

Мохообразные (Bryophyta, Marchantiophyta) термальных местообитаний лагуны Тинтикун (Северная Корякия, Камчатский край)

Е. Ю. Кузьмина, А. Д. Потемкин, В. Ю. Нешатаева

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия
Автор для переписки: Е. Ю. Кузьмина, ekuzmina@yandex.ru, kuzminaeyu@binran.ru

Резюме. Впервые проведено исследование флоры мохообразных Говенских термальных источников в лагуне Тинтикун, которые являются самыми северными горячими ключами Камчатского края. Выявлено 56 видов мохообразных, в том числе 11 видов печеночников и 45 — мхов. Из них 3 вида — новые для Камчатского края, 11 — для Корякского округа Камчатского края, 16 видов — новые для Олюторского р-на. Отличительной особенностью парциальной флоры Говенских источников является значительное участие бореальных и бореально-неморальных видов (28% от списка видов), что отражает специфику термальных местообитаний. В результате сравнения видового состава мохообразных парциальных флор термальных источников на широтном градиенте от Чукотки до Камчатки выяснилось, что изученная флора по видовому составу ближе к флоре термальных источников кальдеры Узона (Восточная Камчатка) и Чукотки. Очевидно, она несет в себе черты постепенного перехода от северных флор термальных источников к более южным. Обсуждаются возможные причины сходства и различия парциальных флор.

Ключевые слова: мохообразные, мхи, печеночники, термальные источники, Корякский округ Камчатского края, Олюторский залив, Дальний Восток, Россия.

Bryophytes (Bryophyta, Marchantiophyta) of thermal habitats of the Lagoon Tintikun, Northern Koryakia, Kamchatka Territory

Е. Yu. Kuzmina, A. D. Potemkin, V. Yu. Neshataeva

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia
Corresponding author: E. Yu. Kuzmina, ekuzmina@yandex.ru, kuzminaeyu@binran.ru

Abstract. Mosses and liverworts of Govenskie thermal springs in the Lagoon Tintikun are studied for the first time. Govenskie thermal springs are northernmost in the Kamchatka Territory. We found 56 species of bryophytes, including 11 species of liverworts and 45 of mosses. Of these, 3 species are new for the Kamchatka Territory, 11 species are new for the Koryak Area of Kamchatka Territory and 16 species are new for the Olyutorskiy District. A distinctive feature of the partial flora of Govenskie springs is a significant part of the boreal and boreal-nemoral species (28% of the species list) that reflects the specific thermal habitat. Comparison of the latitudinal bryophyte species composition in gradient from Chukotka to Kamchatka shows a close taxonomic composition of bryophyte partial floras of Govenskie, Uzon (East Kamchatka) and Chukotka thermal springs. It can be assumed that a partial floras of Govenskie thermal springs represent a transition from the northern to the southern floras. The reason of distinctions of compared partial floras are discussed.

Keywords: bryophytes, liverworts, mosses, thermal flora, thermal springs, Kamchatka Territory, Koryak Area, North Koryakia, Olyutorskiy Bay, Far East, Russia.

Термальные источники — естественное проявление вулканических областей. Они встречаются в районах, где произошло затухание вулканических процессов, но еще сохранились природные магматические очаги. Термальные источники характеризуются выходом на поверхность подземных вод, нагретых выше 20 °С. Вокруг горячих ключей формируются специфические местообитания, отличающиеся по температурным и химическим условиям, которые оказывают существенное влияние на растительный покров. В окрестностях гидротермальных проявлений развиваются термофильные растительные сообщества, значительно отличающиеся от окружающей фоновой растительности. Влияние термальных источников сказывается также на моховом компоненте растительных сообществ. Флористический состав, проективное покрытие, мощность мохового яруса зависят не только от температурного режима, но и от степени увлажнения субстрата, химического состава и рН почвы и термальных вод.

На Дальнем Востоке наиболее подробно изучены мохообразные термальных источников Камчатки (Blagodatskich, Duda, 2001; Czernyadjeva, Potemkin, 2002; Czernyadjeva *et al.*, 2005; Bakalin, 2006, 2009; Kuzmina, 2010; Potemkin *et al.*, 2011; Czernyadjeva, 2012; Koroteeva *et al.*, 2013; Fedosov *et al.*, 2015). По мохообразным Гильмимлинейских термальных ключей Чукотки опубликованы результаты исследований Афониной (Afonina, Makarova, 1981). Кроме того, редкие виды мхов термальных источников отмечены в работе по растительности особо охраняемых территорий Чукотки (Belikovich *et al.*, 2006). По южным Курильским островам нет отдельных видовых списков мхов и печеночников термальных источников, но мохообразные термальных источников отмечены во флористической сводке (Bakalin *et al.*, 2009), также особенности бриофлоры без детализации рассмотрены в публикации Коротеевой с соавторами (Koroteeva *et al.*, 2016). Вместе с тем, сведения о составе мохообразных в окрестностях термальных источников Корякского округа до сих пор практически отсутствовали. В пределах Корякского округа проводились сборы печеночников на термальных полях: Тымлатских (9 видов), Русаковских (5 видов) и Хухлотвоямских (3 вида) горячих ключей, расположенных на северо-востоке п-ова Камчатка (Bakalin *et al.*, 2011), а также на Русаковских и Хухлотвоямских горячих ключах, где был найден *Anthoceros agrestis*. Это единственная в Камчатском крае и самая северная на Дальнем Востоке находка данного вида (Bakalin *et al.*, 2007). В материковой части Корякии термальные ключи встречаются очень редко, и никто из ботаников на них ранее не работал.

В настоящей работе представлены результаты исследования мохообразных в окрестностях самых северных термальных источников Камчатского края — Говенских горячих ключей в лагуне Тинтикун.

Физико-географическая характеристика района исследования

Говенские термальные источники находятся в Олюторском административном р-не Корякского округа Камчатского края. По геоботаническому району-

рованию СССР (Leskov, 1947) изученная территория относится к Корьякскому округу Берингийской крупнокустарниковой (лесотундровой) области. По флористическому районированию крайнего северо-востока Азии (Yurtsev, 1974) она входит в состав Анадырско-Корьякской провинции стлаников Восточно-Сибирской подобласти Бореальной области. В системе ботанико-географического районирования — расположена в пределах подзоны крупных стлаников (Yurtsev, 1978).

Термальные источники находятся в основании п-ова Говена, на побережье Олюторского залива. Они расположены на южном берегу лагуны Тинтикун ($60^{\circ}17.192'N$, $166^{\circ}53.406'E$) на высоте 2–5 м над ур. м., в 1 км восточнее устья р. Тинтикунваям, впадающей в лагуну (рис. 1). От моря лагуна Тинтикун отделена двумя песчано-галечными косами. Прибрежные галечники заняты приморскими лугами с участием *Leymus mollis*, *Arctopoa eminens*, *Lathyrus japonicus*, *Ligusticum scoticum*, *Arctanthemum arcticum* и др. Склоны невысоких гор, окружа-

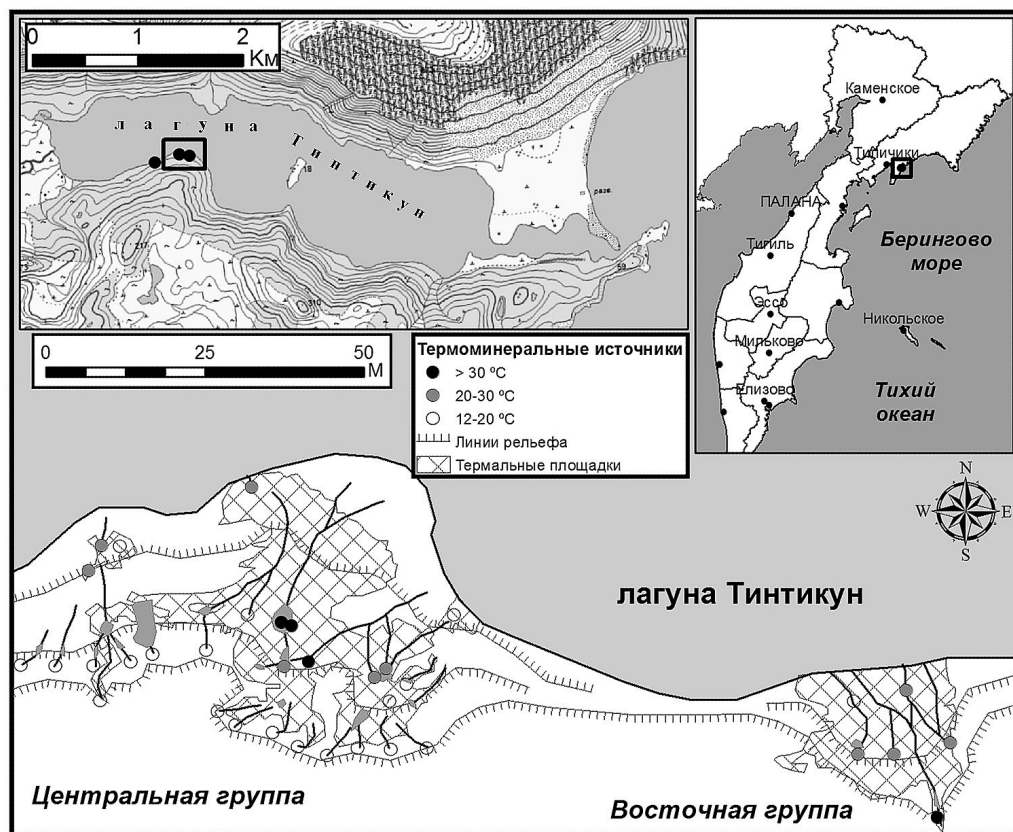


Рис.1. Карта-схема местонахождения термальных Говенских источников (автор В. Е. Кириченко).

Fig.1. Schematic map of the location of Govenskie thermal springs (by V. E. Kirichenko).

ющих лагуну, покрыты зарослями ольхового стланика (*Alnus fruticosa* s. l.), с участием кедрового стланика (*Pinus pumila*). Выходы термальных вод и термальные площадки прослеживаются на участке протяженностью около 450 м вдоль побережья лагуны (рис. 2). Длина самого большого термального ручья не превышает 25 м. Воды источников слаботермальные кремнистые слабоминерализованные карбонатно-гидрокарбонатно-натриевые щелочные с повышенным содержанием органических веществ, сульфидов и радона. Состав выделяющегося свободного газа почти полностью азотный (Петров, 1991). Некоторые источники окружены гидротермально измененными породами — отложениями травертинов из минеральных солей на каменистом субстрате. Температура воды в источниках 33–34°C. В окрестностях термальных источников распространены разнотравные и разнотравно-осоковые луга, осоковые болота, прогретые участки обнаженного грунта с разреженными растительными группировками, галечники и прогретые камни; на склоне сопки, в истоках термального ручья встречаются ольховники папоротниковые. Термальные источники подвержены антропогенному воздействию (рис. 2): их периодически посещают охотники, рыбаки, туристы; в русле центрального ручья выкопан небольшой «бассейн» (купальня)



Рис. 2. Говенские термальные источники в лагуне Тинтикун (фото С. Евграфовой).
Fig. 2. Govenskie thermal springs in Tintikun Lagoon (photo by S. Evgrafova).

около 3 м длиной и 2 м шириной, по краям укрепленный досками. Вокруг источников отмечены зоогенные нарушения: медвежьи тропы, шерсть в термальном бассейне, медвежьи следы.

Материал и методы

В июле 2019 г. Камчатским ботаническим отрядом Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН под руководством В. Ю. Нешатаевой проведены флористические и геоботанические исследования в окрестностях Говенских горячих ключей в лагуне Тинтикун. Исследования выполнялись в сжатые сроки, в течение нескольких часов, поскольку до лагуны Тинтикун приходилось добираться по открытому морскому пространству и работы были ограничены непогодой. Были обследованы выходы термальных источников и их ближайшие окрестности. На термальных полях в разных типах местообитаний были заложены пробные площади размерами 5×5 м, на которых В. Ю. Нешатаевой и Е. Ю. Кузьминой были выполнены детальные геоботанические описания с выявлением видового состава сосудистых растений и мохообразных и оценкой проективного покрытия (ПП) (в %) для каждого яруса и каждого вида. Всего было выполнено 10 геоботанических описаний. Особое внимание уделяли составу и структуре мохового яруса. При отборе образцов определяли ПП мохообразных, отмечали особенности распределения мохового покрова в сообществе, положение в рельефе, особенности микрорельефа, субстратную приуроченность, встречаемость. Оценивали активность каждого вида в сообществе, его доминирование, содоминирование или присутствие. Сборами мохообразных были охвачены все местообитания, находящиеся под влиянием термальных источников. Всего было собрано около 150 гербарных образцов.

Для выявления особенностей парциальной флоры мохообразных Говенских источников и ее положения в ряду парциальных флор термальных источников сопредельных регионов применяли сравнительно-флористический метод с использованием индекса попарного видового сходства Czekanowski/Dice/Sørensen (Kc_{ds}) (Czekanowski, 1932; Dice, 1945; Sørensen, 1948), рассчитанного по формуле: $Kc_{ds} = 2c/a + b$, где a — число видов в одной парциальной флоре, b — число видов в другой парциальной флоре, c — число общих видов. Сравнение проведено на широтном градиенте от Чукотки до Южной Камчатки. Для сравнения взяты обобщенные данные по парциальным флорам термальных источников и находящихся под их влиянием окрестностей, по которым имеются списки мхов и печеночников, а именно: Гильмимлинейских ключей на Чукотке (Afonina, Makarova, 1981), Нижне-Кошелевских и Мутновских термальных источников на Южной Камчатке (Czernyadjeva, Potemkin, 2002; Czernyadjeva *et al.*, 2005), а также термальных источников Долины гейзеров и кальдеры Узон на Восточной Камчатке (Blagodatskich, Duda, 2001; Bakalin, 2006, 2009; Kuzmina, 2010; Potemkin *et al.*, 2011; Koroteeva *et al.*, 2013; Fedosov *et al.*, 2015).

Названия сосудистых растений в статье приведены по «Каталогу флоры Камчатки» (Yakubov, Chernyagina, 2004), мохообразных — по списку мхов Восточ-

ной Европы и Северной Азии (Ignatov, Afonina, Ignatova *et al.*, 2006) и по списку печеночников России (Potemkin, Sofronova, 2009), с некоторыми дополнениями с учетом современных таксономических публикаций. Географические элементы приводятся по системам, принятым Кузьминой (Kuzmina, 2003) и Константиновой (Konstantinova, 2000), с дополнением современными данными о распространении мохообразных. Мхи определены Е. Ю. Кузьминой, печеночники — А. Д. Потемкиным. Гербарные образцы хранятся в бриологическом гербарии БИН РАН (LE).

Результаты

В нижеследующем аннотированном списке в каждом отделе виды перечисляются в алфавитном порядке. Для каждого вида приводится частота встречаемости (часто — вид собран 5 и более раз; спорадически — 3–4 раза; редко — 1–2 раза), тип местообитания, субстрат, наличие спороношения. После типа местообитания приводится номер образца. Значком «!» отмечены виды — новые для Камчатского края, «*» — новые для Корякского автономного округа, «**» — новые для Олюторского р-на. Все образцы собраны Кузьминой (*Kuzmina*), дата сбора всех образцов — 30 VII 2019.

Отдел *Marchantiophyta*

***Aneura pinguis* (L.) Dumort. — редко. Обрастание берега термальной мочажины, участки обнаженного субстрата, с *Mesoptychia gillmanii*, *Preissia quadrata*, T-5; обрастание по борту термального ручья, обнаженная почва, с *Calypogeia muelleriana*, T-4.

***Calypogeia muelleriana* (Schiffner) Müll. Frib. — редко. Обрастание по борту термального ручья, обнаженная почва, с *Aneura pinguis*, *Pellia neesiana*, T-4.

***Cephalozia hamatiloba* Steph. — редко. Над теплым ручьем и по берегу, среди травы и на камне, T-2, с периянтциями.

***Harpanthus flotovianus* (Nees) Nees — редко. По окрайке термальной мочажины, на обнаженной почве с *Mesoptychia gillmanii*, *Pellia neesiana*, *Riccardia multifida* s. l., T-1, mod. *subintegriifolia*.

***Jungermania exsertifolia* Steph. subsp. *cordifolia* (Dumort.) Váňa — редко. На термальной площадке по берегу термального ручья, на почве, T1-1; в воде и по берегу прохладного ручейка, вытекающего из термального осокового болота с *Carex cryptocarpa*, формирует обширные дерновины с примесью *Scapania uliginosa*, T-3.

***Mesoptychia gillmanii* (Austin) L. Söderstr. et Váňa [≡ *Leiocolea gillmanii* (Austin) A. Evans] — редко. Обрастание берега термальной мочажины, участки обнаженного субстрата, с *Aneura pinguis*, *Preissia quadrata*, T-5; по окрайке термальной мочажины, на обнаженной почве с *Harpanthus flotovianus*, *Pellia neesiana*, *Riccardia multifida* s. l., T-1.

***Pellia neesiana* (Gottsche) Limpr. — спорадически. Обрастание берега термальной мочажины, участки обнаженного субстрата, с *Preissia quadrata*, T-2; по окрайке термальной мочажины с *Harpanthus flotovianus*, *Mesoptychia gillmanii*, *Riccardia multifida* s. l., T-1, мужские слоевища; обрастание по борту термального ручья, обнаженная почва, с *Aneura pinguis*, *Calypogeia muelleriana*, T-4.

***Preissia quadrata* (Scop.) Nees — редко. Обрастание по берегу термальной мочажины, участки обнаженного субстрата, с *Aneura pinguis*, *Mesoptychia gillmanii*, T-5.

***Riccardia multifida** (L.) Gray s. l. (incl. *R. decrescens* (Steph.) S. Hatt.) — редко. Луг разнотравный у термального ручья, по окрайке термальной мочажины, на обнаженной почве с *Harpanthus flotovianus*, *Mesoptychia gillmanii*, *Pellia neesiana*, T-1.

***Scapania uliginosa** (Sw. ex Lindenb.) Dumort. — редко. На термальной площадке по берегу термального ручья, T1-2; в воде и по берегу прохладного ручейка, вытекающего из термального осокового болота с *Carex cryptocarpa*, среди *Jungermania exsertifolia* subsp. *cordifolia*, T-3, mod. *leptoderma-viridis*.

Scapania cf. **uliginosa** (Sw. ex Lindenb.) Dumort. — редко. В термальной мочажине, в воде образует обширные дерновины, T; по окрайке теплой мочажины, на почве, T1-5.

Габитуально сходен с собранной рядом *Scapania uliginosa*, от которой отличается крыловидным килем, интенсивной пурпурной пигментацией и клетками листа с равномерно утолщенными стенками.

Отдел Bryophyta

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwägr. — редко. Лужайка разнотравно-белозоровая (с *Parnassia palustris*) на островке в термальном ручье, среди трав, T-6; луг осоково-разнотравный (высокотравный) на термальной площадке по берегу термального ручья, под склоном у истока ручья, T1-3; термальное осоковое болото с *Carex cryptocarpa*, T3-3.

***Brachythecium buchananii** (Hook.) A. Jaeger — редко. Лужайка разнотравно-белозоровая с *Parnassia palustris* на островке в термальном ручье, на камне, в небольшой примеси к *Dilutineuron fasciculare*, T-7, det. O. M. Afonina.

B. erythrorrhizon Schimp. subsp. **asiaticum** Ignatov — редко. Лужайка разнотравно-белозоровая на островке в термальном ручье, среди травы, T-8.

***B. rivulare** Schimp. — часто. Лужайка разнотравно-белозоровая с *Parnassia palustris* на островке в термальном ручье, среди трав, T-9; на участках обнаженного субстрата на берегу термальной мочажины, в примеси в смешанной дерновине, T-10; луг осоково-разнотравный (высокотравный) на термальной площадке по берегу термального ручья под склоном у истока ручья, среди травы T1-4; ольховник папоротниковый с *Athyrium filix-femina*, среди травы, T2-1; разреженная термальная группировка на галечнике по берегу термального ручья, T4-4; высокотравное сообщество вокруг термального ручья на склоне, T4-5; обрастание термального ручья по борту, на обнаженном субстрате, в примеси, в смешанной дерновине, T4-6.

Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaertn. — редко. Обрастание берега термальной мочажины, T-11; термальное осоковое болото с *Carex cryptocarpa*, T3-4.

Calliargon giganteum (Schimp.) Kindb. — редко. Термальное осоковое болото с *Carex cryptocarpa*, T3-5.

Calliargonella lindbergii (Mitt.) Hedenäs — редко. Обрастание берега термальной мочажины, участки обнаженного субстрата, в примеси в смешанной дерновине, T-12; ольховник папоротниковый с *Athyrium filix-femina*, среди травы, в примеси, в смешанной дерновине, T2-2.

***Campylium protensum** (Brid.) Kindb. — редко. Над термальным ручьем по берегу, на обнаженной почве, T-13; ольховник папоротниковый с *Athyrium filix-femina*, среди травы, T2-3.

****C. stellatum** (Hedw.) C. E. O. Jensen — спорадически. Лужайка разнотравно-белозоровая с *Parnassia palustris* на островке в термальном ручье, доминирует, среди травы, T-14; обрастание берега термальной мочажины, участки обнаженного субстрата, T-15; термальное осоковое болото с *Carex cryptocarpa*, по окрайке мочажины, на обнаженной почве, T3-6.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. — редко. Лужайка разнотравно-белозоровая, с *Parnassia palustris*, на островке в термальном ручье, на камне, T-16.

Climacium dendroides (Hedw.) F. Weber et D. Mohr — часто. Лужайка разнотравно-белозоровая с *Parnassia palustris* на островке в термальном ручье, среди травы, T-17; луг осоково-разнотравный (высокотравный) на термальной площадке по берегу термального ручья, под склоном у истока ручья, среди травы, T1-5; луг разнотравный у термального ручья, на обнаженном субстрате, T1'-6; ольховник папоротниковый с *Athyrium filix-femina*, среди травы, T2-4; термальное осоковое болото с *Carex cryptocarpa*, среди осоки и по окрайке мочажины, на обнаженном субстрате, T3-7.

Dicranella cerviculata (Hedw.) Schimp. — редко. Обрастание термального ручья по борту, на обнаженном субстрате (со спорофитами), T4-7.

Dicranum scoparium Hedw. — редко. Ольховник папоротниковый с *Athyrium filix-femina*, среди трав, T2-5.

***Dilutineuron fasciculare** (Hedw.) Bedn.-Ochyra — редко. Лужайка разнотравно-белозоровая с *Parnassia palustris* на островке в термальном ручье, на камне, T-18; на камне в термальном осоковом болоте, T3-8.

Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst. — спорадически. Лужайка разнотравно-белозоровая с *Parnassia palustris* на островке в термальном ручье, среди травы, в примеси к *Brachythecium erythrorhizon* subsp. *asiaticum*, T-19; над термальным ручьем по берегу, на обнаженном субстрате, T-20; в воде прохладного ручейка, вытекающего из термального осокового болота с *Carex cryptocarpa*, T3-9; по окрайке мочажины в термальном осоковом болоте с *Carex cryptocarpa*, на почве, T3-10.

D. polygamus (Schimp.) Hedenäs — редко. Высокотравное сообщество вокруг термального ручья, среди травы, T4-8.

****Fissidens osmundoides** Hedw. — редко. Обрастание берега термальной мочажины, участки обнаженного субстрата, в примеси в смешанной дерновине, T-21.

****Funaria hygrometrica** Hedw. — редко. На обнаженном берегу термального ручья и на камне (со спорофитами), T-22.

***Grimmia longirostris** Hook. — редко. На валуне, лежащем на склоне над термальным источником, T.

Helodium blandowii (F. Weber et D. Mohr) Warnst. — редко. На термальной площадке с сообществом луга осоково-разнотравного (высокотравного) по берегу термального ручья, T1-6.

Hylocomiastrum pyrenaicum (Spruce) M. Fleisch. — редко. Ольховник папоротниковый с *Athyrium filix-femina*, среди травы, в примеси, в смешанной дерновине, T2-6; осоковое сообщество с ситником под склоном, вдоль галечника по берегу ручья, T1'-7.

Hymenoloma crispulum (Hedw.) Ochyra — редко. На камне в термальном осоковом болоте, T3-11.

Hypnum cupressiforme Hedw. — редко. Осоковое сообщество с ситником под склоном, вдоль галечника по берегу ручья, в примеси, в смешанной дерновине среди осоки, T1'-8.

***Lescuraea saxicola** (Schimp.) Milde — редко. Термальное осоковое болото с *Carex cryptocarpa*, на камне, T3-12.

Philonotis fontana (Hedw.) Brid. — часто. Лужайка разнотравно-белозоровая с *Parnassia palustris* на островке в термальном ручье, среди травы, T-23; обрастание берега термальной мочажины, участки обнаженного субстрата, в примеси в смешанной дерновине (со спорофитами), T-24; ольховник папоротниковый с *Athyrium filix-femina*, среди травы, T2-7; термальное осоковое болото с *Carex cryptocarpa*, обширные дерновины, доминирует,

T3-13; обрастание термального ручья по борту, на обнаженном субстрате, в примеси, в смешанной дерновине, T4-9.

****Plagiomnium medium** (Bruch et Schimp.) T. J. Кор. — часто. Лужайка разнотравно-белозоровая с *Parnassia palustris* на островке в термальном ручье, среди травы, T-25; луг осоково-разнотравный (высокотравный) на термальной площадке по берегу термального ручья, на почве, T1-7; луг разнотравный у термального ручья, на обнаженном субстрате, T1'-9; высокотравное сообщество вокруг термального ручья, среди травы, T4-10; обрастание термального ручья по борту, на обнаженном субстрате, в примеси, в смешанной дерновине, T4-11.

Plagiothecium cavifolium (Brid.) Z. Iwats. — редко. Обрастание термального ручья по борту, на обнаженном субстрате, T4-12.

***P. nemorale** (Mitt.) A. Jaeger — редко. Высокотравное сообщество вокруг термального ручья, среди травы, T4-13, conf. *G. Ya. Doroshina*.

Pohlia nutans (Hedw.) Lindb. — редко. Обрастание термального ручья по борту, на обнаженном субстрате (с незрелыми спорофитами), T4-14.

****Polytrichum longisetum** Sw. ex Brid. var. **anomalum** (Milde) G. L. Sm.) — редко. Над термальным ручьем по берегу, на обнаженном субстрате, T-26.

Pseudobryum cinclidioides (Huebener) T. J. Кор. — редко. Ольховник папоротниковый с *Athyrium filix-femina*, среди травы, в примеси к *Dicranum scoparium*, T2-8.

****Rhizomnium magnifolium** (Horik.) T. J. Кор. — редко. Ольховник папоротниковый с *Athyrium filix-femina*, среди травы, T2-9; луг осоково-разнотравный (высокотравный) на термальной площадке по берегу термального ручья у истока, в примеси в смешанной дерновине, на почве, T1-8.

****Rhytidadelphus squarrosus** (Hedw.) Warnst. — спорадически. Луг осоково-разнотравный (высокотравный) на термальной площадке по берегу термального ручья, у истока ручья, T-1; луг разнотравный у термального ручья, среди травы, T1'-10; разреженная термальная группировка на галечнике по берегу термального ручья, T4-15.

****R. subpinnatus** (Lindb.) T. J. Кор. — редко. Осоковое сообщество с ситником под склоном, вдоль галечника по берегу ручья, T1'-11; термальное осоковое болото с *Carex cryptocarpa*, в примеси к *Sanionia uncinata*, T3-14.

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske — часто. Лужайка разнотравно-белозоровая с *Parnassia palustris* на островке в термальном ручье, на камне среди травы, T-27; осоковое сообщество с ситником под склоном, вдоль галечника по берегу ручья, в примеси к *Rhytidadelphus subpinnatus*, T1'-12; ольховник папоротниковый с *Athyrium filix-femina*, среди травы, в примеси, в смешанной дерновине, T2-10; термальное осоковое болото с *Carex cryptocarpa*, среди осоки, T3-15; разреженная термальная группировка на галечнике по берегу термального ручья, на обнаженном субстрате, T4-16.

****Scorpidium cossonii** (Schimp.) Hedenäs — спорадически. Обрастание берега термальной мочажины, участки обнаженного субстрата, T-28; лужайка разнотравно-белозоровая с *Parnassia palustris* на островке в термальном ручье, среди травы, T-29; обрастание гнилой древесины по берегу теплой мочажины, T-30; термальное осоковое болото с *Carex cryptocarpa*, по окрайке мочажины, сырая почва, T3-16.

Sphagnum arcticum Flatberg et Frisvoll — редко. Осоковое сообщество с ситником под склоном вдоль галечника по берегу ручья, сырая почва и галечник, T1'-13, conf. *A. I. Maksimov*.

S. teres (Schimp.) Ångstr. — спорадически. Лужайка разнотравно-белозоровая с *Parnassia palustris* на островке в термальном ручье, дерновинки среди травы, T-31; луг осоково-разнотравный (высокотравный) на термальной площадке обрастания по берегу термального ручья, у истока ручья, T1-9; термальное осоковое болото с *Carex cryptocarpa*.

carpa, образует обширные дерновинки, T3-17; разреженная термальная группировка на галечнике, обрастания по берегу термального ручья, T4-17.

S. warnstorffii Russow — спорадически. Лужайка разнотравно-белозоровая с *Parnassia palustris* на островке в термальном ручье, среди травы, T-31; луг осоково-разнотравный (высокотравный) на термальной площадке обрастания берега ручья термального ручья, у истока ручья, T1-10; термальное осоковое болото с *Carex cryptocarpa*, обширные дерновинки, T3-18.

***Stereodon bambergeri** (Schimp.) Lindb. — редко. Осоковое сообщество с ситником под склоном, вдоль галечника по берегу ручья, среди осоки и на галечнике, T1'-14.

!S. callichrous (Brid.) Lindb. subsp. **japonicum** (Ando) Afonina et Ignatova — спорадически. Осоковое сообщество с ситником под склоном вдоль галечника по берегу ручья, дерновинки на галечнике и среди осоки, T1'-15; ольховник папоротниковый с *Athyrium filix-femina*, среди травы, доминирует, T2-11; разреженная термальная группировка на галечнике по берегу термального ручья, T4-18, conf. O. M. Afonina.

Straminergon stramineum (Dicks. ex Brid.) Hedenäs — редко. Термальное осоковое болото с *Carex cryptocarpa*, в примеси к *Sphagnum warnstorffii*, T3-19.

Warnstorfia exannulata (Schimp.) Loeske — редко. Термальное осоковое болото с *Carex cryptocarpa*, в покрове среди осоки и по окрайке мочажины, T3-20.

W. pseudostraminea (Müll. Hal.) Tuom. et T. J. Кор. — редко. Обрастание берега термальной мочажины, участки обнаженного субстрата, в примеси в смешанной дерновине, T-32; обрастание гнилой древесины по берегу теплой мочажины, T-33.

W. sarmentosa (Wahlenb.) Hedenäs — редко. Обрастание термального ручья по борту, на обнаженном субстрате, T4-19.

Обсуждение

На Говенских термальных источниках выявлено 56 видов мохообразных, в том числе 11 видов печеночников и 45 видов мхов. Из них 3 вида — новые для Камчатского края, 11 — для Корякского округа Камчатского края, 16 видов — новые для Олюторского р-на.

В парциальной флоре термальных источников преобладают бореальные и, в меньшей степени, аркто-бореально-монтанные виды. Среди печеночников подавляющее большинство принадлежит к аркто-бореально-монтанным и монтанным широтным элементам. В отличие от флоры сосудистых растений, представленной преимущественно бореальными видами, во флоре мхов присутствуют бореально-неморальные виды (*Brachythecium buchananii*, *B. rivulare*, *Plagiomnium medium*, *Plagiothecium nemorale*), распространенные в более южных областях. Возможно, это связано с большей чувствительностью мохообразных к прогретым субстратам в окрестностях источников, по сравнению с сосудистыми растениями. Насыщенность парциальной флоры мохообразных бореальными и бореально-неморальными видами обусловлена благотворным влиянием термальных источников, значительную бореализацию флор мохообразных термальных источников отмечали ранее и другие исследователи (Afonina, Makarova, 1981; Czernyadjeva, Potemkin, 2002). Существенное участие во флоре аркто-бореально-монтанного элемента объясняется горным характером окружающей местности.

Подавляющее число видов имеет циркумполярный ареал. Своеобразие флоре придают редкие виды с восточноазиатскими и преимущественно восточноазиатскими ареалами: *Cephalozia hamatiloba*, *Brachythecium buchananii*, *Stereodon callichrous* subsp. *japonicum*. Например, *Cephalozia hamatiloba* распространена в Азиатско-Тихоокеанском регионе, в России — на Дальнем Востоке: от Чукотки до Южных Курил и Приморского края (Potemkin, Sofronova, 2013). *Brachythecium buchananii* имеет преимущественно восточноазиатское распространение, в России часто встречается в южной части российского Дальнего Востока, нередко также в южной Сибири. Изолированные находки этого вида известны с Камчатки, из центральной части Якутии, со Среднего Урала (Ignatov, 2020). *Stereodon callichrous* subsp. *japonicum*, в отличие от типовой разновидности с европейско-североамериканским ареалом, имеет восточноазиатское распространение. Подвид был описан с территории Японии Н. Ando, отличается более мелкими размерами и некоторыми экологическими и морфологическими признаками (Afonina, 2020). На территории России отмечен только для юга Дальнего Востока (Cherdantseva *et al.*, 2018). Следует отметить, что местонахождение этого вида на Говенских источниках — самое северное на Дальнем Востоке. Кроме этого вида, отмечены новые наиболее северные местонахождения: для бореально-неморального вида *Plagiothecium nemorale*, известного ранее с п-ова Камчатка, Сахалина, Курил и юга Дальнего Востока (Czernyadjeva, 2012; Cherdantseva *et al.*, 2018); для бореально-неморального вида *Brachythecium rivulare*, который обычен на Камчатке, в том числе и в термальных местообитаниях (Czernyadjeva, 2012; Fedosov *et al.*, 2015), а также для *Riccardia multifida* s. l., ближайšie более южные местонахождения которой известны с Восточной Камчатки (Bakalin, 2018). На южной границе распространения здесь находится редкий арктический вид *Sphagnum arcticum*, ранее на территории России он отмечался на п-ве Таймыр, на о-ве Врангеля и в Берингской Чукотке (Afonina, 2004).

Ценотическая роль мохообразных

На территории Говенских термальных источников мохообразные играют существенную роль в растительных сообществах. Наиболее развитый моховой покров (ПП 40%) отмечен на термальном осоковом болоте (с *Carex cryptocarpa*), где доминируют *Sphagnum teres*, *S. warnstorffii*, *Aulacomnium palustre*, *Calliergon giganteum*, *Sanionia uncinata* (виды перечислены по мере уменьшения участия в растительном покрове); на осоково-разнотравном лугу по берегу термального ручья с доминированием *Sphagnum warnstorffii*, *S. teres*, *Plagiomnium medium*, *Jungermania exsertifolia* subsp. *cordifolia*, *Scapania* cf. *uliginosa*, *Aulacomnium palustre*, *Climacium dendroides*, *Helodium blandowii*, *Rhytidadelphus squarrosus*, *Brachythecium rivulare*; в ольховнике папоротниковом, где доминируют *Stereodon callichrous* subsp. *japonicum*, *Rhizomnium magnifolium*, *Dicranum scoparium*, *Climacium dendroides*. На лужайке разнотравно-белозоровой с *Parnas-*

sia palustris, встреченной на островке в термальном ручье, ПП мохового яруса меньше (до 20%); здесь преобладают *Sphagnum teres*, *S. warnstorffii*, *Plagiomnium medium*, *Aulacomnium palustre*, под пологом трав обильны *Climacium dendroides*, *Philonotis fontana*, *Campyllum stellatum*, *Brachythecium rivulare*. На разнотравном лугу по берегу термального ручья ПП мохового яруса не превышает 10%, доминируют *Climacium dendroides*, *Plagiomnium medium*, *Rhytidiadelphus squarrosus*. Незначительна роль мхов в разнотравно-высокотравном сообществе с участием *Angelica genuflexa*, *Veratrum oxysepalum*, *Aruncus dioicus*, *Cirsium kamtschaticum*, *Aconitum delphinifolium*, *Thalictrum minus*, но здесь сосредоточено большинство бореально-неморальных видов: *Plagiomnium medium*, *Drepanocladus polygamus*, *Brachythecium rivulare*, *Plagiothecium nemorale*. Под склоном сопки, на галечнике по берегу ручья отмечено осоково-ситниковое сообщество с доминированием *Sphagnum arcticum*, *Hylocomiastrum pyrenaicum*, *Rhytidiadelphus subpinnatus*. Термальные группировки, встреченные на галечнике в нижнем течении термального ручья, образуют латки, покрывающие 10–15% площади; в них обильны *Sanionia uncinata*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Brachythecium rivulare*, *Sphagnum teres*. Берега термальных ручьев покрывают дерновинки *Campyllum stellatum*, *Drepanocladus aduncus*, *Philonotis fontana*. Незадернованные участки берегов занимают разреженные пятна *Dicranella cerviculata*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum longisetum* var. *anomalum*, *Funaria hygrometrica*, *Campyllum protensum*, *Drepanocladus aduncus*. По берегу прохладного ручейка, вытекающего из осокового болота, растут *Bryum pseudotriquetrum*, *Drepanocladus aduncus*. Берега термальных мочажин заняты *Scorpidium cossonii*, *Campyllum stellatum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Drepanocladus aduncus*, *Philonotis fontana*, *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia*, *Scapania* cf. *uliginosa*. В воде термальных мочажин развиваются обширные дерновины *Scapania* cf. *uliginosa*. На камнях и валунах, найденных в термальных местообитаниях, отмечены *Funaria hygrometrica*, *Dilutineuron fasciculare*, *Grimmia longirostris*, *Hymenoloma crispulum*, *Ceratodon purpureus*, *Cephalozia hamatiloba*, *Sanionia uncinata*, *Brachythecium buchananii*, *Philonotis fontana*. На гнилой древесине рядом с термальной мочажинной обнаружены *Warnstorffia pseudostraminea* и *Scorpidium cossonii*.

Наиболее высокой ландшафтной активностью отличаются: *Brachythecium rivulare*, *Philonotis fontana*, *Plagiomnium medium*, *Sanionia uncinata*, *Climacium dendroides*, которые обильны во всех обследованных экотопах. Кроме ядра активных видов, некоторые виды доминируют или обильны только в отдельных экотопах. Влияние высокой температуры и специфических физических и химических свойств среды термальных источников подавляет конкуренцию сосудистых растений, позволяя разрастаться некоторым видам мохообразных, толерантным к этим условиям. Очевидно, такие стенотопные виды, редкие в моховом покрове окружающей растительности, но преуспевающие в определенных экотопах, могут считаться специфическими видами отдельных экотопов исследуемых гидротермальных ключей. Например, печеночники *Jungermannia exsertifolia* subsp.

cordifolia и *Scapania* cf. *uliginosa* чрезвычайно обильны в термальных ручьях и мочажинах. Обилие отдельных видов печеночников отмечалось при изучении гидротермальных участков других регионов (Potemkin *et al.*, 2011; Koroteeva *et al.*, 2016). К специфичным видам можно отнести и виды, узко приуроченные к отдельным ценозам. Например, *Calliergon giganteum*, *Straminergon stramineum*, *Warnstorfia exannulata* приурочены к прогретым осоковым болотам и обильны в этих сообществах; *Dicranella cerciculata*, *Funaria hygrometrica*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum longisetum* var. *anomalum*, *Warnstorfia sarmentosa* образуют латки только по обнаженным участкам берегов термальных ручьев и мочажин; *Sphagnum arcticum* и *Stereodon bambergeri* формируют дерновины в осоковых сообществах; *Dicranum scoparium* и *Pseudobryum cinclidioides* достаточно обильно разрастаются в зарослях ольховника, а *Plagiothecium nemorale* довольно обилён в высокотравном сообществе.

Сравнение с парциальными флорами гидротермальных источников других регионов

В результате выполненного сравнения парциальных флор Корякии, Чукотки и Камчатки выявлено 16 видов (13 мхов и 3 печеночника) общих для термальных источников этих регионов (Afonina, Makarova, 1981; Czernyadjeva, Potemkin, 2002; Afonina, 2004; Czernyadjeva *et al.*, 2005; Bakalin, 2006, 2009; Kuzmina, 2010; Potemkin *et al.*, 2011; Bakalin, *et al.*, 2011; Czernyadjeva, 2012; Fedosov *et al.*, 2015). В основном, это широко распространенные, характерные для заболоченных и переувлажненных местообитаний виды (*Aulacomnium palustre*, *Calliergonella lindbergii*, *Climacium dendroides*, *Philonotis fontana*, *Pseudobryum cinclidioides*, *Sanionia uncinata*, *Warnstorfia exannulata*), либо лесные, луговые и приручейные виды (*Hylocomiastrum pyrenaicum*, *Rhizomnium magnifolium*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *R. subpinnatus*), которые в этих регионах приурочены и к термальным местообитаниям. При этом *Rhytidiadelphus squarrosus* на Чукотке отмечен исключительно в термальных экотопах (Afonina, 2004). Общие для термальных источников Чукотки, Корякии и Камчатки печеночники: *Calypogeia muelleriana* и *Preissia quadrata*, имеющие широкую экологическую амплитуду, в гидротермальных местообитаниях этих территорий занимают сходные экотопы: приурочены к берегам ручьев, а *Harpanthus flotovianus* — к заболоченым термальным местообитаниям. Широко распространенные виды мохообразных, выносящие специфические условия гидротерм, а иногда и процветающие в этих условиях, являются, по мнению Бакалина (Bakalin *et al.*, 2011) умеренно терморезистентными видами и их экологическая пластичность связана не с термофильностью, а с возможностью выносить особый химический состав воды.

Таблица 1

**Матрица сходства сравниваемых парциальных флор термальных источников
(индекс Czekanowski/Dice/Sørensen, *Kc*_{ds})**

The matrix of similarity of the compared partial floras of thermal springs
(Czekanowski/Dice/Sørensen Index, *Kc*_{ds})

Термальные источники Thermal springs	Говенские Gov- enskie	Гильмимлинейские Gilmimlineyskie	Нижне-Кошелевские Nizhne- Koshelevskie	Мутновские Mut- novskie	Кальдера Узон Caldera Uzon	Долина гейзеров Valley of Geysers
Говенские Govenskie	–	0.287	0.222	0.157	0.316	0.270
Гильмимлинейские Gilmimlineyskie	0.287	–	0.336	0.221	0.322	0.354
Нижне-Кошелевские Nizhne- Koshelevskie	0.222	0.336	–	0.349	0.410	0.452
Мутновские Mutnovskie	0.157	0.221	0.349	–	0.391	0.351
Кальдера Узон Caldera Uzon	0.316	0.322	0.410	0.391	–	0.381
Долина гейзеров Valley of Geysers	0.270	0.354	0.452	0.351	0.381	–

Примечание. $Kc_{ds} = 2c/a + b$, где a – число видов в одной ценофлоре, b – число видов в другой ценофлоре, c – число общих видов.

Note. $Kc_{ds} = 2c/a + b$, where a – the number of species in flora one, b – the number of species in another flora, c – the number of shared species.

Из таблицы матрицы сходства парциальных флор термальных источников (табл. 1) следует, что к флоре мохообразных Говенских термальных источников наиболее близка парциальная флора кальдеры Узона (27 общих видов), на втором месте стоит флора Гильмимлинейских горячих ключей (21 общий вид). Очевидно, это сходство определяется, прежде всего, выровненным рельефом и сильной заболоченностью урочищ. Флоры мохообразных термальных источников Восточной Камчатки (Узона и Долины гейзеров) ближе к флорам Говенских источников, нежели флоры мохообразных термальных источников Южной Камчатки (Нижне-Кошелевских и Мутновских). При этом парциальная флора чукотских Гильмимлинейских горячих ключей демонстрирует наибольшее флористическое сходство с флорой мохообразных Долины гейзеров (40 общих видов) и Нижне-Кошелевских термальных источников (42 общих вида), в меньшей степе-

ни — с флорой кальдеры Узона (34 общих вида). Можно предположить, что промежуточное географическое положение Говенских термальных источников между Чукоткой и Камчаткой влияет на состав парциальной флоры мохообразных, придавая ей переходный характер. Наибольшее флористическое сходство показали флоры мохообразных Нижне-Кошелевских источников и Долины гейзеров (67 общих видов), что, возможно, связано с более полным выявлением флор, которые являются самыми богатыми, влиянием мощности источников с высокими температурами вод и значительными размерами самих уникальных природных объектов, а также разнообразными термальными проявлениями в этих ландшафтах. Сравнение всех остальных парциальных флор показывает достаточно низкое значения Kcsd: перекрывается меньше половины видов сравниваемых списков. Ранее при сравнении флор термальных источников эту особенность отмечали и другие исследователи, даже для географически близких гидротермальных урочищ. Например, по мнению исследователей термальных источников южных Курил (Koroteeva *et al.*, 2016) флора мохообразных характеризуется формированием уникального для каждого источника набора видов. Существенно отличаются по группам дифференцирующих видов мхов парциальные флоры кальдеры Узона и Долины гейзеров (Fedosov *et al.*, 2015). Скорее всего, данная закономерность определяется набором разнообразных факторов: природной зональностью, историей формирования и географическим положением территории; особенностями ее рельефа, геохимическим составом пород; химическим составом, рН и температурой гидротермальных вод и почв и других. Видоспецифичность термофильных сообществ мохообразных зависит, как полагают некоторые исследователи (Koroteeva *et al.*, 2016), от физико-химических параметров почвы, термальных вод и газов конкретного гидротермального источника. В некоторых случаях, помимо этих факторов, сильное влияние оказывает рельеф местности и субстрат, отличающийся высоким содержанием соединений металлов и другими геохимическими аномалиями (Fedosov *et al.*, 2015). Для Говенских горячих ключей выявлено 16 специфичных видов мохообразных, отличающих ее от гидротерм Чукотки и Камчатки (том числе, неизвестные ранее для Камчатского края виды): *Aneura pinguis*, *Cephalozia hamatiloba*, *Riccardia multifida*, *Scapania* cf. *uliginosa*, *Brachythecium erythrorrhizon* subsp. *asiaticum*, *B. buchananii*, *Campylium protensum*, *Fissidens osmundoides*, *Helodium blandowii*, *Hypnum cupressiforme*, *Plagiothecium nemorale*, *Polytrichum longisetum* var. *anomalum*, *Sphagnum arcticum*, *S. teres*, *S. warnstorffii*, *Stereodon callichrous* subsp. *japonicum*. Комплекс дифференцирующих видов невелик, но в целом отражает характер флоры исследуемых термальных источников. В нем преобладают бореальные и бореально-неморальные виды, которые существуют в благоприятных условиях термального урочища и, возможно, имеют реликтовый характер. Аркто-бореально-монтанные виды также составляют значительную часть этого списка, вероятно, они характерны именно для окружающей данное термальное местообитание горной растительности, и при этом условия термального урочища для них благоприятны. Свою нишу

нашел в условиях гидротерм даже арктический вид *Sphagnum arcticum*, он образует крупные латки в осоково-ситниковом сообществе непосредственно по берегу термального ручья вблизи его истока. Впрочем, термотолерантность сфагновых мхов уже отмечалась ранее (Kuzmina, Koroteeva, 2016). Специфичными для Говенских гидротерм являются виды нарушенных местообитаний: *Fissidens osmundoides*, *Polytrichum longisetum* var. *anomalum*. При этом среди мохообразных не отмечено специфичных термофильных и металлофильных видов, столь характерных для высокотемпературных термальных источников (Czernyadjeva et al., 2006; Ignatova, Samkova, 2006; Bakalin et al., 2007; Bakalin, 2009; Fedosov et al., 2015; Koroteeva et al., 2016). Известно, что вокруг источников с температурой 70°C и выше отмечены виды, не встречающиеся в других местах, а источники с температурой менее 40°C не благоприятствуют произрастанию специфичных видов-термофитов (Man'ko, 1974).

Заключение

Парциальная флора мохообразных Говенских термальных источников в лагуне Тинтикун по сравнению с парциальными флорами термальных источников Чукотки и Камчатки характеризуется относительно небогатым видовым составом: в ней выявлено 56 видов мохообразных, в том числе 11 видов печеночников и 45 — мхов. Вероятно, ее бедность связана с небольшой площадью источников и низким разнообразием местообитаний. В ряду парциальных флор с юга на север (от Чукотки до Восточной Камчатки) флора мохообразных Говенских источников имеет переходный характер; при этом по видовому составу она наиболее близка к парциальной флоре кальдеры Узона на Восточной Камчатке, в меньшей степени — к флоре Гильмимлинейских термальных ключей Чукотки. В то же время, на фоне общей флористической бедности Северной Корякии, изучение мохообразных этого уникального ландшафта позволило выявить целый ряд видов, новых и редких для региона: из них 3 вида — новые для Камчатского края (*Scapania* cf. *uliginosa*, *Sphagnum arcticum*, *Stereodon callichrous* subsp. *japonicum*); 11 — новые для Корякского округа (*Cephalozia hamatiloba*, *Riccardia multifida*, *Scapania uliginosa*, *Brachythecium buchananii*, *B. rivulare*, *Campylium protensum*, *Dilutineuron fasciculare*, *Grimmia longirostris*, *Lescurea saxicola*, *Plagiothecium nemorale*, *Stereodon bambergeri*); еще 16 видов впервые приводятся для Олюторского р-на.

Особенностью парциальной флоры Говенских источников является значительное участие бореальных и бореально-неморальных видов, что отражает специфику термальных местообитаний; широкое распространение аркто-бореально-монтанных видов обусловлено горным характером окружающей территории. Присутствие видов с восточноазиатскими ареалами отражает северо-восточноазиатское положение района исследований. Дальнейшее изучение флоры мохообразных Говенских термальных источников позволит выявить новые и редкие виды, что будет способствовать приданию этому уникальному биогеоценозу природоохранного статуса в ранге памятника природы.

Благодарности

Работа выполнена согласно тематическому плану БИН РАН «Флора и систематика лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов» (АААА-А19-119020690077-4) и поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты №18-05-60093 и №19-05-00805-а).

Авторы признательны администрации и сотрудникам Корякского филиала Кроноцкого государственного биосферного заповедника за помощь в организации экспедиционных работ. Мы сердечно благодарны нашим коллегам В. В. Якубову и В. Е. Кириченко за совместное участие в экспедиционных работах; отдельная благодарность В. Е. Кириченко за подготовку карты-схемы района исследований и А. А. Звереву за ценные советы по вопросам сравнительной флористики. Большое спасибо бриологам О. М. Афониной, Г. Я. Дорошиной, И. В. Чернядьевой и А. И. Максиму за консультации при определении некоторых образцов мхов. Авторы также благодарны двум анонимным рецензентам, ценные замечания которых поспособствовали улучшению статьи.

Литература

- [Afonina] Афонина О. М. 2004. *Конспект флоры мхов Чукотки*. СПб.: 260 с.
- [Afonina] Афонина О. М. 2020. Род *Stereodon* (Brid.) Mitt. — Стереодон. <http://arctoa.ru/Flora/taxonomy-ru/Stereodon-text-russian.pdf> (Дата обращения: 23 II 2020).
- [Afonina, Makarova] Афонина О. М., Макарова И. И. 1981. Парциальная флора окружения горячих ключей: мхи и лишайники. *Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова*. Л.: 78–93.
- [Bakalin] Бакалин В. А. 2006. Печеночники Кроноцкого заповедника (полуостров Камчатка). *Ботанический журнал* 91(6): 871–879.
- [Bakalin] Бакалин В. А. 2009. *Флора и фитогеография печеночников (Marchantiophyta, Anthocerotophyta) Камчатки и прилегающих островов*. М.: 367 с.
- Bakalin V. A. 2018. The review of Aneuraceae in the Russian Far East. *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation* 7(2): 3–21. <https://doi.org/10.17581/bp.2018.07205>
- Bakalin V. A., Chernyagina O. A., Kirichenko V. E. 2007. Anthocerotophyta — a new divisio of plants for the flora of Kamchatka (North-West Pacific). *Arctoa* 16: 153–156. <https://doi.org/10.15298/arctoa.16.15>
- Bakalin V. A., Cherdantseva V. Ya., Ignatov M. S., Ignatova E. A., Nyushko T. I. 2009. Bryophyte flora of the South Kuril Islands (East Asia). *Arctoa* 18: 69–114. <https://doi.org/10.15298/arctoa.18.03>
- [Bakalin et al.] Бакалин В. А., Чернягина О. А., Кириченко В. Е. 2011. Особенности флоры печеночников (Hepaticae) термальных местообитаний Камчатки. *Сибирский экологический журнал* 18(1): 43–50.
- [Blagodatskich, Duda] Благодатских Л. С., Дуда Ё. 2001. К флоре печеночных мхов Камчатского полуострова. *Новости систематики низших растений* 34: 218–220.
- Czekanowski J. 1932. “Coefficient of racial likeness” und “durchschnittliche Differenz”. *Anthropologischer Anzeiger* 9(3/4): 227–249.
- Cherdantseva V. Ya., Pisarenko O. Yu., Ignatov M. S., Ignatova E. A., Fedosov V. E., Dudov S. V., Bakalin V. A. 2018. Mosses of the southern Russian Far East, an annotated check-list. *Botanica Pacifica* 7(2): 53–81. <https://doi.org/10.17581/bp.2018.07206>

- [Czernyadjeva, Potemkin] Чернядьева И. В., Потемкин А. Д. 2002. Мохообразные Южно-Камчатского заказника. Флора и растительность Южной Камчатки. *Труды Камчатского Филиала Тихоокеанского института географии* 3: 73–98.
- [Czernyadjeva *et al.*] Чернядьева И. В., Потемкин А. Д., Золотов В. И. 2005. Мохообразные (*Bryophyta*) окрестностей Мутновских горячих источников (Южная Камчатка). *Ботанический журнал* 90(1): 23–39.
- Czernyadjeva I. V., Cherdantseva V. Ya., Ignatov M. S., Milyutina I. A. 2006. *Thuidium thermophilum* (Thuidiaceae, Bryophyta), a new species from Kamchatka. *Arctoa* 15: 195–202. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.08>
- [Czernyadjeva] Чернядьева И. В. 2012. *Мхи полуострова Камчатка*. СПб.: 458 с.
- Dice L. R. 1945. Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology* 26(3): 297–302. <https://doi.org/10.2307/1932409>
- [Fedosov *et al.*] Федосов В. Э., Кузьмина Е. Ю., Нешатаева В. Ю. 2015. Бриофлора Долины Гейзеров. *Труды Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника 4*. Петропавловск-Камчатский: 52–178.
- [Ignatov] Игнатов М. С. 2020. Род *Brachythecium* Bruch, Schimp. et Gumbel – Брахиитециум. <http://arctoa.ru/Flora/taxonomy-ru/Brachythecium-text-russian.pdf> (Дата обращения: 23 II 2020).
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa* 15: 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Ignatova E. A., Samkova T. Yu. 2006. *Campylopus umbellatus* (Arn.) Paris (Leucobryaceae, Musci) – a new species for Russia. *Arctoa* 15: 215–218. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.11>
- [Konstantinova] Константинова Н. А. 2000. Анализ ареалов печеночников севера Голарктики. *Arctoa* 9: 29–94. <https://doi.org/10.15298/arctoa.09.06>
- [Koroteeva *et al.*] Коротеева Т. И., Потемкин А. Д., Нешатаева В. Ю. 2013. К флоре печеночников вулканов Бурлящий, Центральный Семячик и кальдеры Узон (Кроноцкий заповедник, Восточная Камчатка). *Новости систематики низших растений* 47: 318–326. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2013.47.318>
- [Koroteeva *et al.*] Коротеева Т. И., Игнатова Е. А., Кузьмина Е. Ю., Игнатов М. С., Софронова Е. В., Федосов В. Э. 2016. Особенности бриофлоры термальных источников Южных Курил. *Природные катастрофы: изучение, мониторинг, прогноз: VI Сахалинская молодежная научная школа, Южно-Сахалинск, 3-8 октября, 2016 г.* Южно-Сахалинск: 393–396.
- [Kuzmina] Кузьмина Е. Ю. 2003. *Флора листоватых мхов Корякского нагорья*. Дис. канд. биол. наук. СПб.: 234 с.
- [Kuzmina] Кузьмина Е. Ю. 2010. К флоре мхов кальдеры Узон (Кроноцкий биосферный государственный заповедник, Восточная Камчатка). *Бриология: традиции и современность: Сборник статей по материалам международной конференции, посвященной 110-летию со дня рождения З. Н. Смирновой и К. И. Ладыженской*. СПб.: 84–89.
- [Kuzmina, Koroteeva] Кузьмина Е. Ю., Коротеева Т. И. 2016. Разнообразие видов сем. Sphagnaceae на термальных местообитаниях южных Курил (Сахалинская область). *Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН* 15: 45–47. <http://www.botsad.ru/media/oldfiles/journal/number15/bull-2016-vyp-15.pdf> (Дата обращения: 23 II 2020).

- [Leskov] Лесков А. И. 1947. *Берингийская кустарниковая (лесотундровая) область. Геоботаническое районирование СССР*. М.; Л.: 23–24.
- [Мап'ко] Манько Ю. И. 1974. Влияние современного вулканизма на растительность Камчатки и Курильских островов. *Комаровские чтения* 22: 5–31.
- [Petrov] Петров М. А. 1991. *Отчет о результатах специализированных гидрогеологических работ по оценке перспектив Камчатской области на минеральные воды (1987–1991 гг.). Камчатский филиал Федерального бюджетного учреждения «Территориальный фонд геологической информации по Дальневосточному федеральному округу. Инв. № 5503»*. Петропавловск-Камчатский: 159–163.
- [Potemkin *et al.*] Потемкин А. Д., Кузьмина Е. Ю., Коротева (Нюшко) Т. И. 2011. Печеночники кальдеры вулкана Узон (Кроноцкий заповедник, Камчатка). *Новости систематики низших растений* 45: 386–393.
- [Potemkin, Sofronova] Потемкин А. Д., Софронова Е. В. 2009. *Печеночники и антропоцетовые 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: 173–206. <https://doi.org/10.15298/arctoa.22.28>
- Sørensen T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskaberne Selskabs. Biologiske Skrifter* 5(4): 1–34.
- [Yakubov, Chernyagina] Якубов В. В., Чернягина О. А. 2004. *Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения)*. Петропавловск-Камчатский: 165 с.
- [Yurtsev] Юрцев Б. А. 1974. *Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии*. Л.: 159 с.
- [Yurtsev] Юрцев Б. А. 1978. Ботанико-географическая характеристика Южной Чукотки. *Комаровские чтения* 26: 3–62.

References

- Afonina O. M. 2004. *Konspekt flory mkhov Chukotki* [Moss flora of Chukotka]. St. Petersburg: 260 p. (In Russ. with Engl. abstract).
- Afonina M. 2020. Genus *Stereodon* (Brid.) Mitt. — *Stereodon*. <http://arctoa.ru/Flora/taxonomy-ru/Stereodon-text-russian.pdf> (Date of access: 23 II 2020) (In Russ.).
- Afonina O. M., Makarova I. I. 1981. Partial flora of the hot springs surroundings: bryophytes and lichens. *Ekosistemy termalnykh istochnikov Chukotskogo poluostrova* [Ecosystems of the termal springs of the Chukotka Peninsula]. Leningrad: 78–93. (In Russ.).
- Bakalin V. A. 2006. Liverworts of Kronotsky State Nature Reserve (Kamchatka Peninsula). *Botanicheskii zhurnal* 91(6): 871–879. (In Russ. with Engl. abstract).
- Bakalin V. A. 2009. *Flora i fitogeografiya pechenochnikov (Marchantiophyta, Anthocerotophyta) Kamchatki i prilegaiuschikh ostrovov* [Flora and phytogeography of liverworts (Marchantiophyta, Anthocerotophyta) of Kamchatka and adjacent islands]. Moscow: 367 p. (In Russ. with Engl. abstract).
- Bakalin V. A. 2018. The review of Aneuraceae in the Russian Far East. *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation* 7(2): 3–21. <https://doi.org/10.17581/bp.2018.07205>
- Bakalin V. A., Chernyagina O. A., Kirichenko V. E. 2007. Anthocerotophyta — a new divisio of plants for the flora of Kamchatka (North-West Pacific). *Arctoa* 16: 153–156. <https://doi.org/10.15298/arctoa.16.15>
- Bakalin V. A., Cherdantseva V. Ya., Ignatov M. S., Ignatova E. A., Nyushko T. I. 2009. Bryophyte flora of the South Kuril Islands (East Asia). *Arctoa* 18: 69–114. <https://doi.org/10.15298/arctoa.18.03>

- Bakalin V. A., Chernyagina O. A., Kirichenko V. E. 2011. Features of the flora of liverworts (Hepaticae) of thermal habitats in Kamchatka. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal* 18(1): 43–50. (In Russ. with Engl. abstract).
- Blagodatskikh L. S., Duda I. 2001. Ad floram hepaticarum paeninsulae Kamczatka. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 34: 218–220. (In Russ.).
- Czekanowski J. 1932. “Coefficient of racial likeness” und “durchschnittliche Differenz”. *Anthropologischer Anzeiger* 9(3/4): 227–249.
- Cherdantseva V. Ya., Pisarenko O. Yu., Ignatov M. S., Ignatova E. A., Fedosov V. E., Dudov S. V., Bakalin V. A. 2018. Mosses of the southern Russian Far East, an annotated check-list. *Botanica Pacifica* 7(2): 53–81. <https://doi.org/10.17581/bp.2018.07206>
- Czernyadjeva I. V., Potemkin A. D. 2002. Bryophytes of Yuzhno-Kamchatskii wildlife sanctuary. *Flora i rastitelnost' Yuzhnoi Kamchatki. Trudy Kamchatskogo filiala Tikhoookeanskogo instituta geografii* 3 [Flora and vegetation of South Kamchatka. Proceedings of the Kamchatka Branch of the Pacific Institute of Geography 3]. Petropavlovsk-Kamchatskii: 73–98. (In Russ.)
- Czernyadjeva I. V., Potemkin A. D., Zolotov V. I. 2005. Bryophytes (Bryophyta) of vicinity of Mutnovskie hot springs (South Kamchatka). *Botanicheskii zhurnal* 90(1): 23–39. (In Russ. with Engl. abstract).
- Czernyadjeva I. V., Cherdantseva V. Ya., Ignatov M. S., Milyutina I. A. 2006. *Thuidium thermophilum* (Thuidiaceae, Bryophyta), a new species from Kamchatka. *Arctoa* 15: 195–202. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.08>
- Czernyadjeva I. V. 2012. *Mkhi poluostrova Kamchatka* [Mosses of the Kamchatka Peninsula]. St. Petersburg: 458 p. (In Russ.).
- Dice L. R. 1945. Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology* 26 (3): 297–302. <https://doi.org/10.2307/1932409>
- Fedosov V. E., Kuzmina E. Yu., Neshataeva V. Yu. 2015. Bryoflora of the Valley of Geysers. *Trudy Kronotskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika. Vyp. 4* [Proceedings of the Kronotsky State Nature Biosphere Reserve. Vol. 4.]. Petropavlovsk-Kamchatskii: 52–178. (In Russ.).
- Ignatov M. S. 2020. Genus *Brachythecium* Bruch, Schimp. et Gumbel — Brakhitetsium <http://arctoa.ru/Flora/taxonomy-ru/Brachythecium-text-russian.pdf> (Date of access: 23 II 2020). (In Russ.).
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezkodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa* 15: 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Ignatova E. A., Samkova T. Yu. 2006. *Campylopus umbellatus* (Arn.) Paris (Leucobryaceae, Musci) — a new species for Russia. *Arctoa* 15: 215–218. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.11>
- Konstantinova N. A. 2000. Distribution patterns of the North Holarctic hepatics. *Arctoa* 9: 29–94. (In Russ. with Engl. abstract). <https://doi.org/10.15298/arctoa.09.06>
- Koroteeva T. I., Potemkin A. D., Neshataeva V. Yu. 2013. Contribution to the liverwort flora of Burlyashchy and Central'ny Semyachik Volcanoes and Uzon Caldera (Kronotsky State Nature Reserve, Eastern Kamchatka). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 47: 318–326. (In Russ. with Engl. abstract). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2013.47.318>
- Koroteeva T. I., Ignatova E. A., Kuzmina E. Yu., Ignatov M. S., Sofronova E. V., Fedosov V. E. 2016. Features bryoflora thermal springs of the Southern Kuriles. *Prirodnye katastrofy: izuchenie, monitoring, prognoz: VI Sakhalinskaya molodezhnaya nauchnaya shkola* [Natural disasters: stu-

- dying, monitoring, prediction: Sakhalin Young Scientists School]. Yuzhno-Sakhalinsk: 393–396. (In Russ.).
- Kuzmina E. Yu. 2003. *Flora listostebelnykh mkhov Koryakskogo nagorya*. Cand. Diss. [Moss flora of the Koryak Upland. Cand. Diss.] St. Petersburg: 234 p. (In Russ.).
- Kuzmina E. Yu. 2010. To the moss flora of Uzon Caldera (Kronotsky State Biospheric Reserve, Eastern Kamchatka). *Briologia: traditsii i sovremennost: Sbornik statei po materialam mezhdunarodnoi konferentsii, posvyashchennoi 110-letiyu so dnya rozhdeniya Z. N. Smirnovoi i K. I. Ladyzhenskoi* [Bryology: Tradition and Modernity: A collection of articles based on materials of the International Conference dedicated to the 110th anniversary of Z. N. Smirnova and K. I. Ladyzhenskaya]. St. Petersburg: 84–89. (In Russ.).
- Kuzmina E. Yu., Koroteeva T. I. 2016. The variety of species of the family Sphagnaceae on the thermal habitats of the south Kuril Islands (Sakhalin region). *Botanical Garden-Institute FEB RAS Bulletin* 15: 45–47.
<http://www.botsad.ru/media/oldfiles/journal/number15/bull-2016-vyp-15.pdf>. (Date of access: 23 II 2020).
- Leskov A. I. 1947. Beringian bush (forest-tundra) region. *Geobotanicheskoe raionirovanie SSSR* [Geobotanical zoning of the USSR]. Moscow; Leningrad: 23–24. (In Russ.).
- Mun'ko Yu. I. 1974. The impact of recent volcanism on the vegetation of Kamchatka and the Kuril Islands. *Komarovskie chteniya* 22: 5–31. (In Russ.).
- Petrov M. A. 1991. *Otchet o rezultatakh specializirovannykh gidrologicheskikh rabot po otsenke perspektiv Kamchatskoi oblasti na mineral'nye vody (1987–1991 gg.). Kamchatskii filial Federal'nogo byudzhnogo uchrezhdeniya "Territorial'nyi fond geologicheskoi informatsii po Dal'nevostochnomu federal'nomu okrugu". Inv. No 5503* [Report on the results of specialized hydrogeological works on assessing the prospects of the Kamchatka Region for mineral water (1987–1991). Kamchatka Branch of the Federal State Institution "Territorial fund of geological information for the Far Eastern Federal District". Number 5503]. Petropavlovsk-Kamchatskii: 159–163.
- Potemkin A. D., Kuzmina E. Yu., Koroteeva (Nyushko) T. I. 2011. Liverworts of the Uzon volcano caldera (Kronotsky Nature Reserve, Kamchatka). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 45: 386–393.
- Potemkin A. D., Sofronova E. V. 2009. *Pechenochniki i antotserotovyje Rossii. T. 1* [Liverworts and hornworts of Russia. Vol. 1]. St. Petersburg; Yakutsk: 368 p.
- Potemkin A. D., Sofronova E. V. 2013. Taxonomic study on the genus *Cephalozia* in Russia and circumscription of the genus. *Arctoa* 22: 173–206. <https://doi.org/10.15298/arctoa.22.28>
- Sørensen T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs. Biologiske Skrifter* 5(4): 1–34.
- Yakubov V. V., Chernyagina O. A. 2004. *Katalog flory Kamchatki* [Catalogue of the flora of Kamchatka (vascular plants)]. Petropavlovsk-Kamchatskii: 165 p. (In Russ.).
- Yurtsev B. A. 1974. *Problemy botanicheskoi geografii Severo-Vostochnoi Azii* [Problems of botanical geography of North-East Asia]. Leningrad: 159 p.
- Yurtsev B. A. 1978. Botanical and geographical characteristics of Southern Chukotka. *Komarovskie chteniya* 26: 3–62. (In Russ.).