Печеночники (Marchantiophyta) и антоцеротовые (Anthocerotophyta) Дарвинского государственного природного биосферного заповедника (в пределах Вологодской области)

А. Д. Потемкин, В. М. Коткова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия
Автор для переписки: А. Д. Потемкин, Potemkin_alexey@binran.ru

Резюме. На основании исследований флоры печеночников и антоцеротовых Дарвинского заповедника, проведенных в Череповецком р-не Вологодской обл. в 2018 г., и литературных данных составлен аннотированный список, включающий 64 вида печеночников и 1 вид антоцеротовых. 19 видов отмечены впервые для заповедника, включая *Cephalozia curvifolia*, *Chiloscyphus fragilis* и *Riccia rhenana*, выявленные впервые в Вологодской обл. Для каждого вида приведены данные по встречаемости и местонахождениям, репродуктивному состоянию и, при необходимости, таксономические комментарии, а для редких и новых для области видов указаны координаты местонахождений и ссылки на образцы в Бриологическом гербарии БИН РАН (LE). Находки 13 видов не подтверждены сборами 2018 г. вследствие естественной трансформации территории или случайных факторов. Из обследованной части заповедника известны местонахождения *Lophozia ascendens*, *Odontoschisma denudatum*, *Phaeoceros carolinianus* (как *P. laevis* s. l.) и *Riccia canaliculata*, охраняемых на территории Вологодской обл., и *Calypogeia suecica*, *Geocalyx graveolens*, *Syzygiella autumnalis*, нуждающихся в биологическом контроле их состояния.

Ключевые слова: антоцеротовые, печеночники, Дарвинский заповедник, флора, Вологодская область, европейская часть России.

Liverworts (Marchantiophyta) and hornworts (Anthocerotophyta) of the Darwinskiy State Nature Biosphere Reserve (within the Vologda Region)

A. D. Potemkin, V. M. Kotkova

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia
Corresponding author: A. D. Potemkin, Potemkin_alexey@binran.ru

Abstract. As a result of studies of the flora of the liverworts and hornworts of the Darwinskiy Reserve, conducted in the Cherepovets District of the Vologda Region in 2018, and literature data, an annotated list including 64 species of liverworts and 1 species of hornworts was compiled. 19 species were recorded for the first time for the reserve, including *Cephalozia curvifolia*, *Chiloscyphus fragilis*, and *Riccia rhenana*, recorded for the first time for the Vologda Region. For every species data on frequency, habitats, reproduction, and, if necessary, taxonomic comments are provided. For rare and new species for the Vologda Region and the reserve the coordinates of collecting sites and examined specimens are listed. The specimens are kept in the Bryological Herbarium of Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (LE). The findings of 13 species were not confirmed by the collections of 2018 due to the natural transformation of the territory or random factors. In the examined part of the reserve *Lophozia ascendens*, *Odontoschisma denudatum* , *Phaeoceros carolinianus* (as *P. laevis* s. l.) and *Riccia canaliculata*, protected in the Vologda Region, were found.

Calypogeia suecica, *Geocalyx graveolens*, and *Syzygiella autumnalis* are in need of biological control of their condition in the Vologda Region.

Keywords: hepatics, hornworts, Darwinskiy Reserve, flora, European part of Russia, Vologda Region.

Дарвинский государственный заповедник, организованный в 1945 г. с целью сохранения биологического разнообразия Шекснинского междуречья и изучения изменений в природе после создания Рыбинской ГЭС и образования в 1941 г. Рыбинского водохранилища, расположен на территориях Череповецкого р-на Вологодской обл. и Брейтовского р-на Ярославской обл. В 2002 г. он получил статус международного биосферного резервата ЮНЕСКО. Территория заповедника занимает часть обширной Молого-Шекснинской низины, которая к северо-западу от заповедника постепенно расширяется и уходит далеко за его пределы, вплоть до северных окончаний Валдайской возвышенности. Общая площадь заповедника в настоящее время составляет около 112.6 тыс. га, из которых около 40% (45.5 тыс. га) занимает акватория водохранилища, а 60% (67.1 тыс. га) — суша, в основном леса и болота.

Флора Дарвинского заповедника типична для подзоны южной тайги. Ландшафт местности в основном равнинный с множеством мелких торфяных болот и небольшими возвышениями — гривами. Леса в заповеднике приурочены к берегам рек, вершинам древних материковых дюн и песчаным гривам, поднимающимся среди болот. Преобладают сосновые, чаще всего заболоченные леса. Березовые леса составляют около 15%, и почти треть их также заболочена. Значительно меньше ельников (6%) и совсем немного осинников и ольшаников (1.5%). Болота в основном сфагновые с торфяными залежами до 4 метров, которые формировались в позднем плейстоцене и раннем голоцене 10–17 тыс. лет назад. Характер почвенного покрова меняется в зависимости от рельефа: в долинах рек почвы иловато-глеевые, на болотах чисто торфяные, а на гривах слабоподзолистые (Kaletskaya *et al*., 1988; Kuznetsov *et al*., 2007).

Изучение мохообразных заповедника было начато в конце 1980-х гг. на территории, относящейся к Вологодской обл. На основании обработки геоботанических сборов, переданных в Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР в 1987–1988 гг., и дополнительных сборов печеночников и антоцеротовых, проведенных в заповеднике в 1988 и 1990 гг. А. Л. Жуковой и А. Д. Потемкиным, был составлен первый список мохообразных Дарвинского заповедника, включающий 44 вида печеночников и 1 вид антоцеротовых (Volkova *et al*., 1994).

Целью настоящей работы было изучение видового разнообразия печеночников и антоцеротовых заповедника в пределах Вологодской обл. и его динамики.

Материал и методы

Изучение видового разнообразия печеночников и антоцеротовых проведено авторами 5–11 сентября 2018 г. на территории Дарвинского заповедника, относящейся к Череповецкому р-ну Вологодской обл. Исследования проводили маршрутным методом в окрестностях центральной усадьбы заповедника, на Моложском плёсе и на расстоянии до 10 км к северу и северо-востоку от дер. Борок. Для каждого выявленного местонахождения проводилось описание и составлялся список видов на основании полевых определений и, при необходимости, камеральной обработки. Всего было собрано 80 репрезентативных образцов. Для большинства видов в полевых условиях выполнена макросъемка при помощи камеры Olympus Tough TG-3 и для *Scapania irrigua* при помощи USB микроскопа Sky-Watcher (Potemkin, 2018). Определение материала и макросъемка видов проведены А. Д. Потемкиным.

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований в 2018 г. на территории Дарвинского заповедника были выявлены 51 вид печеночников и 1 вид антоцеротовых, 19 из которых найдены впервые для заповедника. Впервые для Вологодской обл. отмечены *Cephalozia curvifolia*, *Chiloscyphus fragilis* и *Riccia rhenana*. В ходе проведения исследований было подтверждено нахождение в заповеднике 32 из 45 известных ранее видов. Были выявлены новые местонахождения 4 видов, подлежащих охране и нуждающихся в биологическом контроле их состояния на территории Вологодской обл. (Postanovlenie..., 2015). Отмеченные в заповеднике ранее 13 видов, включая охраняемый в области вид *Odontoschisma denudatum*, не были обнаружены в 2018 г. вследствие естественной трансформации территории или случайных факторов.

Ниже представлен аннотированный список видов изученной территории, составленный в результате обобщения всех известных и вновь полученных данных о печеночниках и антоцеротовых заповедника. Номенклатура приводится преимущественно по монографии «Печеночники и антоцеротовые России» (Potemkin, Sofronova, 2009) с дополнениями. В последнем случае, а также если вид приводился для заповедника ранее под другим названием, указываются соответствующие синонимы. Восклицательным знаком (!) отмечены впервые выявленные для заповедника виды, двумя (!!) — новые для Вологодской обл. Длинное тире (—) стоит перед названиями приводимых ранее видов, но не выявленных в ходе выполненного в 2018 г. исследования. Звездочкой (*) отмечены виды, занесенные в Красную книгу Вологодской обл. и подлежащие охране на территории региона (Postanovlenie..., 2015), двумя (**) — виды, нуждающиеся в биологическом контроле их состояния на территории региона (Postanovlenie..., 2015). В аннотациях для каждого вида приводятся сведения о встречаемости на территории заповедника (по результатам исследований в 2018 г.): редко — 1–3 местонахождения, изредка — 4–15 местонахождений, часто — более 15 местонахождений. Для редких видов даются описания местонахождений, координаты и ссылки на репрезентативные образцы, для остальных — общая характеристика местообитаний. Сведения о местообитаниях видов, не выявленных в 2018 г., приведены по работе Л. А. Волковой с соавторами (Volkova *et al*., 1994). Кроме того, отмечено репродуктивное состояние видов. При указании коллекторов приняты следующие сокращения: *К* — *Коткова* (*Kotkova*), *П* — *Потемкин* (*Potemkin*), *ПК* — *Потемкин*, *Коткова* (*Potemkin*, *Kotkova*). Все собранные образцы хранятся в Бриологическом гербарии БИН РАН (LE).

Отдел Marchantiophyta Stotler et Crand.-Stotl.

Aneura pinguis (L.) Dumort. — редко; на почве на откосе канавы через ручей Крутец ниже 1 моста лесной дороги от дер. Борок; 58.55170°N, 37.54929°E, 8 IX 2018, *П 1649*, LE. Ранее отмечался на илистой почве в урочище Крутая по берегу протоки (Volkova *et al*., 1994).

Blasia pusilla L. — часто; на песчаной почве по обочинам дорог и лесным дорогам; размножается выводковыми почками и чешуйками.

Blepharostoma trichophyllum (L.) Dumort. — изредка; на гнилой древесине в хвойных и лиственных лесах; с периантиями.

Calypogeia integristipula Steph. — изредка; на почве и гнилой древесине в сырых хвойных и хвойно-мелколиственных лесах; с выводковыми почками. Ранее отмечался как обычный вид (Volkova *et al*., 1994).

C. muelleriana (Schiffn.) Müll. Frib. — редко; на древесине валежного ствола *Pinus sylvestris* L. в черноольшанике; 58.58540°N, 37.56472°E, 7 IX 2018, *П 1649*, LE. Ранее (Volkova *et al*., 1994) указывался один раз на гнилой древесине у заболоченной канавы в урочище Мшинский зимник.

— **C. neesiana** (C. Mass. et Carestia) Müll. Frib. — редко; на почве в верховьях ручья Крутец (Volkova *et al*., 1994).

C. sphagnicola (Arnell et J. Perss.) Warnst. et Loeske — редко; на гнилой сырой древесине *Pinus sylvestris* по краю болота; 58.59342°N, 37.56570°E, с *Cephalozia pleniceps*, *Chiloscyphus profundus*, 7 IX 2018, *ПК 1651*, LE. Ранее приводился как изредка встречающийся вид при основании сосновых пеньков и на тропинке в сосняке сфагновом (Volkova *et al*., 1994).

****C. suecica** (Arnell et J. Perss.) Müll. Frib. — часто; на гнилой древесине, преимущественно *Pinus sylvestris*. Ранее было выявлено только 1 местонахождение данного вида (Volkova *et al*., 1994). Изменение представления о встречаемости вида в заповеднике связано с обработкой первых коллекций по высохшим материалам без масляных тел, характеристики которых являются важным диагностическим признаком, и с расширением представлений об изменчивости вида (Potemkin, 1995), а также увеличением количества валежа в связи с запретом посещения лесов местным населением.

— **Cephalozia affinis** Steph. — редко; на коре в основании ствола *Betula* sp. по краю болота вдоль Мшичинского зимника; со спороношением (Volkova *et al*., 1994).

C. bicuspidata (L.) Dumort. — часто; на уплотненной почве на лесных дорогах и на гнилой древесине; с периантиями, спороношением, редко с выводковыми почками.

C. connivens (Dicks.) Lindb. — изредка; на гнилых пеньках на болоте близ истока ручья Крутец; с периантиями. Ранее отмечался в заболоченных лесах и на лесных болотцах как примесь к сфагновым мхам, на торфянистой почве, в основании стволов деревьев, реже в сухих лесах на песчаной почве; со спороношением (Volkova *et al*., 1994).

!!**C. curvifolia** (Dicks.) Dumort. [≡ *Nowellia curvifolia* (Dicks.) Mitt.] — изредка; обычно на валежных стволах *Pinus sylvestris* в лесах разных типов; 58.59557°N, 37.51007°E, 6 IX 2018, *ПК 1627*, LE; 58.59842°N, 37.51210°E, 6 IX 2018, *ПК 1633*, LE; 58.58540°N, 37.56472°E, 7 IX 2018, *П 1649*, LE; 58.58255°N, 37.58554°E, 10 IX 2018, *ПК 1682*, LE; 58.58255°N, 37.58443°E, 10 IX 2018, *ПК 1682*, LE; с периантиями (Plate I: *1*).

— **C. loitlesbergeri** Schiffn. — редко; отмечался на сфагновых кочках и гнилой древесине в заболоченных сосняках (Volkova *et al.*, 1994). Указания на гнилой древесине скорее всего относятся к *C. connivens*, за которую вид может быть легко принят из-за сходящихся лопастей листьев. Отличается от последнего вида часто 3-клеточными однорядными окончаниями лопастей, с конечной клеткой при основании обычно 12–22 мкм шир. (против 22–38 мкм шир.), более узкими спинными коровыми клетками (20–35(38) мкм шир. против (35)40–75 мкм) и частым развитием коричневой пигментации старых частей стебля (Potemkin, Sofronova, 2013).

C. lunulifolia (L.) Dumort. — часто; на гнилой древесине и почве; с периантиями.

!**C. pleniceps** (Austin) Lindb. — редко; отмечен один раз на гнилой сырой древесине *Pinus sylvestris* по краю болота; 58.59342°N, 37.56570°E, с *Calypogeia sphagnicola*, *Chiloscyphus profundus*, 7 IX 2018, *ПК 1651*, LE.

— **Cephloziella divaricata** (Sm.) Schiffn. (= *C. byssacea* sensu R. M. Schust. 1980 non (Roth) Warnst.) — изредка; на песчаной почве в сравнительно сухих сосновых лесах; мужские растения, растения с выводковыми почками и спороношением (Volkova *et al.*, 1994).

— **C. hampeana** (Nees) Schiffn. — редко; на обочине лесной дороги и в разнотравном березняке на приствольном повышении (Volkova *et al.*, 1994).

C. rubella (Nees) Warnst. — изредка; на песчаной почве в прибрежных сосняках; с периантиями и спороношением.

!!**Chiloscyphus fragilis** (Roth) Schiffn. — редко; отмечен один раз на гнилом лежащем в воде стволе *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. в заболоченном черноольшанике; 58.58602°N, 37.56493°E, с *Liochlaena lanceolata*, 7 IX 2018, *ПК 1646*, LE (Plate II: *1*).

— **C. minor** (Nees) J. J. Engel et R. M. Schust. (≡ *Lophocolea minor* Nees) — изредка; на почве и корнях деревьев (Volkova *et al.*, 1994).

C. pallescens (Ehrh. ex Hoffm.) Dumort. — изредка; на почве, валежнике и гнилой древесине в сырых лесах и приручьевых понижениях, в том числе в зоне затопления.

— **C. polyanthos** (L.) Corda — изредка; на гнилой древесине в сырых и заболоченных лесах (Volkova *et al.*, 1994).

C. profundus (Nees) J. J. Engel et R. M. Schust. (= *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dumort.) — часто; на гнилой древесине, на коре при основании стволов деревьев и на почве в лесах разных типов; с периантиями и спороношением.

!**Crossocalyx hellerianus** (Nees ex Lindenb.) Meyl. — редко; на валежных, преимущественно сильно разложившихся стволах *Pinus sylvestris* и *Picea abies* (L.) H. Karst. в сосняках с елью чернично-сфагновом и зеленомошном, в ельнике с осиной и сосной осоково-зеленомошном со сфагнумом; 58.59557°N, 37.51007°E, 6 IX 2018, *ПК 1627*, LE; 58.58522°N, 37.57235°E, 7 IX 2018, *П 1653*, LE; 58.58255°N, 37.58554°E, 10 IX 2018, *ПК 1682*, LE (Plate I: *3b*).

Endogemma caespiticia (Lindenb.) Konstant., Vilnet et A. V. Troitsky (≡ *Jungermannia caespiticia* Lindenb., *Solenostoma caespiticium* (Lindenb.) Steph.) — редко; на сырой песчаной почве на зарастающей придорожной колее в 350 м от кордона Вауч, рядом с *Blasia pusilla*, *Lophozia excisa*, *Pellia endiviifolia*, *Phaeoceros carolinianus*, местами обильно; 58.59588°N, 37.51803°E, 6 IX 2018, *ПК 1636*, LE; 58.59596°N, 37.51817°E, 6 IX 2018, *ПК 1637*, LE; отмечены мужские растения, растения с периантиями и выводковыми почками (Plate I: *2*). Ранее выявлен в сухом сосняке по краю и дну высохшей канавы (Volkova *et al.*, 1994).

!**Geocalyx graveolens** (Schrad.) Lindb. — редко; один раз на песчаном склоне сев. экспозиции к заливу Крутец; 58.55170°N, 37.54375°E, 8 IX 2018, *К 1658*, LE (Plate II: *2*).

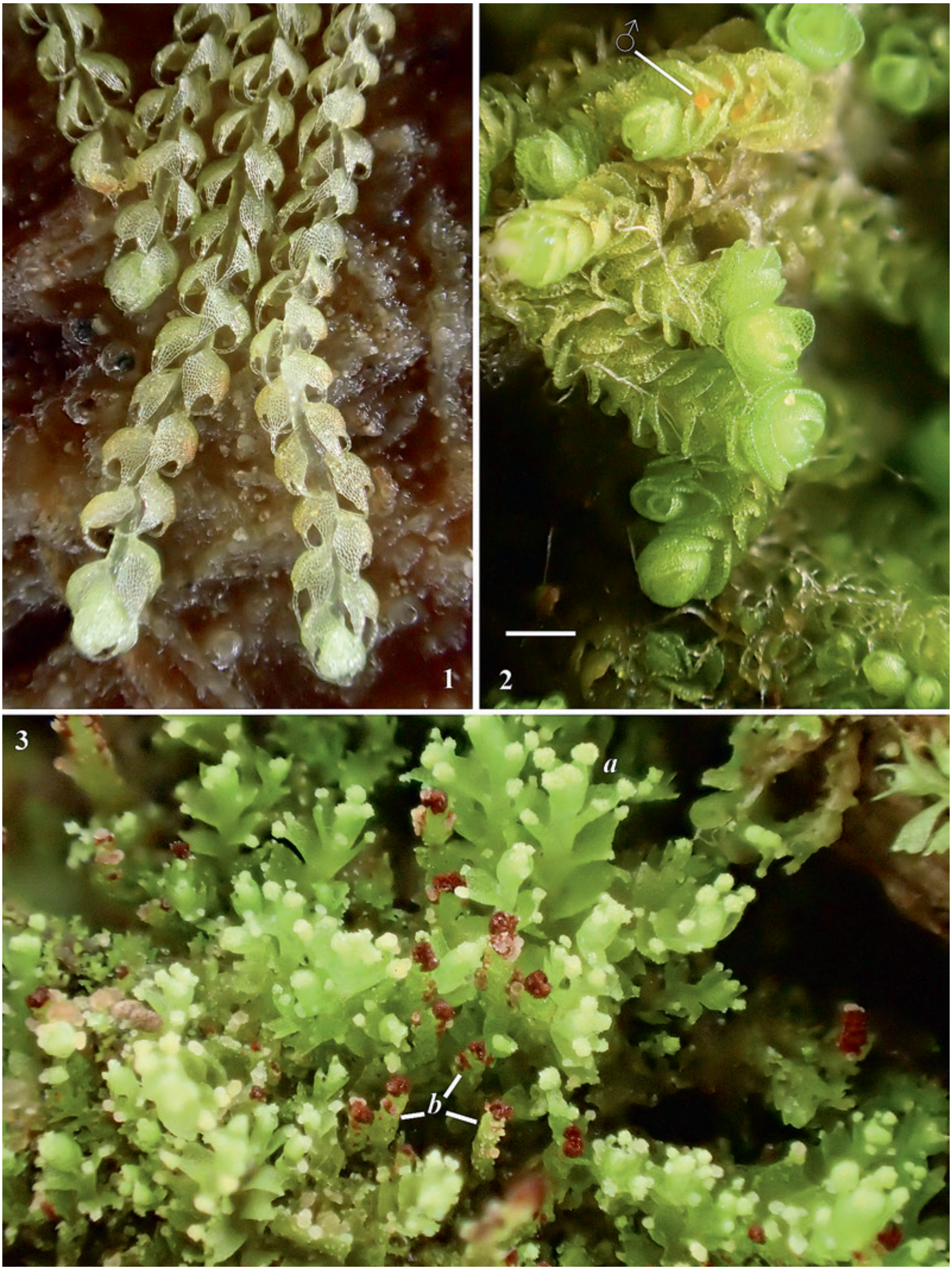

Plate I. *1* — *Cephalozia curvifolia* (*П 1649*, LE); *2* — *Endogemma caespiticia* (*ПК 1636*, LE);
3 — *Lophozia ascendens* (*a*), *Crossocalyx hellerianus* (*b*) (*ПК 1627*, LE).
Масштабная линейка / Scale bar: *1* — 200 µm; *2*— 350 µm; *3* — 250 µm.

Plate II. *1* — *Chiloscyphus fragilis* (*ПК 1646*, LE); *2* — *Geocalyx graveolens* (*К 1658*, LE); *3* — *Plagiochila asplenioides* (*ПК 1647*, LE); *4* — *Syzygiella autumnalis* (*ПК 1671*); *5* — *Scapania irrigua* (*К 1658*, LE); *6* — *Riccardia palmata* (*ПК 1643*, LE). Масштабная линейка / Scale bar: *1* — 600 μm; *2*, *6* — 500 μm; *3* — 2500 μm; *4*, *5* — 700 μm.

— **Gymnocolea inflata** (Huds.) Dumort. — редко; на торфянистой почве и гнилой древесине по краям заболоченных канав (Volkova *et al*., 1994).

Isopaches bicrenatus (Schmidel ex Hoffm.) H. Buch (≡ *Lophozia bicrenata* (Schmidel ex Hoffm.) Dumort.) — изредка; на песчаной, реже суглинистой почве в прибрежных сосняках по берегам водохранилища и в сухих лесах; с выводковыми почками, периантиями и спороношением. Ранее указывался как обычный вид (Volkova *et al*., 1994).

Lepidozia reptans (L.) Dumort. — изредка; на валежных стволах *Pinus sylvestris* и отвале дороги к оз. Хотавец, по песчаному берегу залива Крутец. Ранее отмечался как обычный вид на гнилой древесине и торфянистой почве в заболачивающихся лесах и низинных лесных болотцах (Volkova *et al*., 1994).

!**Liochlaena lanceolata** Nees — редко; на гнилом лежащем в воде стволе *Alnus glutinosa* в заболоченном черноольшанике; 58.58602°N, 37.56493°E, с *Chiloscyphus fragilis*, 7 IX 2018, *ПК 1646*, LE; с периантиями.

!***Lophozia ascendens** (Warnst.) R. M. Schust. — редко; отмечен один раз на валежном сильно разложившемся стволе *Pinus sylvestris* в ельнике с осиной и сосной осоково-зеленомошном со сфагнумом; 58.59557°N, 37.51007°E, вместе с *Calypogeia suecica*, *Cephalozia curvifolia*, *C. lunulifolia*, *C. bicuspidata*, *Crossocalyx hellerianus*, *Syzygiella autumnalis*, 6 IX 2018, *ПК 1627*, LE; с выводковыми почками (Plate I: *3a*).

L. excisa (Dicks.) Dumort. — изредка; на песчаных и подзолистых почвах на обочинах дорог и на гнилой древесине в сухих лесах по берегам водохранилища; с выводковыми почками, периантиями и спороношением.

L. guttulata (Lindb. et Arnell) A. Evans (≡ *L. longiflora* var. *guttulata* (Lindb. et Arnell) Schljakov) — изредка; на валежных стволах *Pinus sylvestris*, преимущественно вместе с *Calypogeia suecica*, *Cephalozia lunulifolia*, *Syzygiella autumnalis*; с мужскими побегами, периантиями и спороношением.

!**L. silvicola** H. Buch — редко; отмечен один раз на гнилой древесине *Pinus sylvestris* в сосняке зеленомошном с горельником близ дороги на оз. Хотавец; ~ 58.58240°N, 37.58282°E, 10 IX 2018, *ПК 1683*, LE; с выводковыми почками.

L. ventricosa (Dicks.) Dumort. s. l. (incl. *L. longiflora* (Nees) Schiffn. var. *longiflora*) — редко; на супесчаной и песчаной почве и на гнилой древесине на тропинке и на откосах в верхней части склона сев. экспозиции по левому берегу ручья Крутец; 58.55170°N, 37.54375°E, 8 IX 2018, *П 1658*, LE; 58.55164°N, 37.54366°E, 10 IX 2018, *П 1688*, LE; 58.55148°N, 37.54395°E, 10 IX 2018, *П 1691*, LE, рядом с *Calypogeia integristipula*, *Lophozia excisa*, *Nardia geoscyphus*, *Scapania curta*; с выводковыми почками и ювенильными периантиями.

— **L. wenzelii** (Nees) Steph. var. **groenlandica** (Nees) Bakalin (≡ *Lophozia groenlandica* (Nees) Macoun) — изредка; на почве, приствольных повышениях и гнилой древесине в хвойно-мелколиственных и хвойных лесах (Volkova *et al*., 1994).

Marchantia latifolia Gray (= *M. polymorpha* auct. non L.) — редко; на почве при въезде на лесную дорогу к оз. Хотавец перед Стрельнинским мостом, 58.58391°N, 37.55666°E, 7 IX 2018, *ПК 1642*, LE; на гумусированной почве на заболоченной просеке по краю ямы с водой, 58.58580°N, 37.56559°E, 7 IX 2018, *ПК 1647*, LE; в сосняке зеленомошном с горельником близ дороги к оз. Хотавец, 58.58240°N, 37.58282°E, 10 IX 2018, *ПК 1683*, LE; с антеридиальными и архегониальными подставками и выводковыми телами. Ранее приводился в широком понимании как обычный вид на гарях, кострищах и обнаженном субстрате (минерализованные полосы, огороды), реже на почве в лесах, по краю мелиоративных канав (Volkova *et al*., 1994). Более редкая встречаемость вида в настоящее время является, по-видимому, следствием запрета на посещение лесов местным населением и меньшей антропогенной нарушенностью территории.

M. polymorpha L. (= *M. aquatica* (Nees) Burgeff) — редко; на сырой просеке близ болота у воды у залива Крутец; 58.55188°N, 37.54300°E, 8 IX 2018, *ПК 1657*, LE.

Mylia anomala (Hook.) Gray — редко; отмечен один раз на торфянистой почве в заболоченном сосняке чернично-сфагновом, 58.59842°N, 37.51210°E, 6 IX 2018, *ПК 1633*, фотодокументация; с выводковыми почками. Ранее приводился как обычный вид на торфянистой почве в мочажинах сфагновых верховых болот и в лесных кольцах вокруг болотных озер (Volkova *et al*., 1994). Снижение встречаемости вида может быть связано с недостаточной исследованностью болот в 2018 г. и с сукцессионными изменениями за прошедшие 30 лет.

Nardia geoscyphus (De Not.) Lindb. — редко; на песчаной почве склона сев. экспозиции левого берега ручья Крутец; 58.55170°N, 37.54375°E, 8 IX 2018, *П 1658*, LE; со спороношением. Ранее отмечался на почве в сыром хвойном лесу (Volkova *et al*., 1994).

—***Odontoschisma denudatum** (Mart.) Dumort. — редко; отмечался один раз на торфе на тропе по краю верхового болота; с выводковыми почками (Volkova *et al*., 1994).

— **O. fluitans** (Nees) L. Söderstr. et Váňa (≡ *Cladopodiella fluitans* (Nees) H. Buch) — изредка; приводился из мочажин и межкочий верховых болот; с мужскими и женскими побегами (Volkova *et al*., 1994).

!**Orthocaulis kunzeanus** (Huebener) H. Buch — редко; отмечен один раз на гнилой древесине на обочине лесной дороги в примеси к *Cephalozia bicuspidata*, *Lophozia silvicola*, 58.58522°N, 37.57235°E, 7 IX 2018, *П 1653*, LE; с выводковыми почками на одном побеге.

!**Pellia endiviifolia** (Dicks.) Dumort. — редко, но местами обильно; на зарастающей песчаной обочине дороги от кордона Вауч к дер. Борок, 58.59610°N, 37.51840°E, с *Blasia pusilla, Phaeoceros carolinianus*, 6 IX 2018, *П 1638*, LE; на зарастающей сырой обочине дороги с ситником, в 15–30 м от местонахождения *P. epiphylla* и *P. neesiana*, вдоль дороги по направлению к дер. Борок, 58.59169°N, 37.54294°E, *П 1641*, LE; на почве в нижней части склона сев. экспозиции ручья Крутец, 58.55134°N, 37.54443°E, 7 IX 2018, *П 1653*, LE; с выводковыми веточками, пседопериантиями и мужскими слоевищами (Plate III: *2*).

P. epiphylla (L.) Corda — изредка; на почве в сырых лесах разных типов и на зарастающей песчаной обочине дороги; с псевдопериантиями, пареция.

P. neesiana (Gottsche) Limpr. — изредка; на зарастающих песчаных обочинах дорог и на склоне сев. экспозиции залива ручья Крутец; с пседопериантиями и мужскими слоевищами.

!**Plagiochila asplenioides** (L. emend. Taylor) Dumort. — редко; отмечен один раз отдельными побегами на сырой кочке в заболоченном смешанном лесу, 58.58580°N, 37.56559°E, 7 IX 2018, *ПК 1647*, LE (Plate II: *3*).

— **P. porelloides** (Torr. ex Nees) Lindenb. — изредка; на почве в сырых лесах и приручьевых ельниках (Volkova *et al*., 1994).

— **Solenostoma hyalinum** (Lyell) Mitt. (≡ *Jungermannia hyalina* Lyell, *Plectocolea hyalina* (Lyell) Mitt.) — редко; отмечался один раз на песчаном откосе ручья Крутец (Volkova *et al*., 1994). Вид не был выявлен в 2018 г. при обследовании на склонах ручья Крутец.

Ptilidium ciliare (L.) Hampe — редко; на песчаной почве и береговых откосах в прибрежных сосняках; 58.53663°N, 37.53664°E, 5 IX 2018, *ПК 1619*, LE. Ранее отмечался в сосняках зеленомошно-лишайниковых (Volkova *et al*., 1994).

P. pulcherimum (Weber) Vain. — часто; на коре при основании живых и на валежных стволах деревьев хвойных и лиственных пород, на гнилой древесине в хвойных и лиственных лесах; с периантиями, спороношением и мужскими побегами.

!**Radula complanata** (L.) Dumort. — редко; на стволах старых деревьев *Populus tremula* в осиннике осоковом на берегу р. Мологи на противоположной стороне дороги от кордона

Plate III. *1* — *Riccia cavernosa* (*П 1625*, LE); *2* — *Pellia endiviifolia* (*П 1638*, LE);
3–5 — *Riccia canaliculata* (*К 1623*, LE); *6*, *8a*, *9* — *Riccia huebeneriana* (*П 1668*, *П 1669*, LE);
7 — *Ricciocarpos natans* (*ПК 1640*); *8b* — *Riccia sorocarpa* (*П 1669*, LE).
Масштабная линейка / Scale bar: *1*, *2* — 1000 µm;
3, *4* — 700 µm; *5*, *7* — 2500 µm; 6, 9 — 600 µm; *8* — 300 µm.

Вауч, 58.59512°N, 37.50872°E, 6 IX 2018, *ПК 1626*, фотодокументация; в смешанном заболоченном чернично-сфагновом лесу, 58.58624°N, 37.56425°E, 7 IX 2018, *ПК 1645*, наблюдение; на стволе старой осины в ельнике чернично-кисличном с осиной, 58.58429°N, 37.57417°E, 10 IX 2018, рядом с *Neckera pennata* Hedw., *ПК 1685*, LE; с периантиями, спороношением и выводковыми почками.

!**Riccardia latifrons** (Lindb.) Lindb. — изредка; на пнях и на валеже *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в сосняках и ельниках разнотравных, в ельнике зеленомошном с сосной, и на валеже *Betula* sp. в березняке разнотравном; 58.59580°N, 37.51182°E, 6 IX 2018, *ПК 1632*, LE.

!**R. palmata** (Hedw.) Carruth. — редко; на сыром гнилом валежном стволе *Betula* sp. в смешанном разнотравно-зеленомошном лесу, 58.58527°N, 37.56428°E, 7 IX 2018, *ПК 1643*, LE; на валежном сыром стволе *Populus tremula* в “окне” в сосняке с осиной и елью, 58.58536°N, 37.57384°E, 7 IX 2018, *ПК 1654*, LE; с выводковыми почками и мужскими слоевищами (Plate II: *6*).

*****Riccia canaliculata** Hoffm. — редко; отмечен один раз на гумусированной почве на берегу на Моложском плёсе в зоне затопления близ экологической тропы, обширным сплошным покрытием, 58.53864°N, 37.53703°E, 5 IX 2018, *К 1623*, LE (Plate III: *3–5*).

R. cavernosa Hoffm. — редко; на песчаной береговой отмели на Моложском плёсе близ откоса, 58.53663°N, 37.53653°E, 5 IX 2018, *ПК 1620*, LE; на оторфованном берегу р. Молога у въезда в заповедник, 58.59382°N, 37.50990°E, 6 IX 2018, *П 1625*, фотодокументация (Plate III: *1*). Ранее изредка отмечался на илистой почве отмелей в зоне затопления водохранилища (Volkova *et al.*, 1994).

R. fluitans L. — изредка, местами обильно; в воде и на почве по берегам на Моложском плёсе, в заливчиках р. Мологи, по берегу р. Мологи среди осоки, 58.59347°N, 37.51411°E, 6 IX 2018, *К 70*, LE; на дороге через заболоченный сосняк на оз. Хотавец и в канаве рядом, 58.57932°N, 37.59597°E, 6 IX 2018, *ПК 1679*, LE; часто вместе с *Ricciocarpos natans*.

!**R. huebeneriana** Lindenb. — редко; на подзолисто-глеевой почве в средней части, на обочине и отвалах летней лесной дороги к урочищу Мшичино; 58.53491°N, 37.54557°E, 9 IX 2018, *П 1668*, LE; 58.53477°N, 37.54964°E, иногда рядом с *Riccia sorocarpa*, 9 IX 2018, *П 1669*, LE; со зрелыми светло-коричневыми типичными по морфологии спорами, 55–68 мкм в диам., с 6–8 ячеями 7–10(12) мкм в диам. на дистальной поверхности, нечетким тетрадным рубцом и неравномерно развитым желтым прозрачным крылом 2–5 мкм шир. (Plate III: *6*, *8a*, *9*).

!!**R. rhenana** Lorb. ex Müll. Frib. — редко; отмечен один раз на песчаной почве на склоне сев.-зап. экспозиции у старого моста через ручей Крутец, 58.55156°N, 37.54780°E, 8 IX 2018, *П 1660*, LE.

!**R. sorocarpa** Bisch. — редко; на суглинистой почве в средней части, на обочине и отвалах летней лесной дороги к урочищу Мшичино, 58.53477°N, 37.54964°E, рядом с *R. huebeneriana*, 9 IX 2018, *П 1669*, LE (Plate III: *8b*).

Ricciocarpos natans (L.) Corda — изредка, местами обильно; в воде, на почве и иногда на гнилой древесине рядом, по берегам среди ряски в заливчиках р. Мологи в зоне временного затопления; 58.59239°N, 37.53753°E, 6 IX 2018, *ПК 1640*, фотодокументация (Plate III: *7*); обильно образовывал покрытия в несколько десятков квадратных метров в 58.58080°N, 37.55159°E, 6 IX 2018, *ПК 1655*, LE.

Scapania curta (Mart.) Dumort. — изредка; на обнаженной почве троп, заброшенной лесной дороги, на песчаной почве на склоне сев. экспозиции к заливу Крутец; с выводковыми почками. Ранее отмечались мужские растения (Volkova *et al.*, 1994).

!**S. irrigua** (Nees) Nees — редко; на песчаной почве на склоне сев. экспозиции к заливу Крутец, 58.55170°N, 37.54375°E, рядом с *Isopaches bicenatus*, *Lophozia excisa*, *Scapania curta*, 8 IX 2018, *К 1658*, LE (Plate II: *5*).

!**Syzygiella autumnalis** (DC.) K. Feldberg, Váňa, Hentschel et Heinrichs (≡ *Jamesoniella autumnalis* (DC.) Steph., *Crossogyna autumnalis* (DC.) Schljakov) — изредка; на валежных стволах *Pinus sylvestris* в ельниках с сосной зеленомошных и зеленомошно-сфагновых, смешанном (береза, сосна, осина, ель) чернично-сфагновом лесу; 58.59940°N, 37.55583°E, 9 IX 2018, *ПК 1671*, фотодокументация (Plate II: *4*); с периантиями.

Отдел Anthocerotophyta Rothm. ex Stotler et Crand.-Stotl.

***Phaeoceros carolinianus** (Michx.) Prosk. (≡ *P. laevis* (L.) Prosk. subsp. *carolinianus* (Michx.) Prosk.) — редко; на сырой песчаной почве зарастающей придорожной колеи в 350 м от кордона Вауч, 58.59596°N, 37.51817°E, 58.59610°N, 37.51840°E, рядом с *Blasia pusilla*, *Endogemma caespiticia*, *Pellia endiviifolia*, 6 IX 2018, *ПК 1637*, *ПК 1638*, LE; на зарастающей сырой обочине дороги с ситником, 58.59169°N, 37.54294°E, с *P. epiphylla*, *Blasia pusilla*, *П 1641*, LE; на супесчаной почве обочины дороги к урочищу Мшичино по Мшичинской летней дороге, 58.53477°N, 37.54964°E, 9 IX 2018, *П 1669*; 58.53485°N, 37.54065°E, 9 IX 2018, *К 1674*, LE; со зрелыми спорофитами, пареция (Plate IV).

Ранее вид приводился для заповедника в широком смысле как *Anthoceros laevis* L. (≡ *Phaeocoeros laevis*), поскольку был выявлен по образцу только с мужскими слоевищами. Под последним названием вид включен во вторую редакцию списка видов растений и грибов, занесенных в Красную книгу Вологодской области (Postanovlenie..., 2015). Принимая во внимание более южное распространение *P. laevis* s. str., частую встречаемость протоандричных растений и крайне низкую вероятность его произрастания в Вологодской обл. (Potemkin, Sofronova, 2009: 310–311, примечание 86) полагаем, что указание *P. laevis* для заповедника (Volkova *et al.*, 1994) основано на протоандричных слоевищах *P. carolinianus*. Повторить находку *P. laevis* в урочище Крутая не удалось.

Таким образом, в результате проведенных работ были в значительной степени расширены представления о флоре печеночников заповедника. Выявлены 64 вида печеночников и 1 вид антоцеротовых, из которых наиболее часто встречающимися и обильными видами являются *Chiloscyphus profundus*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Cephalozia bicuspidata*. Несколько реже, но местами также обильно встречаются *Blasia pusilla*, *Cephalozia lunulifolia*, а также *Calypogeia suecica*, вид, при обработке коллекций без масляных тел нередко принимаемый за значительно более редкий вид *C. muelleriana*. Ранее с частотой «обычно» для заповедника приводились *Calypogia integristipula*, *Isopaches bicrenatus* (как *Lophozia bicrenata*), *Lepidozia reptans*, *Marchantia latifolia* (как *M. polymorpha*), *Mylia anomala* (Volkova *et al.*, 1994).

Значительная часть (19 из 52) видов, выявленных в 2018 г., приводятся впервые для заповедника, включая *Cephalozia curvifolia*, *Chiloscyphus fragilis* и *Riccia rhenana*, отмеченные впервые в Вологодской обл. Это объясняется большим охватом территории и более детальным ее исследованием. Вместе с тем, многочисленные находки *Cephalozia curvifolia*, по-видимому, являются следствием активного распространения этого вида, неоднократно отмеченного авторами в последние годы и в Ленинградской обл. Для этого вида, а также для охраняемых

Plate IV. *Phaeoceros carolinianus* (*ПК 1637*, *ПК 1638*, LE).
Масштабная линейка / Scale bar: *1* — 5 mm; *2* — 200 μm.

в Вологодской обл. *Crossocalyx hellerianus, Lophozia ascendens* и других эпиксильных печеночников в лесах заповедника существуют оптимальные условия благодаря обилию валежа хвойных пород на разных стадиях разложения и высокой атмосферной влажности. На Моложском плёсе и по берегам прилежащих к нему заливчиков формируются благоприятные местообитания для видов семейства Ricciaceae Rchb. и охраняемого в области повторно выявленного в заповеднике редкого вида *Riccia canaliculata*. *Odontoschisma denudatum*, обычно произрастающий на сырой гнилой древесине, ранее был отмечен в редком для этого вида местообитании на торфе по краю верхового болота (Volkova *et al.*, 1994). Выявить данный вид в ходе проведенного в 2018 г. исследования не удалось.

В ходе проведенных в 2018 г. работ не удалось выявить 13 из ранее указанных для заповедника видов вследствие преимущественно недостаточного посещения болотных массивов заповедника, а также естественной трансформации территории и случайных факторов. Нахождение подавляющего большинства из этих видов представляется возможным в ходе дальнейших исследований.

Следует отметить, что в настоящее время на территории Дарвинского заповедника выявлено наибольшее число печеночников по сравнению с другими исследованными особо охраняемыми природными территориями Вологодской обл. Так, в национальном парке «Русский Север» отмечен 41 вид печеночников (Karmazina, 2010), в Шиченгском ландшафтном заказнике — 33 вида (Philippov, Dulin, 2015a), в региональном ландшафтном заказнике «Харинский» — 18 видов (Philippov, Dulin, 2015b), а в Сойдозерском ландшафтном заказнике — 48 видов (Philippov, Dulin, 2012), что может быть объяснено их недостаточной изученностью в национальном парке «Русский Север» и преимущественными сборами в указанных заказниках не в лесных сообществах, а на болотах и внутриболотных водоемах.

Благодарности

Благодарим Н. Д. Немцеву за разноплановое содействие проведению исследований печеночников заповедника и консультации по обследованию территории в 2018 г., Д. А. Филиппова и М. В. Дулина за предоставление литературных источников по печеночникам Вологодской обл. Внимательное прочтение рукописи Д. А. Филипповым и ценные советы по ее улучшению были важны на завершающем этапе работы. Искренне признательны директору заповедника М. С. Макарову и заместителю директора по научной работе М. В. Бабушкину за помощь и содействие в проведении полевых исследований. Исследование выполнено в рамках реализации фундаментальных научных исследований по приоритетным направлениям, определенным Президиумом РАН (проект «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России», тема «Биологические разнообразие и динамика растительного мира России» (АААА-А18-118032890101-8)).

Литература

[Kaletskaya *et al.*] Калецкая М. Л., Немцева С. Ф., Скокова Н. Н. 1988. Дарвинский заповедник. *Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР. I.* М.: 152–184.

[Karmazina] Кармазина Е. В. 2010. *Мохообразные национального парка «Русский Север».* Вологда: 47 с.

[Kuznetsov *et al.*] Кузнецов А. В., Зеленецкий Н. М., Немцева Н. Д. 2007. Дарвинский государственный природный биосферный заповедник. *Природа Вологодской области.* Вологда: 335–346. http://www.booksite.ru/fulltext/natu/revol/PVO.pdf

[Philippov, Dulin] Филиппов Д. А., Дулин М. В. 2012. Печеночники Сойдозерского ландшафтного заказника и его окрестностей (Вытегорский район, Вологодская область). *Материалы докладов XIX Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии»* (*Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 2–6 апреля 2012 г.*). Сыктывкар: 57–59. https://ib.komisc.ru/add/smu/wp-content/uploads/2012/10/d0bcd0bed0bbd0bed0b4d0b5d0b6d0bad0b0-191.pdf

[Philippov, Dulin] Филиппов Д. А., Дулин М. В. 2015a. Печеночники Шиченгского ландшафтного заказника (Вологодская область). *Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества* 1: 14–21.

[Philippov, Dulin] Филиппов Д. А., Дулин М. В. 2015b. Материалы к флоре печеночников ландшафтного заказника «Харинский» (Вологодская область). *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований* 8(5): 972.

[Postanovlenie...] Постановление Правительства Вологодской области от 24.02.2015 №125 «Об утверждении перечня (списка) редких и исчезающих видов (внутривидовых таксонов) растений и грибов, занесенных в Красную книгу Вологодской области». http://vologda.regnews.org/doc/cq/85.htm

[Potemkin] Потемкин А. Д. 1995. К флоре печеночников Ленинградской области. Новые и малоизвестные таксоны. 2. *Новости систематики низших растений* 30: 128–136.

[Potemkin] Потемкин А. Д. 2018. Макросъемка мохообразных в полевых и лабораторных условиях — ключ к развитию отечественной бриологии. Опыт с USB микроскопом Skywatcher и фотокамерой Olympus Stylus Tough TG-3. *Ботаника в современном мире: Труды XIV съезда Русского Ботанического Общества и конференции* (*г. Махачкала, 18–23 июня 2018 г.*). *Т. 3: Споровые растения. Микология. Структурная ботаника. Физиология и биохимия растений. Эмбриология растений.* Махачкала: 59–60.

[Potemkin, Sofronova] Потемкин А. Д., Софронова Е. В. 2009. *Печеночники и антоцеротовые России. Т. 1.* СПб.; Якутск: 368 с.

Potemkin A. D., Sofronova E. V. 2013. Taxonomic study on the genus *Cephalozia* in Russia and circumscription of the genus. *Arctoa* 22: 171–204. https://doi.org/10.15298/arctoa.22.28

[Volkova *et al.*] Волкова Л. А., Жукова А. Л., Потемкин А. Д., Немцева Н. Д. 1994. Мохообразные Дарвинского государственного заповедника. *Флора и растительность Тверской области.* Тверь: 13–24.

References

Kaletskaya M. L., Nemtseva S. F., Skokova N. N. 1988. Darvinskiy zapovednik [Darviskiy Reserve]. *Zapovedniki SSSR. Zapovedniki evropeiskoy chasti RSFSR. I.* Moscow: 152–184. (In Russ.).

Karmazina E. V. 2010. *Mokhoobraznye natsional'nogo parka "Russkiy Sever"* [Bryophytes of the National park "Russkiy Sever"]. Vologda: 47 p. (In Russ.).

Kuznetsov A. V., Zelenetsky N. M., Nemtseva N. D. 2007. Darwinskiy gosudarstvennyy prirodnyy biosfernyy zapovednik [Darwinskiy State Nature Biosphere Reserve]. *Nature of the Vologda Region.* Vologda: 335–346. (In Russ.). http://www.booksite.ru/fulltext/natu/revol/PVO.pdf

Philippov D. A., Dulin M. V. 2012. Liverworts of Soydozerskiy Landscape Reserve and its surroundings (Vytegra District, Vologda Region). *Materialy dokladov XIX Vserossiyskoy molodezhnoy konferentsii "Aktual'nye problemy biologii i ekologii"* (*Syktyvkar, Respublika Komi, Rossiya, 2–6 aprelya 2012 g.*). Syktyvkar: 57–59. (In. Russ.). https://ib.komisc.ru/add/smu/wp-content/uploads/2012/10/d0bcd0bed0bbd0bed0b4d0b5d0b6d0bad0b0-191.pdf

Philippov D. A., Dulin M. V. 2015a. Liverworts of the Shichengskiy Landscape Reserve (Vologda Region). *Bulleten' Bryanskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva* 1: 14–21. (in Russ.).

Philippov D. A., Dulin M. V. 2015b. Materials to the flora of the liverworts of the Kharinskiy Landscape Reserve (Vologda Region). *Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy* 8(5): 972. (In Russ.).

Postanovlenie Pravitel'stva Vologodskoy oblasi ot 24.02.2015 №125 "Ob utverzhdenii perechnya (spiska) redkikh i ischezayushchikh vidov (vnutrividovykh taksonov) rasteniy i gribov, zanesennykh v Krasnuyu knigu Vologodskoy oblasti" [Resolution of the Government of Vologda Region from 24 February 2015 N125 "On approval of list of rare and endangered species (intraspecific taxa) plants and fungi, which feature in the Red Data Book of Vologda Region"]. 2015. http://vologda.regnews.org/doc/cq/85.htm (In Russ.).

Potemkin A. D. 1995. Contribution to the liverwort flora of the Leningrad Region. New and little-known taxa. 2. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 30: 128–136. (In Russ.).

Potemkin A. D. 2018. Macrophotography of bryophytes in field and laboratory conditions is the key to the development of domestic bryology. Experience with a USB microscope Skywatcher and Olympus Stylus Tough TG-3 camera. *Trudy XIV s'ezda Russkogo Botanicheskogo Obshchestva i konferentsii "Botanika v sovremennom mire"* (*Mahachkala, 18–23 iyunya 2018 g.*). *T. 3*: *Sporovye rasteniya. Mikologiya. Strukturnaya botanika. Fiziologiya i biohimiya rasteniy. Embriologiya rasteniy* [Proceedings of the XIV Congress of the Russian Botanical Society and the conference "Botany in the Modern World" (Makhachkala, June 18–23, 2018). T. 3: Spore plants. Mycology. Structural botany. Physiology and biochemistry of plants. Embryology of plants]. Mahachkala: 59–60. (In Russ.).

Potemkin A. D., Sofronova E. V. 2009. *Pechenochniki i antotserotovye Rossii. T. 1* [Liverworts and hornworts of Russia. Vol. 1]. St. Petersburg; Yakutsk: 368 p. (In Russ. and Engl.).

Potemkin A. D., Sofronova E. V. 2013. Taxonomic study on the genus *Cephalozia* in Russia and circumscription of the genus. *Arctoa* 22: 171–204. https://doi.org/10.15298/arctoa.22.28

[Volkova *et al.*] Volkova L. A., Zhukova A. L., Potemkin A. D., Nemtseva N. D. 1994. Mokhoobraznye Darvinskogo gosudarstvennogo zapovednika [Bryophytes of Darviskiy State Reserve]. *Flora i rastitel'nost' Tverskoy oblasti*. Tver: 13–24. (In Russ.).