

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

ACADEMIA SCIENTIARUM URSS
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ
НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

1974

Том 11

NOVITATES SYSTEMATICAE
PLANTARUM NON VASCULARIUM

MCMLXXIV

Tomus XI



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД (LENINGRAD) · 1974

Определитель кустистых и листоватых лишайников СССР. Минск, 1937. — A h t i T. *Parmelia olivacea* and the allied non isidiate and non sorediate corticolous lichens in the northern hemisphere. Acta Bot. Fenn., 70, 1966. — A s a h i n a Y. Lichens of Japan. II. Genus *Parmelia*. Tokyo, 1952. — C u l b e r s o n Ch. Chemical and botanical guide to lichen products. Univ. of North Carolina Press, Chapel Hill, 1969. — C u l b e r s o n Ch. Supplement to «Chemical and botanical guide to lichen products». Bryologist, 73, 1970. — M ü l l e r Arg. Lichenologische Beiträge. Flora, LXX, 1887.

А. Л. Абрамова
и И. И. Абрамов

A. L. Abramova
et I. I. Abramov

ОБЗОР БРИОФЛОРЫ КАВКАЗА

CONSPECTUS BRYOFLORAE CAUCASI

Под Кавказом понимается та часть Кавказского перешейка, которая простирается между Кумо-Манычской впадиной на севере и государственной границей СССР с Турцией и Ираном на юге. В природном отношении его южная граница является условной, поскольку она не оправдывается никакими достаточно выраженными географическими рубежами. Страны, пограничные с Кавказом на юге, не обнаруживают значительной разницы в растительном покрове и очень близки ему флористически. В то же время, насколько об этом можно судить по имеющимся данным, флора мхов Кавказа и в принятых границах выражена достаточно полно и типично.

«Единственный, разработанный до сих пор наукою, способ инвентаризации растений — это составление флоры», — писал В. Л. Комаров в предисловии к I тому «Флоры СССР». «Флора, т. е. совокупность всех растений данного района, данной республики или всей земли может быть ясно выявлена только путем повидового описания всех известных в пределах данной флоры растений» (Комаров, 1934, стр. 1). Иначе говоря, флора представляет исторически сложившийся территориальный комплекс видов растений.

Флору Кавказа принято считать типичной коллективной флорой, отличающейся генетической неоднородностью и разновозрастностью. Н. И. Кузнецов (1909) показал, что сложная конфигурация горных преград обусловила природную контрастность обособленных частей страны, сочетающуюся с определенной изолированностью, начиная с третичного времени, провинциальных флор. Поэтому Главный Кавказский хребет выступает не только как важный климатический рубеж, но и как граница исторически сильно отличающихся растительных комплексов.

Очень образно об этом писал Г. Н. Высоцкий (1931, стр. 13): «Конфигурированное высокими горными цепями различного направления, с поперечными изоляторами и сухими и влажными долинами и низменностями, с различными горными породами-почвообразователями, различными климатическими условиями, Закавказье представляет собою очень сложный и многообразный конгломерат растительных и вообще жизненных условий. Такие физико-географические и физико-топографические условия еще более осложнены историей развития природной растительности в различных более или менее замкнутых и изолированных областях».

Все это имеет прямое отношение к видовому составу и размещению мхов на Кавказе, где почти каждое ущелье в сложной системе речных бассейнов поражает флористической изолированностью и неповторимостью. В конечном же итоге природное разнообразие Кавказа получает свою флористическую реализацию в различных сочетаниях видов с большим разнообразием локальных ареалов. Наряду с видовыми ареалами, охватывающими всю страну или ее отдельные части и целиком растворяющимися в общем ареале, ареалы многих видов кавказской бриофлоры могут быть ограничены одним ущельем, горным склоном, вершиной или набором изолированных местообитаний. Тогда они заметно выделяются в контуре общевидового ареала.

В частности, такой морфологически очень характерный вид, как *Catocopium nigratum* (Hedw.) Brid., найден лишь в верховьях р. Большой Лиахвы в Юго-Осетии, как и *Vuxbaumia aphylla* Hedw.; *Timmiella anomala* (B. S. G.) Limpr. известна только из окрестностей Кутаиси, *Neckera turgida* Jur. (*N. menziesii* Hook.) — из окрестностей оз. Рицы. Перечень этих видов можно значительно увеличить и при этом нельзя все свести к недостаточной бриологической изученности этой горной страны, хотя дальнейшее уточнение ареалов весьма вероятно. Здесь несомненно все же проявляется своеобразие формирования их ареалов в кавказских условиях.

Прежде всего обращает на себя внимание то, что за пределами Кавказа ареал у многих из этих видов сплошной и достигает крупных размеров. В связи с этим напрашивается известная аналогия с теми видами мхов, у которых ареал в Северной Америке может быть охарактеризован как сплошной, а в умеренных широтах Азии как диффузный. У других видов сплошным является их распространение в Восточной Азии и дизъюнктивным — в Европе; известны и противоположные случаи, когда при обширном ареале на северо-западе Европы в Азии обнаружены только отдельные местонахождения. Имеются и такие виды мхов, у которых Кавказ входит в пределы сплошного распространения, но северные, а иногда и восточные местообитания отделены большими расстояниями. В числе таких видов можно назвать *Neckera*

crispa Hedw., *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwaegr., некоторые виды рода *Anomodon*.

Во всех этих случаях, по-видимому, большое значение приобретает степень экологического соответствия среды обитания биологическим возможностям отдельных видов, что и получает впоследствии свое пространственное выражение в структуре ареала. На вероятность дальнейших перестроек ареалов мхов, продолжающихся с плейстоцена, как результат произошедших климатических изменений, уже указывалось (Абрамов, 1969).

В настоящее время положение, высказанное Т. Герцогом и Э. Ирмшером и обоснованное трудами многих бриологов, о преобладании у мохообразных широких, часто циркумполярных ареалов становится общепризнанным. Однако для географии мхов этого еще очень мало и существует необходимость установить групповую неоднородность широких видовых ареалов на основании их внутриконтурных структурных отличий.

В этом отношении для кавказской бриофлоры, которая по существу занимает приграничное положение в ряду голарктических бриофлор, большое значение приобретают уже упомянутые виды с единичными, обособленными местопроизрастаниями.

В первой половине XIX в. изучение бриофлоры Кавказа началось обстоятельными сборами Коленати и Ф. И. Рупрехта. До этого имелись только единичные образцы мхов. Их коллекции, дополненные богатыми сборами братьев Бротерусов за время экспедиций 1877 и 1881 гг., были тщательно исследованы С. О. Линдбергом и вместе с довольно многочисленным гербарием Сомме и Левье легли в основу капитальной сводки, составленной В. Ф. Бротерусом (Brotherus, 1892). Этот труд явился фундаментом всех дальнейших исследований и, несмотря на многочисленность последующих бриологических изысканий, не утратил своего значения до сегодняшнего дня. В дальнейшем большая доля участия в сборе гербарного материала, его первичной обработке и публикации полученных результатов принадлежала Ю. Н. Воронову, а также Г. И. Радде, Х. Г. Шапошникову, А. Б. Шелковникову и некоторым другим сборщикам. Обработывались же в основном эти сборы В. Ф. Бротерусом. В последующие, и особенно в послевоенные, годы многое для познания бриофлоры Кавказа было сделано ленинградскими, украинскими и кавказскими ботаниками. Особенно возрос территориальный охват страны бриологическими исследованиями (Дылевская, 1973; Любарская, 1973). И все же флора мхов Кавказа полностью еще не изучена, хотя видовой состав листостебельных мхов освещен достаточно подробно. Специфика горных условий затрудняет равномерное обследование всего Кавказа; остались также необработанными некоторые коллекции мхов по сборам прошлых лет.

Обобщив многолетние данные, мы считаем, что в пределах Кавказа произрастает 574 вида листостебельных мхов из 182 ро-

дов, объединенных в 49 семейств. Некоторые виды для Кавказа указываются ошибочно. Имеется также группа видов, произрастание которой нуждается в подтверждении новыми, более обстоятельными сборами. Разное понимание объема отдельных видов и родов может послужить причиной некоторой разницы в цифрах, приводимых нами и другими исследователями.

Конкретизируя положение А. Декандоля о роли количественно преобладающих семейств растений, А. И. Толмачев (1970) доказывает, что самобытность флор проявляется не только в местных, чисто качественных особенностях, но и в количественных признаках. Действительно, в общевидовом списке кавказская флора мхов, по-видимому, не обнаружит особенно существенных отличий, к примеру, от ленинградской, а тем более от расположенных южнее широколиственнолесных бриофлор. Совершенно другая оценка рождается при учете степени распространения, обилия и фитоценотической типичности видов. В этом отношении такие обычные для предгорий и даже среднегорий Кавказа виды, как *Leucobryum glaucum* (Hedw.) Aongstr., *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. et Tayl., *A. attenuatus* (Hedw.) Hueb., *A. rugelii* (C. Muell.) Keissl., *Isothecium myurum* Brid., *Leskeella nervosa* (Brid.) Loeske, *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwaegr., *Neckera crispa* Hedw., *N. complanata* (Hedw.) Hueb., *Pterigynandrum filiforme* Hedw., *Thamnium alopecurum* (Hedw.) V. S. G., в Ленинградской обл. или являются редкими, или совершенно отсутствуют.

Флоры отличаются видовым богатством, а также таксономической структурой. По мнению А. И. Толмачева (1970), систематическая (посемейственная) структура флор при сравнительном рассмотрении в широкой географической перспективе приобретает значение одного из существенных показателей, характеризующих флоры в региональном плане. Предлагается проводить сравнение 10 ведущих семейств в составе флор, принадлежащих к определенной флористической области, по их процентному соотношению, чтобы в какой-то степени пренебречь пространственной неравномерностью территорий. Особого внимания заслуживают первые 5 семейств.

К числу ведущих семейств кавказской бриофлоры относятся: 1) *Bryaceae* — 50 видов (9 родов); 2) *Brachytheciaceae* — 47 видов (15 родов); 3) *Dicranaceae* — 44 вида (16 родов); 4) *Pottiaceae* — 42 вида (12 родов); 5) *Trichostomaceae* — 40 видов (18 родов); 6) *Grimmiaceae* — 39 видов (6 родов); 7) *Orthotrichaceae* — 31 вид (4 рода); 8) *Amblystegiaceae* — 31 вид (10 родов); 9) *Sphagnaceae* — 25 видов (1 род); 10) *Hypnaceae* — 24 вида (12 родов); 11) *Mniaceae* — 21 вид (2 рода). В 11 ведущих семействах содержится 394 вида, что составляет около 69% от объема всей бриофлоры. Первые 5 семейств объединяют 223 вида, или около 39%.

Несмотря на рекомендацию при сравнительном анализе исходить из флор определенной флористической области, отмечается,

что сопоставление с флорами «пограничных территорий» не является бесперспективным. В этой связи сравнительная оценка ведущих семейств кавказской бриофлоры представляет значительный интерес, хотя сама страна флористически неоднородна и усложнена высотной поясностью.

Прежде всего видовое богатство семейств *Bryaceae*, *Brachytheciaceae*, *Dicranaceae*, *Orthotrichaceae*, *Mniaceae*, отчасти *Trichostomaceae* и *Hypnaceae* отражает высокую облесенность Кавказа и большую роль в его растительном покрове лесного типа растительности. Леса Кавказа отличаются значительным доминантным и структурным многообразием, что зависит от районной и поясной неоднородности условий среды при большом варьировании освещенности и увлажнения. Разнообразием лесных экотопов объясняется то, что в составе перечисленных семейств наряду с напочвенными мхами широко встречаются виды, предпочтительно растущие на валеже и гнилой древесине. Особое место занимают эпифиты, представленные семейством *Orthotrichaceae* (с 31 видом и 4 родами), где род *Orthotrichum* содержит 24 вида и род *Ulota* — 5 видов. К эпифитам относятся роды *Pylaisia*, *Platygyrium*, *Homalium* из семейства *Hypnaceae*, род *Homalothecium* из семейства *Brachytheciaceae* и др.

Видовая насыщенность семейств *Pottiaceae* и *Grimmiaceae* свидетельствует об аридности предгорий и частично высокогорных местообитаний и одновременно о широком распространении по всему вертикальному профилю скал, каменистых обнажений и щебнистых грунтов с преимущественным развитием их в высокогорьях.

На локальную равнинную и горную заболоченность, часто на месте зарастающих водоемов, указывают семейства *Sphagnaceae* и *Amblystegiaceae*. Виды второго семейства нередко встречаются и на влажных лугах.

Интересно напомнить, что при характеристике водно-болотной растительности А. А. Гроссгейм в своей книге «Растительный покров Кавказа» писал: «На всех известных пока торфяниках Кавказа зафиксировано 14 видов *Sphagnum*, что, вообще, нужно признать, при слабом распространении торфяников по Кавказу, цифрой очень высокой» (Гроссгейм, 1948, стр. 136). Сейчас достоверно известно о произрастании на Кавказе 25 видов сфагновых мхов.

Наряду с этим создалось мнение о слабом участии в кавказской бриофлоре болотных мхов из семейств *Amblystegiaceae*, *Meesiaceae* и др. Однако и в этом вопросе допускается существенная ошибка. В действительности же на Кавказе известны 3 вида из рода *Meesia*, достаточно широко распространены здесь *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. и *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid. Кроме того, встречается 7 видов из рода *Philonotis*, и в их числе своеобразный южный вид *Ph. rigida* Brid., 3 вида из рода *Cratoneurum*. Род *Cal-*

liergon представлен 4 видами, *Drepanocladus* — 7 видами, *Hypogynnum* — 4 видами, *Leptodictyum* — 2 видами. Почти по всему Кавказу растут также *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr и *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske. Своеобразие этой экологической группы мхов проявляется в том, что распространены они на Кавказе в основном спорадически, на малых площадях и образуют сложный рисунок дизъюнктивных ареалов.

Типичные водные мхи представлены на Кавказе немногими видами из родов *Cinclidotus*, *Fontinalis* и *Platyhypnidium riparioides* (Hedw.) Dix. Для многих горных водотоков очень показательны то, что они на длительный срок пересыхают и водные мхи месяцами остаются совершенно сухими на берегах или в руслах ручьев и рек.

С нашей точки зрения, общие черты неоднородной кавказской бриофлоры хорошо охарактеризованы соотношением ведущих семейств, т. е. ее таксономической структурой. В то же время в экологическом отношении бриофлора Кавказа поражает своим разнообразием, значительно превышающим большинство зональных флор умеренных широт северного полушария.

Флористическое богатство и экологическое разнообразие бриофлоры во многом зависят от сложной орографии Кавказа и ее гипсометрической выраженности. Выяснению поясного расчленения местных бриофлор и общей зависимости видового состава и систематического строения бриофлоры от горных условий посвящен ряд исследований. Это работы А. Л. и И. И. Абрамовых по Юго-Осетии, Л. Б. Любарской по Азербайджану, Н. В. Чиковани по Гаре-Кахетии, В. А. Манакяна и Б. И. Дильдаряна по Армении. Накопленные материалы свидетельствуют о разных типах общих и поясных бриофлористических спектров, что определяется местной природной спецификой и окультуренностью территории, а также существованием некоторых общих закономерностей.

В местных и поясных бриофлорах существенно изменяется положение ведущих семейств и их состав. Обычно в предгорьях возрастает значение семейства *Pottiaceae*, а в высокогорьях — *Grimmiaceae* и снижается участие лесных мхов. В то же время высокая степень участия видов из ведущих семейств в бриофлорах облесенного среднегорья нами уже рассматривалась. Среди них особую роль играют напочвенные мхи, мхи гнилой древесины и отчасти эпифиты. Дело в том, что в обрастании стволов деревьев, особенно в буковых и дубовых лесах, большое участие принимают такие преимущественно лесные факультативные эпифиты, как *Leucodon sciuroides*, *Homalia trichomanoides* (Hedw.) V. S. G., *Pterigynandrum filiforme*, виды родов *Anomodon*, *Isothecium*, *Leskeella*, *Neckera*, которые не менее часто выступают здесь как лесные эпифиты, а некоторые — как напочвенные на каменистых грунтах. Эти мхи принадлежат к семействам в наших условиях олиготипным. В отличие от них, как правило, устойчивыми облигатными

эпифитами, за исключением нескольких облигатных эпилитов, являются виды из семейства *Orthotrichaceae*.

Значительный интерес представляют мхи аридных местообитаний, которые на Кавказе еще недостаточно изучены, особенно в полупустынных и пустынных. Почти полностью отсутствуют сведения о мхах равнин и предгорий Предкавказья, хотя нет особых оснований считать, что их детальное обследование даст значительное увеличение объема флоры. Аридная группа мхов на Кавказе в основном представлена семействами *Pottiaceae* и *Trichostomaceae* и отличается значительным родовым разнообразием при небольшом числе родов со многими видами, таких как *Tortula* и *Barbula*. В то же время семейство *Funariaceae* (с 7 видами и 3 родами) удивляет сравнительной бедностью.

Для горных стран характерны мхи скально-каменистых местообитаний, которые рассредоточены по всему вертикальному профилю страны. Сами по себе эти местообитания экологически весьма неравноценны, что проявляется в видовом составе поясных флор, хотя встречаются виды, довольно постоянно растущие на всех высотных уровнях. Особой приуроченностью к скально-каменистым местообитаниям отличается семейство *Grimmiaceae* и в особенности род *Grimmia* с 21 видом, а также семейство *Seligeriaceae* с 7 видами и 3 родами и семейство *Andreaeaceae* с 2 видами 1 рода. Здесь же часто произрастают представители семейств *Ditrichaceae*, *Dicranaceae*, *Hypnaceae* и ряда других. Нами уже отмечалось, что многие виды родов *Anomodon*, *Leskeella*, *Leucodon*, *Neckera* наряду с эпифитным ведут также эпилитный образ жизни, хотя чаще в лесных поясах. Помимо этого следует обратить еще внимание на тот достаточно широко теперь известный факт, что далеко не все доминантные виды вошли в перечисленные ведущие семейства. К числу их относятся многие напочвенные таежные мхи: *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. (семейство *Entodontaceae*), *Hylacomium splendens* (Hedw.) B. S. G. (семейство *Hylacomiaceae*), *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. (семейство *Rhytidiaceae*), виды рода *Polytrichum* (семейство *Polytrichaceae*) и некоторые другие. И все же, несмотря на доминантные позиции, которые во многих случаях занимают в растительном покрове обычные таежные мхи, своеобразие кавказской бриофлоры придают широко распространенные и обильно местами развитые напочвенные, эпифитные и эпилитные мхи из родов *Anomodon*, *Ctenidium*, *Isothecium*, *Leskeella*, *Leucodon*, *Neckera*, *Thamnum*. Те же самые виды растут и в умеренных широтах и даже заходят сравнительно далеко на север, но встречаются там значительно реже и, как правило, не произрастают совместно. Число таких мхов можно значительно увеличить, все они относятся к неморальным. Еще более южной приуроченностью отличаются *Leptodon smithii* (Hedw.) Web. et Mohr, *Cryphaea heteromalla* (Hedw.) Mohr, *Hookeria lucens* (Hedw.) Sm.

Во флоре мхов Кавказа обнаруживаются различные генетические связи, они прослеживаются с бриофлорами Южной Сибири и Центральной Азии. Широкие флористические связи с Восточной и даже Юго-Восточной Азией могут быть проиллюстрированы на примере *Pogonatum inflexum* (Lindb.) Lac., *Mnium immarginatum* Broth., *M. heterophyllum* (Hook.) Schwaegr., *Haplohymenium triste* (Ces.) Kindb., *Lindbergia brachyptera* (Mitt.) Kindb., *Pleuropus euchloron* (C. Muell.) Broth. Точно также на примере *Orthothecium rufescens* (Brid.) V. S. G. и *Ptychodium plicatum* (Web. et Mohr) Schwaegr. выявляются широкие связи с горными поднятиями Центральной Европы.

Л и т е р а т у р а

А б р а м о в И. И. Географические закономерности распространения мхов. Бот. журн., 54, 1, 1969. — В ы с о ц к и й Г. Н. Об организации парных лесоводных опытных станций на Кавказе. Бюлл. орг. комитета съезда по изучению производ. сил ЗСФСР, 5, Тифлис, 1931. — Г р о с с г е й м А. А. Растительный покров Кавказа. М., 1948. — Д ы л е в с к а я И. В. Состояние бриофлористических исследований в Грузии. Тез. докл. V делегатского съезда ВБО, Киев, 1973. — К о м а р о в В. Л. Предисловие. В кн.: Флора СССР, I. М.—Л., 1934. — К у з н е ц о в Н. И. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. Зап. АН, VIII сер., 24, 1, 1909. — Л ю б а р с к а я Л. Б. Изученность бриофлоры Азербайджана. Тез. докл. V делегатского съезда ВБО, Киев, 1973. — Т о л м а ч е в А. И. О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара. Вестн. Ленингр. ун-в., 15, биол., 3, 1970. — B r o t h e r u s V. F. Enumeratio Muscorum Caucasi. Acta Soc. Sci. Fenn., 19, 12, 1892.

А. Л. Абрамова,
О. М. Афонина
и И. Дуда

A. L. Abramova,
O. M. Afonina
et J. Duda

К ФЛОРЕ ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

AD FLORAM HEPATICARUM PENINSULAE CZUKOTKA

Чукотский полуостров давно привлекает внимание бриологов, но бриофлора его изучена все еще недостаточно, особенно слабо выявлен видовой состав печеночных мхов. Все бриологические сборы, которые проводились на полуострове, до недавнего времени носили попутный или случайный характер. Первые сведения о составе печеночных мхов содержатся в работе Арнелля (Arnell, 1917), где приводится 13 видов из окрестностей зал. Лаврентия и Питлекая (северное побережье полуострова, восточнее Колючинской губы). В работе Б. Н. Городкова (1939) для полуострова