiffn. и *H. tener* (Steph.) Schiffn., распространенные до китайской провинции Шенси, а также известные из Японии (Piippo, 1990; Furuki, Mizutani, 1994); *H. coalitus* (Hook.) Schiffn., с самыми северными указаниями как *H. bescherelei* (Steph.) S. Hatt. с о-ва Хоккайдо (Inoue, 1974) и из Кореи (Choe, 1980; Inoue, 1988); *H. planus*, с ближайшими местонахождениями на о-ве Хонсю (Inoue, 1974) и в китайской провинции Сычуань (Piippo, 1990).

Нахождение *H. planus* в Приморском крае лежит на северной границе распространения рода в мире (с тех же широт на о-ве Хоккайдо приводился *H. coalitus*) и является самым северным местонахождением вида в мире, расположенным примерно на 7° севернее известных его наиболее северных указаний из Японии, на о-ве Хонсю близ Токио (Inoue, 1974).

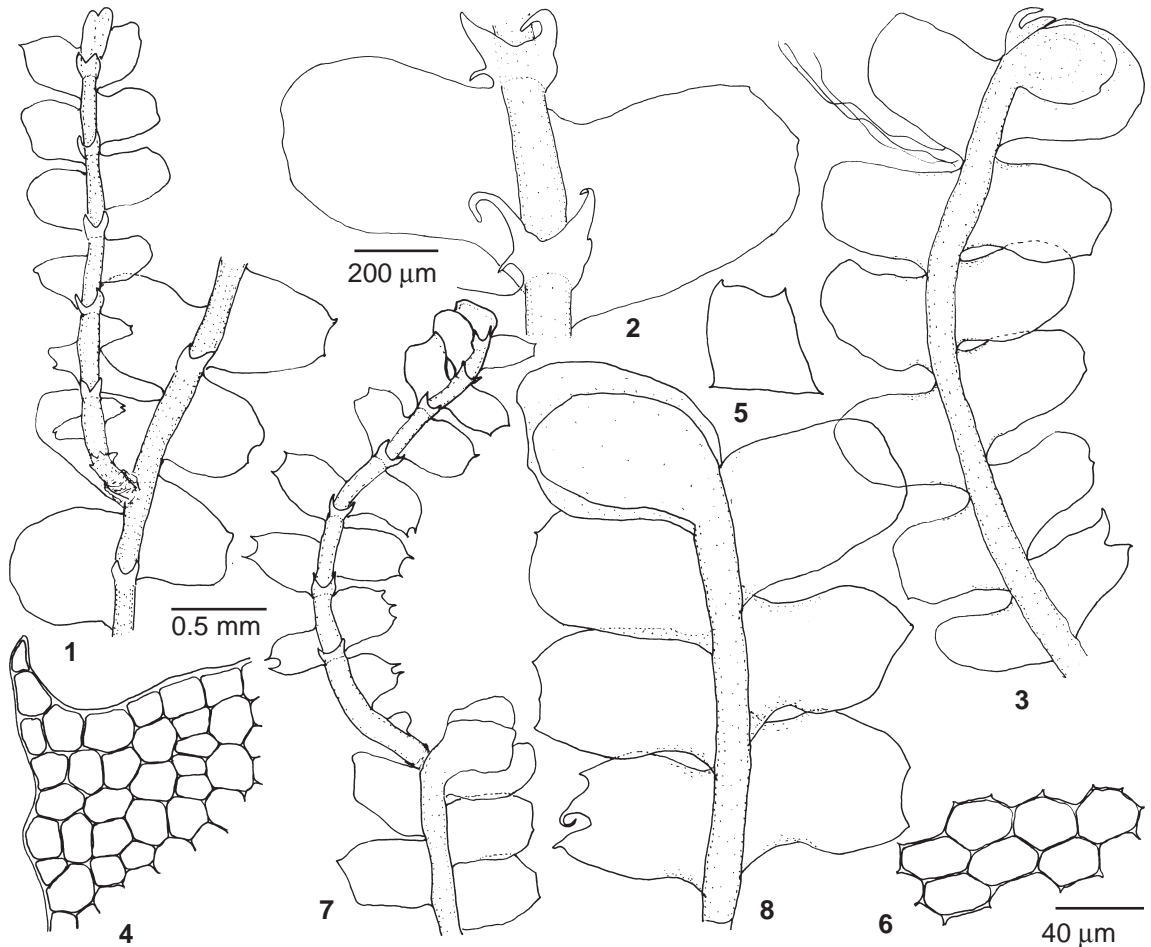


Рис. 1. *Heteroscyphus planus* (Mitt.) Schiffn. (Приморский край, Лазовский заповедник, кардон "Америка", *Потемкин и Коткова* 210106 (7-8); 210107 (1); 210109 (2-6), LE): 1-3,7,8 – участки побегов; 4 – вентральная лопасть листа; 5 – лист; 6 – клетки основания листа. Масштабные линейки: 0.5 mm – для 1, 3, 5, 7, 8; 200 μm – для 2; 40 μm – для 4, 6.  
 – Fig. 1. *Heteroscyphus planus* (Mitt.) Schiffn. (Primorye Territory, Lazovskiy Nature Reserve, cordon "America", *Potemkin & Kotkova* 210106 (7-8); 210107 (1); 210109 (2-6), LE): 1-3, 7, 8 – shoot sectors; 4 – ventral lobe of leaf; 5 – leaf; 6 – basal cells of leaf. Scale bars: 0.5 mm – for 1, 3, 5, 7, 8; 200 μm – for 2; 40 μm – for 4, 6.

***Heteroscyphus planus* (Mitt.) Schiffn.**  
 – 1910. Oesterr. Bot. Zeitschr. 60: 171. –  
*Chiloscyphus planus* Mitt. 1865. J. Proc. Linn.  
 Soc. London 8: 157. (Рис. 1)<sup>1</sup>.

Растения оливково-зеленые, после размачивания образцов со временем нередко становящиеся ржаво-коричневыми из-за плазмолизирующего клеточного содержимого, средних размеров, 1-5 см дл. и 0.7-3.5 мм шир., образующие прижатые к субстрату дерновинки на скалах и коре. Стебель 0.1-0.28 мм в диам., беспорядочно вентрально интеркалярно ветвящийся. Листья рыхло налегающие друг на друга до расставленных, на длинных (многолетних) побегах иногда образующие чередующиеся мелко-

и крупнолистные последовательности, обычно распростерты и лежащие в плоскости побега во влажном состоянии, преимущественно обращенные на спинную сторону - в сухом, языковидно-прямоугольные до почти трапециевидных, 0.6-1.8 мм дл. и 0.5-1.3 мм шир., усеченные на верхушке, несколько суженные чуть выше основания и расширенные у места прикрепления к стеблю, при этом в области сужения обычно несколько выпуклые; верхушка листа усеченно-дву- или трехзубчатая либо часто беспорядочно угловато-зубчатая до равномерно широко закругленной; края листа цельные, почти прямые до слабо выпуклых, при самом основании вентрального края, в области прикрепления, обычно ± изогнуты в направлении верхушки побега. Клетки листа субизодиаметрические на всем протяжении кроме самого основания, где могут преобладать немного удлиненные вдоль стебля, с тонки-

<sup>1</sup> – Описание репродуктивных структур гаметофита приведено по Nattori (1944) с учетом личных наблюдений, спорифита – по Inoue (1974).

ми до слабо утолщенных стенками и мелкими ± отчетливыми до неотчетливых треугольными угловыми утолщениями, в средней части листа от (20-)21-26 до 24-34 μm шир. и (22-)24-30(-32) до 26-38(-40) μm дл. соответственно (S. Hattori (1944: 47) приводит несколько более крупные размеры клеток, в верхушке листа 20 x 16 μm, в середине 35 x 36 μm, в основании 45 x 32 μm, не отражающие их изменчивости и несколько отличающиеся от размеров клеток изученных японских и российских образцов). Хлоропласты многочисленные, крупные, около 3 μm в диам. Масляные тела в изученном материале из Лазовского заповедника по 2-6 в клетках листа, 8-12 x 4-7 μm, ± тонкозернистого строения, занимающие большую часть полости клетки; согласно Hattori (1951: 75, pl. I: 25-26 & V: 8) они сильно варьируют по числу в клетке и, в зависимости от размеров, встречаются по 2-3, 4-7, 6-8 и до 15 в клетке; диапазон изменчивости размеров - 3-6 x 4.5-14 μm. Как можно судить по рисункам, масляные тела сильно варьируют и по структуре: от образованных несколькими гомогенными отдельностями и почти гроздевидных (Hattori, 1951, pl. I: 25-26) до довольно мелко, хотя отчетливо зернистых (Hattori, 1951, pl. V: 8). Амфигастрии мелкие, с одной или, редко, более или менее отчетливо с двух сторон срастающиеся с вентральными основаниями нижележащих листьев, глубоко разделенные широкой ± полулунной до закругленно V-образной вырезкой на две расходящиеся ± шиловидные, почти реснитчатые или ланцетные лопасти, часто при основании наружных краев с маленьким шиловидным зубцом.

Двудомные. Андроеи на укороченных вентральных интеркалярных ветвях, мелкие, колосковидные, образованы 5-8 парами покровных листьев. Гинецеи выглядят почти сидячими на стебле из-за расположения на видоизмененных укороченных вентральных интеркалярных ветвях, с тремя парами женских покровных листьев, из которых внутренние наиболее крупные, овальные, беспорядочно 2-3-лопастные, с дольчато-реснитчатыми-зубчатыми лопастями (степень развития ресничек и зубцов варьирует). Внутренние покровные амфигастрии немного короче листьев, с дольчато-зубчатым краем, разделенные на две лопасти в верхней части. Перiantoий колокольчатый, 1.5-2 мм дл., до середины трехлопастной, с яйцевидными лопастями, повторно разделенными на две лопасти на верхушке, с реснитчато-дольчатым краем и двулопастной верхушкой. Ножка спорофита из многих рядов клеток, около 36 клеток по окружности. Стенка коробочки 4-5-слойная, 35-40 μm толщиной. Наружный слой образован крупными клетками 40-50 x 45-58 μm, 15-18 μm толщиной, с немногочисленными (до 6 на одну стенку) мелкими почти узелковыми утолщениями как на продольных, так и на попереч-

ных стенках. Клетки внутреннего слоя 12-18 μm шир. и 8-10 μm толщиной, с неполными полукольчатыми утолщениями стенок. Споры 15-18 μm в диам., с мелкоочечной структурой поверхности. Элатеры рыло 2-спиральные, около 10 μm в диам.

**Описания и иллюстрации:** Stephani 1906-1909(1907): 213-214; Icones Hepaticarum: 613; Hattori, 1944: 46-48 (Latin), figs. 27, 28; Inoue, 1974: 84 (Japanese), 183 (English), pl. 42.

**Экология.** Слабо ацидофильный или нейтрофильный вид, произрастающий на скалах и коре.

**Распространение.** Япония, Китай, юг Дальнего Востока России.

Изученные растения с юга Дальнего Востока России представлены мелкими теньевыми формами вида, характеризующимися наиболее мелкими размерами облиственных побегов (1-2 см дл. и 0.7-1.8 мм шир.) и, соответственно, более тонкими стеблями (0.1-0.15 мм в диам.) и мелкими листьями (0.6-0.8 мм дл. и 0.5-0.7 мм шир.), которые, в подавляющем большинстве цельные, без зубцов и выемок на верхушке. При изучении образцов под лупой в полевых условиях бросается в глаза чередование крупнолистных и мелколистных участков хорошо развитых побегов - приростов различных лет. Такие морфотипы с ± цельными листьями соответствуют описанной Hattori (1944: 48, Fig. 28) f. *subinteger* S. Hatt.: "Planta tenera; folia caulina integerrima vel plus minus integra; cellulae foliorum tenerrima, parietibus tenuis, trigonis nullis". Форма известна только в стерильном состоянии и может быть легко спутана с мелкими растениями *Chiloscyphus sensu stricto* или с видами *Pedinophyllum*, которые наряду с характером облиственности имеют сходные размеры и спорадически развивают широко мелковыемчатые на верхушке листья, иногда с 2-3 зубцами на верхушках лопастей, проиллюстрированные Paton (1999, Fig. 202).

Среди отличительных черт *H. planus* f. *subinteger* от видов *Pedinophyllum* в стерильном состоянии следует отметить прежде всего характер прикрепления вентрального основания листа с направлением края к верхушке (а не под углом к основанию стебля); значительно более крупные двулопастные амфигастрии (а не рудиментарные, ± реснитчатые, несколько расширенные к основанию); исключительно вентральное интеркалярное (а не латеральное интеркалярное) ветвление.

Важнейшие отличия *H. planus* f. *subinteger* от *Chiloscyphus sensu stricto* – характер прикрепления основания вентрального края листа с направлением края под углом к верхушке (Рис. 1: 1-3, 5, 8), [а не под углом к основанию побега или перпендикулярно (см. Шляков, 1982: рис. 4)]; спорадическая встречаемость отдельных листьев с 1-3 короткими зубцами на верхушке, совершенно не характерных для *Chiloscyphus*; отсутствие терминального латерального ветвления, характерного для *Chiloscyphus*, и частое развитие только вентральных интеркалярных ветвей, не свойственных видам *Chiloscyphus*, развивающим наряду с частыми терминальными спорадические латеральные интеркалярные ветви; развитие амфигастриев с широкой вырезкой, обычно узко сростающихся с вентральными основаниями листьев одного ряда, а не свободных с узкой вырезкой.

Кроме того, исследователи, определяющие растения *Heteroscyphus planus* f. *subinteger* по определителю Schuster (1980) могут принять их за *Chiloscyphus appalachicola* (R.M. Schust.) J.J. Engel et R.M. Schust. (= *Lophocolea appalachicola* R.M. Schust. in Schuster, 1980) вследствие сходной формы листьев и амфигастриев, которые срстаются с основаниями листьев одного ряда. Принципиальные отличия *Heteroscyphus planus* f. *subinteger* – только вентральное интеркалярное ветвление [а не терминальное и латеральное интеркалярное]; характер прикрепления вентрального края листа, описанный выше; строение гаметангиев, обычных у *Chiloscyphus appalachicola* (табл. 1).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА  
*HETEROSCYPHUS*, НАХОЖДЕНИЕ КОТОРЫХ  
ВОЗМОЖНО В РОССИИ

1. Амфигастрии обычно лишь с одной стороны срстаются с вентральными основаниями листьев одного ряда. Листья ± прямоугольно-языковидные, реже – слабо трапециевидные . . . . . 2
- Амфигастрии обычно с обеих сторон срстаются с вентральными основаниями обеих рядов листьев. Листья трапециевидные или овальные . . . . . 3
2. Листья на верхушке с 1-2 обычно мелкими и широкими вырезками с короткими зубцами на верхушках “лопастей”

- (т.е. с 2-3 зубцами) или ± закругленные на верхушке без зубцов или с 1-3 зубцами . . . . . *H. planus*
- Листья на верхушке с (1-)3-10 зубцами, ± закругленные или с несколькими беспорядочными выемками . . . . . *H. argutus* (оп., илл.: Nees in Gottsche, Lindenberg, Nees, 1844: 183-184 и Stephani, 1906-1909(1907): 215 как *Chiloscyphus argutus* Nees, Icones Hepaticarum: 622-626, 687, 688; Piippo, 1985, Fig. 4: k-m)
3. Амфигастрии очень крупные, с шириной в (4-)5-8 раз превосходящей ширину стебля, яйцевидные до почковидных, мелко-выемчатые на верхушке, с ± развитыми зубцами по краям. Листья ± овальные, с максимальной шириной около середины или несколько выше, цельнокрайные . . . . . *H. tener* (оп., илл.: Stephani, 1906-1909(1907): 205 как *Chiloscyphus tener* Steph., Icones Hepaticarum: 580; Horikawa, 1932: Pl. 11, fig. 1-5 как *Saccogyna curiosissima* Horik.)
  - Амфигастрии значительно более мелкие, с шириной равной стеблю или превосходящей ширину стебля не более, чем в 3 раза, чрезвычайно изменчивые по форме от 2-лопастных до 4-6-зубчатых. Листья ± трапециевидные, сильно расширенные к основанию, с мелкой и широкой выемкой и двумя шиповидными зубцами на верхушках “лопастей”. . . . . *H. coalitus* (оп., илл.: Stephani, 1906-1909(1907): 211 (как *Ch. communis* Steph.), 212-213 (как *Ch. porrigens* Schiffn.), 214 (как *Ch. irregularis* Steph., *Ch. bescherellei* Steph.), 242 (как *Ch. coalitus*), Icones Hepaticarum: 595, 607, 614, 671; Inoue, 1974: 182-183, pl.41; 1988: 393-397, fig.1; Piippo, 1985: 141-143, fig. 4: a-g)

Предполагая нахождение на территории России указанных выше видов *Heteroscyphus*, необходимо отметить возможность принятия их за некоторые японские виды подрода *Lophocolea* рода *Chiloscyphus* (*Ch. nakajimae* (S. Hatt. et Inoue) J.J. Engel et R.M. Schust., *Ch. horikawanus* (S. Hatt.) J.J. Engel et R.M. Schust., *Ch. itoanus* (Inoue) J.J. Engel et R.M. Schust.) с амфигастриями, срстающимися одной или двумя сторонами с вентральными основаниями нижележащих листьев. Отмечен-

ные виды описаны и проиллюстрированы Н. Иноэ (1959) и распространены в центральной Японии. Наибольшее сходство с охарактеризованными выше видами *Heteroscyphus* проявляет *Ch. nakajimae*. Этот вид, вследствие  $\pm$  трапециевидных листьев и двулопастных амфигастриев, срастающихся основаниями часто с обоими рядами листьев, может быть спутан прежде всего с *H. coalitus*, от которого в стерильном состоянии отличается крупными уплощенно-яйцевидными амфигастриями, разделенными на 1/3-1/2 полулунной вырезкой на 2 заостренные лопасти без зубцов или с единичными зубцами по краям.

#### ИЗУЧЕННЫЕ ОБРАЗЦЫ (LE).

***Heteroscyphus planus*. Россия:** Приморский край, Лазовский заповедник, окрестности кардона "Америка" 43°13'-14' с.ш. 134°01'-02' в.д., обширными покрытиями на полностью до частично затененных сырых до слабо увлажненных поверхностях скал, в расщелинах и нишах по берегу р. Перекатной вместе с *Plagiochila porelloides* (Torrey ex Nees) Lindenb., *Radula japonica* Gottsche ex Steph. А.Д. Потемкин и В.М. Коткова, 210106+, 210107, 210109; **Japan:** Hep. Jap. Ser. 1 (1946) ed. S. Hattori, № 12 – два образца – один с цельнокрайными листья-

ми и мужскими побегам, другой – 2-3-зубчатыми на верхушке листьями и женскими побегам.

***Heteroscyphus argutus*. Japan:** Hep. Jap. Ser. 8 (1950) ed. S. Hattori, 109; **Vietnam:** 3. XII. 1966 I.V. Grusvickij 21/b-c, det. T. Poc; **Ülan:** Ins. Carolin, Dr. Martens vide S.O. Lindberg 1880; **Java:** V. Schiffner (Kryptogamae exsiccatae 883).

***Heteroscyphus coalitus*. Japan:** Hep. Jap. Exs. Ser. 6 (1954) ed. S. Hattori, 265; Hep. Jap. Ser. 11 (1960) ed. S. Hattori, 533; Hep. Jap. Ser. 9 (1958) ed. S. Hattori, 426; **Vietnam:** 3. XII. 1966 I.V. Grusvickij 21/b-c, det. T. Poc; **Java:** V. Schiffner (Kryptogamae exsiccatae 697); **New Guinea:** P. van Royen & H. Sleumer 5850 det. R. Grolle; D.H.Norris 65330 det. S. Piiippo.

***Heteroscyphus tener*. Japan:** Hep. Jap. Ser. 3 (1950) ed. S. Hattori, 112.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю глубокую признательность John J. Engel (Field Museum, Chicago) за помощь с литературой по роду *Heteroscyphus*. Сборы в Лазовском заповеднике Приморского края оказались бы невозможными без организационной помощи и поддержки О. К. Говоровой (БПИ, Владивосток) и заместителя директора Лазовского заповедника С. А. Хохрякова. Полевые работы в Приморском крае были частично поддержаны грантом СПбНЦ 2002 г. (бриологическая экспедиция).

#### ЛИТЕРАТУРА

- BONNER, C.E.B. 1966. Index Hepaticarum. Pars. VI: Goebeliella to Jubula. – *Lehre, J. Cramer*. 739 pp.
- CHOE, D.M. 1980. Illustrated flora & fauna of Korea, vol. 24: Musci, Hepaticae. – *Seoul*. 790 pp. (cited after Inoue, 1988, not seen).
- ENGEL, J.J. & R.M. SCHUSTER 1984. An overview and evaluation of the genera of Geocalycaceae subfamily Lophocoleoideae (Hepaticae). – *Nowa Hedwigia*. **39**: 385-463.
- FURUKI, T. & M. MIZUTANI 1994. Check-list of Japanese Hepaticae and Anthocerotae, 1993. – *Proc. Bryol. Soc. Japan* **6**(5): 75-83.
- GOTTSCHKE C.M., LINDENBERG J.B.G. & C.G. NEES AB ESENBECK 1844. Synopsis Hepaticarum. – *Hamburgi, sumtibus Meissnerianus*. 834 pp.
- HATTORI, S. 1944. Contributio ad Floram Hepaticarum Austro-Kiushiuensem. – *Bull. Tokyo Sci. Mus.* **11**: 1-203.
- HATTORI, S. 1951. Oil bodies of Japanese Hepaticae (1). – *J. Hattori Bot. Lab.* **5**: 69-97, pls. I-VII.
- HE-NYGRÉN, X. & S. PIIPPO 2003. Phylogenetic relationships of the generic complex *Chiloscyphus-Lophocolea-Heteroscyphus* (Geocalycaceae, Hepaticae): Insights from three chloroplast genes and morphology. – *Ann. Bot. Fennici* **40**: 317-329.
- HORIKAWA, Y. 1932. Studies on the Hepaticae of Japan. VI. – *J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B, Div. 2, Bot.* **1**: 77-94, pls. 10-11.
- INOUE, H. 1959. A review of Japanese species of Lophocolea Dum. – *J. Hattori Bot. Lab.* **21**: 214-230.
- INOUE, H. 1974. Illustrations of Japanese Hepaticae. – *Tokyo, Tsukiji Shokan Publishing Co.* 189 pp.
- INOUE, H. 1988. Taxonomic miscellany on hepatics (5). – *J. Jap. Bot.* **63**(12): 393-398.
- PATON, J.A. 1999. The liverwort flora of the British Isles. – *Essex, Harley Books*. 626 pp.
- PIIPPO, S. 1985. Bryophyte flora of the Huon Peninsula, Papua New Guinea. XII. Geocalycaceae (Hepaticae). – *Acta Bot. Fenn.* **131**: 129-167.
- PIIPPO, S. 1990. Annotated catalogue of Chinese Hepaticae and Anthocerotae. – *J. Hattori Bot. Lab.* **68**: 1-192.
- SCHIFFNER, V. 1910. Über die Gattungen *Chiloscyphus* und *Heteroscyphus* n. gen. – *Oesterr. Bot. Zeitschr.* **60**: 169-173. (cited after Piippo, 1985, not seen).
- [SCHLJAKOV, R.N.] ШЛЯКОВ Р.Н. 1982. Печеночные мхи Севера СССР, вып. 5. Печеночники: Лофоколевые-Риччиевые. – [The liverworts and hornworts of the Noth of the USSR, iss. 5. Liverworts: Lophocoleaceae-Ricciaceae] *Л., Наука [Leningrad, Nauka]*, 196 pp.
- SCHUSTER R.M. 1980. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. Vol. 4. – *New York, Columbia Univ. Press*. xviii+1334 pp.
- STEPHANI, F. 1906-1909. Species Hepaticarum. Vol. 3. – *Geneve et Bale, Georg & C<sup>ie</sup>, Libraires-editeurs*. 693 pp.
- STEPHANI, F. Icones Hepaticarum. – *Geneve (Inedit.)*.