

*на правах рукописи*



**Коротеева Татьяна Игоревна**

**ПЕЧЕНОЧНИКИ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ**

03.02.01 – «Ботаника»

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург  
2011

Работа выполнена в лаборатории лишенологии и бриологии Учреждения Российской академии наук Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН и в лаборатории островных экологических проблем Учреждения Российской академии наук Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН

Научный руководитель

доктор биологических наук  
**Потемкин Алексей Дмитриевич**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук  
**Нешатаева Валентина Юрьевна**

кандидат биологических наук  
**Софронова Елена Васильевна**

Ведущая организация

Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина  
Кольского научного центра РАН

Защита состоится 18 мая 2011 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.211.01 при Учреждении Российской академии наук Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2. Факс (812)346-36-43.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН

Автореферат разослан 14 апреля 2011 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета

кандидат биологических наук



О. Ю. Сизоненко

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Печеночники и антоцеротовые – своеобразная и очень интересная для изучения группа высших бессосудистых растений. Различные регионы России отличаются неравномерной исследованностью флор печеночников. На Курильских островах до наших исследований было известно всего 53 вида (Нюшко, Потемкин, 2005). Курильские острова – это одна из наиболее интересных территорий в России для бриофлористических исследований. Их значительная протяженность (1200 км) и соприкосновение ее на севере с полуостровом Камчатка, а на юге с о. Хоккайдо, обуславливает большое разнообразие климатических, почвенных, орографических и фитогеографических условий. Здесь проходит важнейший ботанико-географический рубеж, разделяющий Восточноазиатскую и Циркумбореальную флористические области. До настоящего времени данные по видовому составу и распространению печеночников на Курильских островах, их экологии не были обобщены и проанализированы, что не позволяло дать оценку богатства флоры и выявить ее особенности.

**Цели и задачи исследования.** Целью работы являлось изучение видового разнообразия печеночников на Курильских островах, выявление особенностей и основных тенденций распространения и экологии печеночников, что потребовало решить ряд задач:

1) провести бриофлористические исследования на Курильских островах; 2) обобщить имеющиеся данные по печеночникам Курильских островов; 3) дать оценку своеобразия и богатства флоры печеночников южного, среднего и северного звеньев Курильской гряды и Курильских островов в целом на основе таксономического, географического и экологического анализа флоры печеночников; 4) показать своеобразие флоры печеночников Курильских островов на основании ее сравнения с флорами близлежащих территорий.

**Научная новизна и практическая значимость работы.** Впервые проведена инвентаризация флоры печеночников Курильских островов. Составлен конспект, насчитывающий 235 видов, 2 подвида и 7 разновидностей печеночников и одного представителя отдела Anthocerotophyta. Впервые для флоры Курильских островов выявлены 56 видов, в том числе 4 вида и 1 род *Microlejeunea* Steph. являются новыми для России и 2 вида – новыми для российского Дальнего Востока. Предложено 4 новые номенклатурные комбинации. Охарактеризованы основные таксономические и географические черты флоры печеночников Курильских островов и особенности фитоценотической и экологической приуроченности видов на островах.

На базе ИМГиГ ДВО РАН (г. Южно-Сахалинск) создан гербарий печеночников, насчитывающий около 2000 образцов, гербарные фонды БИН РАН пополнены образцами печеночников с Курильских островов. Полученные данные вошли в монографию «Печеночники и Антоцеротовые России» (Потемкин, Софронова, 2009), также они могут быть использованы при составлении бриофлористических сводок различного уровня, во флорогенетических

исследованиях, решении вопросов флорогенетики и фитогеографии Пацифики и при проведении природоохранных мероприятий.

**Апробация работы.** Результаты исследований докладывались на международном совещании «Актуальные проблемы бриологии» (Санкт-Петербург, 2005), I (XIX) международной конференции молодых ученых "Природные катастрофы на Сахалине и Курильских островах" (Южно-Сахалинск, 2006), I (IX) Международной конференции молодых ботаников (Санкт-Петербург, 2006), Третьей Сахалинской молодежной научной школе «Природные катастрофы: изучение, мониторинг, прогноз» (Южно-Сахалинск, 2007), конференции молодых ученых «Географические и геоэкологические исследования на Дальнем Востоке» (Владивосток, 2008), 62-х Комаровских чтениях (Владивосток, 2008).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 13 работ, в том числе 3 статьи в журналах входящих в перечень ВАК, 4 статьи в журналах, не входящих в перечень ВАК, 5 статей в сборниках материалов конференций и 2 тезисов докладов.

**Структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка использованной литературы и трех приложений. Объем диссертации – 246 страниц, в том числе 26 страниц приложений. Работа проиллюстрирована 38 рисунками, 20 таблицами и 2 диаграммами. В списке литературы 129 источников, из них 49 на иностранном языке.

## ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Диссертация основана большей частью на материалах собранных автором в полевые сезоны 2006–2008 гг. островах Шикотан, Итуруп, Уруп, Чирпой, Симушир, Кетой, Расшуа, Матуа, Шиашкотан, Экарма, Чиринкотан и Онекотан. Кроме того, были изучены сборы других коллекторов, работавших на Курильских островах, и проанализированы опубликованные результаты других исследователей (Hogikawa, 1940; Короткевич, 1952; Абрамова, 1960; Дуда, 1978; Благодатских, Дуда, 1987; Bakalin, Cherdantseva, 2006; Bakalin, 2007b; Bakalin et al., 2009 и др.). Доступные для изучения материалы были проверены. Обобщенная карта-схема точек сбора образцов на островах приведена на рисунке 1.

Сбор печеночников осуществлялся маршрутным методом, с возможно более полным охватом всех встречающихся местообитаний (леса различного типа, кустарниковые заросли, тундровые сообщества, болота, долины ручьев, прибрежные скалы и обрывы, термальные источники и др.). При сборе учитывались характеристики сообществ, условия микроместообитания, характер роста, сопутствующие виды и наличие структур связанных с размножением. Определение материала проводилось в лабораториях ИМГиГ ДВО РАН и БИН РАН традиционными методами сравнительной морфологии и анатомии. Просмотрено и определено около 2000 образцов печеночников. В целях структуризации полученных данных и их последующего многостороннего анализа в программе Excel была создана база данных по печеночникам Курил.



**Рис. 1. Карта-схема точек сбора образцов на Курильских островах**

Анализ флоры выполнен на основе сравнительно-флористического и эколого-географического методов. Степень сходства флор рассчитана с использованием коэффициент неспецифичности  $q$ , [ $q=D/a$ , где  $D$  – число общих для обеих флор видов,  $a$  – число видов первой флоры (Юрцев, 1968)]. Для сравнения флор использован коэффициент Жаккара  $K_{ж}$  (Шмидт, 1984):  $K_{ж} = c/a+b-c$ , где  $a$  и  $b$  – число видов сравниваемых флор,  $c$  – число видов общих для двух флор.

## **ГЛАВА 2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ**

Рельеф и геология. Курильские острова в орографическом отношении – два параллельных горных хребта: внешний хребет на поверхности океана выражен островами Малой Курильской гряды, внутренний – цепью вулканических островов Большой Курильской гряды. Площадь всего архипелага около 10200 км<sup>2</sup> (Атлас Сахалинской области, 1994). Большая Курильская гряда по глубоководным проливам Буссоль и Крузенштерна разделяется на три группы островов: северную (о-ва Шумшу – Шиащкотан), среднюю (Матуа – Симушир) и южную (Черные Братья – Кунашир). Почти все острова гряды имеют явные следы вулканического происхождения. На многих находятся действующие вулканы, фумаролы и горячие источники. Рельеф преимущественно низко- и среднегорный (500–1500 м). Рельеф является основным фактором, определяющим мезо- и микроклимат на островах. От направления горных хребтов, их высоты, размера самого острова зависит климат того или иного конкретного участка (Воробьев, 1963). Большинство островов сложено вулканическими породами, преимущественно андезитовыми и реже – базальтовыми лавами. Выходов известняков нет (Государственная ..., 2002). Малая Курильская гряда имеет в длину около 100 км и состоит из относительно крупного острова Шикотан (максимальная высота 412 м) и группы мелких островов и скал.

Климат и речная сеть. Климат типично морской, но относительно суровый для своих широт, с большим количеством атмосферных осадков, умеренными морозами зимой и прохладным летом, сильными ветрами и метелями, частыми туманами. Общая суровость климата обусловлена низкими температурами вод соседнего Охотского моря и влиянием холодного Курильского течения, омывающего островную гряду с востока. На климат самых южных островов оказывает некоторое смягчающее влияние затухающее здесь теплое течение Соя (Корсунская, 1958; Воробьев, 1963).

Большое количество выпадающих осадков способствует образованию многочисленных рек и ручьев и расчленению рельефа Курильских островов. На крупных островах Большой Курильской гряды имеется до 25–40 постоянных рек, являющимися, в основном, горными потоками с быстрым течением, многочисленными перекатами и водопадами. Равнинные реки известны на островах Парамушир, Итуруп и Кунашир. На островах Малой Курильской гряды речная сеть почти не развита.

Растительность. На южных островах (Кунашир, Шикотан, юг Итурупа) распространены темнохвойные и хвойно-широколиственные леса с лианами и мощным бамбучником в подлеске, местами (Шикотан, Итуруп) встречается редколесье из курильской лиственницы. К северу от перешейка Ветровой на о-ве Итуруп и до о-ва Расшуа в лесном поясе распространено криволесье из каменной берёзы с курильским бамбуком, выше — кедровый и ольховый стланики. На северных островах, наряду с зарослями кедрового стланика и кустарниковой ольхи, распространены луговые и тундровые сообщества (верещатники); выше 550–1000 м – преимущественно кустарничково-лишайниковые горные тундры. Обычны, но фрагментарны на островах болотные сообщества, представленные в основном осоково-моховыми и травяными болотами.

### **ГЛАВА 3. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПЕЧЕНОЧНИКОВ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ**

В главе приведен обзор исследований флоры печеночников Курильских островов (Hogikawa, 1934, 1935, 1940a,b; Короткевич, 1952; Абрамова, 1960; Ладыженская, 1963; Noguchi, 1967; Дуда, 1978; Благодатских, Дуда, 1987). К началу исследований для Курильских островов было известно всего 45 видов печеночников (Нюшко, Потемкин, 2005). С 2004 г. начинаются интенсивные исследования флоры печеночников островов, которые ведутся одновременно нами и В. А. Бакалиным (БСИ ДВО РАН). В результате впервые для Курил приводятся около 180 видов, в том числе 20 новых для России (Нюшко, Потемкин, 2005; Bakalin, Cherdantseva, 2006; Нюшко, Потемкин, 2007а, б; Bakalin, 2007b; Nyushko, 2008; Nyushko, 2009; Нюшко, 2010). Проанализированы последние обзорно-аналитические работы по флоре Курильских островов (Bakalin et al., 2009; Нюшко, 2010а,б; Bakalin, 2010).

## ГЛАВА 4. КОНСПЕКТ ФЛОРЫ ПЕЧЕНОЧНИКОВ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

Конспект составлен на основе собственных материалов автора, критического изучения гербарных коллекций, опубликованных данных других исследователей и включает 236 видов, 2 подвида и 7 разновидностей, относящихся к 79 родам, 37 семействам и двум отделам – Marchantiophyta и Anthocerotophyta. Объем семейств и родов принят согласно А. Д. Потемкину и Е. В. Софроновой (2009). Роды внутри семейств и виды внутри родов расположены в алфавитном порядке.

Каждый вид аннотирован по следующей схеме: название, в скобках синонимы, под которыми вид приводился для территории исследования, характеристика экологии, характер роста, сопутствующие виды, высотные пределы распространения, наличие структур связанных с размножением. Распространение и оценка встречаемости вида дается по группам островов: Северные, Средние и Южные Курилы, с указанием точек сбора вида на островах. Для каждого вида указана принадлежность к географическому элементу и типу ареала. В некоторых случаях даются комментарии таксономического, географического и иного характера. При цитировании репрезентативных образцов указывается гербарий, где хранится образец. Отдельной строкой приводятся источники, в которых опубликованы находки вида для Курильских островов.

В конце конспекта приведен список исключенных таксонов.

Ниже представлен список семейств, родов и количество видов в роде, выявленных во флоре печеночников Курильских островов.

Отдел MARCHANTIOPHYTA: Haplomitriaceae (*Haplomitrium* – 1), Blasiaceae (*Blasia* – 1), Marchantiaceae (*Marchantia* – 2, *Preissia* – 1), Aytoniaceae (*Reboulia* – 1), Cleveaceae (*Athalamia* – 1, *Sauteria* – 1), Conocephalaceae (*Conocephalum* – 2), Ricciaceae (*Riccia* – 1), Pelliaceae (*Pellia* – 3), Calyculariaceae (*Calycularia* – 1), Fossombroniaceae (*Fossombronia* – 1), Moerckiaceae (*Hattorianthus* – 1, *Moerckia* – 1), Pallaviciniaceae (*Pallavicinia* – 1), Metzgeriaceae (*Metzgeria* – 3), Aneuraceae (*Aneura* – 2, *Riccardia* – 7), Porellaceae (*Porella* – 2), Radulaceae (*Radula* – 5), Frullaniaceae (*Frullania* – 7, *Neohattoria* – 1), Jubulaceae (*Nipponolejeunea* – 1), Lejeuneaceae (*Cheilolejeunea* – 1, *Cololejeunea* – 2, *Lejeunea* – 3, *Microlejeunea* – 1), Ptilidiaceae (*Ptilidium* – 3), Pseudolepicoleaceae (*Blepharostoma* – 2), Trichocoleaceae (*Trichocolea* – 1), Herbertaceae (*Herbertus* – 2), Lepidoziaceae (*Bazzania* – 5, *Kurzia* – 1, *Lepidozia* – 1), Lophocoleaceae (*Chiloscyphus* – 8), Plagiochilaceae (*Pedinophyllum* – 2, *Plagiochila* – 2), Jamesoniellaceae (*Jamesoniella* – 1), Cephaloziaceae (*Alobiellopsis* – 1, *Cephalozia* – 7, *Cladopodiella* – 2, *Hygrobrella* – 1, *Iwatsukia* – 1, *Nowellia* – 1, *Odontoschisma* – 3, *Pleurocladula* – 1), Cephaloziellaceae (*Cephaloziella* – 6), Scapaniaceae (*Anastrophyllum* – 1, *Barbilophozia* – 3, *Crossocalyx* – 1, *Diplophyllum* – 3, *Gymnocolea* – 1, *Ispopaches* – 1, *Lophozia* – 14, *Orthocaulis* – 6, *Saccobasis* – 1, *Scapania* – 23, *Schistochilopsis* – 4, *Sphenolobus* – 1, *Tetralophozia* – 1, *Tritomaria* – 2), Myliaceae (*Mylia* – 3), Calypogeiaceae (*Calypogeia* – 8, *Metacalypogeia* – 1), Jungermanniaceae (*Eremonothus* – 1, *Jungermannia* – 3, *Leiocolea* – 2, *Liochlaena* – 1), Geocalycaceae: (*Geocalyx* – 2, *Harpanthus* – 1),

Antheliaceae (*Anthelia* – 2), Gymnomitriaceae (*Cryptocoleopsis* – 1, *Gymnomitrium* – 4, *Marsupella* – 11, *Nardia* – 10, *Prasanthus* – 1, *Solenostoma* – 17).

Отдел ANTHOCEROTOPHYTA: Notohyladaceae (*Phaeoceros* – 1).

## ГЛАВА 5. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ ПЕЧЕНОЧНИКОВ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

Для сравнительного анализа были взяты относительно хорошо изученные флоры регионов Дальнего Востока: Камчатки, Чукотки, Сахалина, Приморья и Японских островов – Хоккайдо и Хонсю (Табл. 1)

Таблица 1

Основные показатели таксономической структуры флор печеночников  
сравниваемых флор (примерно с севера на юг):

Регион	Число видов	Число родов	Число семейств	Среднее число видов в семействе	Среднее число родов в роде	Число семейств с одним видом (% от общего числа)	Число родов с одним видом (% от общего числа)	% трех ведущих семейств
Чукотка	169	61	32	5,3	2,8	15 (47 %)	31 (51 %)	58,6 %
Камчатка	214	66	32	6,7	3,2	9 (28 %)	32 (48,5%)	58 %
Сахалин	175	66	33	5,3	2,7	10 (30,3 %)	38 (576 %)	44 %
<b>Курилы в целом</b>	<b>236</b>	<b>79</b>	<b>37</b>	<b>6,4</b>	<b>3</b>	<b>10 (28 %)</b>	<b>38 (48 %)</b>	<b>52 %</b>
Северные Курилы	125	49	23	5,4	2,6	7 (30 %)	25 (51 %)	65,6 %
Средние Курилы	93	43	23	4,0	2,2	8 (35 %)	24 (55,8%)	66 %
Южные Курилы	204	73	36	5,7	2,8	12 (33 %)	38 (52 %)	48 %
Приморье	175	69	36	4,9	2,5	9 (25 %)	33 (48 %)	36,6 %
Хоккайдо	181	77	38	4,8	2,4	9 (23,7 %)	39 (50,6%)	33,7 %
Хонсю	469	124	50	9,4	3,8	15 (30 %)	58 (46,8%)	39 %

По числу видов флора печеночников Курильских островов стоит на первом месте среди региональных флор России и превосходит на 20 видов флору полуострова Камчатка. Число видов в остальных, взятых для сравнения, российских региональных дальневосточных флорах, по площади больших, чем все Курильские острова вместе взятые, существенно меньше и составляет в среднем 170–180 видов (Табл. 1).

Для получения более или менее достоверной картины специфики флоры печеночников Курильских островов, в работе анализируются все три звена Курильского архипелага – южное, среднее и северное. За основу принято флористическое деление, предложенное В.Ю. Баркаловым (2002), но с некоторыми дополнениями и изменениями. В неизменном виде остаются Северо-Курильский и Средне-Курильский флористические районы, Урупский, Южно-Курильский и Мало-Курильский районы объединены в единый Южно-Курильский район. Такое деление соответствует физико-географическому районированию Курил по глубоководным проливам Буссоль и Крузенштерна.



Среди районов Курильских островов самым богатым в таксономическом отношении является Южно-Курильский район: здесь выявлены 204 вида, 2 подвида и 3 разновидности, относящиеся к 73 родам и 36 семействам. По уровню выявленного видового разнообразия он уступает только хорошо изученной Камчатке (всего на 10 видов!) и лежащему целиком в субтропическом и тропическом поясах острову Хонсю. Первые три ведущих семейства (*Scapaniaceae*, *Gymnomitriaceae*, *Cephaloziaceae*) объединяют 48 % всех видов. Специфичными по отношению к флоре остальных районов Курильских островов являются 9 семейств (25 % от всех семейств известных на Курилах), 25 родов (32 %) и 99 (!) видов (42 % от общего числа видов выявленных на Курилах), среди них 22 вида и три рода (*Alobiellopsis*, *Microlejeunea* и *Neohattoria*) известны в России только с Курильских островов.

Во флоре Северо-Курильского района насчитывается 125 видов, 1 подвид и 3 разновидности, относящиеся к 49 родам и 23 семействам. Три первых ведущих семейства объединяют 65,6 % всех видов флоры. Специфичными для флоры северных Курил, относительно других районов островной гряды, являются 1 семейство (*Cleveaceae*), 5 родов (*Athalamia*, *Prasanthus*, *Sauteria*, *Saccobasis*, *Tetralophozia*) и 18 видов. По сравнению с Камчаткой и Чукоткой флора печеночников северных Курил существенно обеднена: в ней не выявлены 22 рода, в том числе представители 12 семейств (*Anthocerotaceae*, *Arnelliaceae*, *Aytoniaceae*, *Frullaniaceae*, *Geocalycaceae*, *Herbertaceae*, *Jamsoniellaceae*, *Lepidoziaceae*, *Mesoptychiaceae*, *Metzgeriaceae*, *Ricciaceae* и *Targioniaceae*). Ряд этих видов известен с южных Курил, где некоторые из них довольно обычны. Отсутствие на средних и северных Курилах видов указанных родов и семейств может быть объяснено их редкостью на севере российского Дальнего Востока, приуроченностью к специфическим сообществам или субстратам, отсутствующим на средних и северных Курилах (хвойные леса, пойменные ольховые, ивовые, чозениевые леса, каменнобережники, выходы карбонатных пород).

Однако на северных Курилах выявлены виды неизвестные на Камчатке и Чукотке (*Alobiellopsis parvifolia*, *Mylia taylorii*, *Nardia subclavata*, *Riccardia multifida*, *Scapania diplophylloides*, *S. parvitexta*, *S. tundrae*, *Solenostoma pseudopyriflorum*). Как правило, это виды находящиеся здесь на северном или южном пределе своего распространения.

Средне-Курильский район является самым маленьким по площади и самым бедным во флористическом отношении. Здесь выявлено всего 93 вида и 1 разновидность печеночников, относящиеся к 43 родам и 23 семействам, что составляет 39 % от всей флоры Курильских островов. Три ведущих семейства объединяют 56 % видов флоры. Район характеризуется самыми низкими показателями таксономического разнообразия (Табл. 1). Специфичные семейства и роды не выявлены. Обнаружено только 3 специфичных вида – *Cephaloziella spinigera*, *Solenostoma obscurum*, *Lophozia* cf. *longidens* с единичными местонахождениями. Следует отметить, что 2 семейства (*Harplomitriaceae*,

Porellaceae) и три рода (*Haplomitrium*, *Liochlaena*, *Porella*) отмечены в пределах Курильской гряды только на южных и средних островах. Более того, эти виды неизвестны в северных притихоокеанских регионах Дальнего Востока: на Камчатке и Чукотке. Таким образом, можно считать, что для них на средних Курилах проходит граница распространения в северо-восточном направлении.

Сравнение таксономической структуры флор районов Курильских островов, Камчатки, Сахалина, Приморья, Хоккайдо и Хонсю показывает, что во всех сравниваемых флорах, в тройке ведущих находятся семейства Scapaniaceae и Gymnomitriaceae, причем в одном и том же порядке (Табл. 2). Исключение

Таблица 2

**Ведущие семейства во флорах регионов Дальнего Востока**

Регион	Место во флоре								
	Южные Курилы	Средние Курилы	Северные Курилы	Камчатка	Чукотка	Сахалин	Приморье	Хоккайдо	Хонсю
<b>Семейство</b>									
<b>Scapaniaceae</b>	1	1	1	1	1	1	1	1	2
<b>Gymnomitriaceae</b>	2	2	2	2	2	2	4	2	3
<b>Cephaloziaceae</b>	3	3	3	3	4	4	4	4	7
<b>Aneuraceae</b>	4	5	5	8	...	8	8	5	6
<b>Calypogeiaceae</b>	4	4	...	7	6	6	5	4	8
<b>Frullaniaceae</b>	5	—	—	...	...	5	3	3	4
<b>Lophocoleaceae</b>	5	5	5	6	8	5	4	5	9
<b>Lepidoziaceae</b>	6	...	—	8	...	7	6	5	7
<b>Lejeuneaceae</b>	6	—	—	...	—	...	6	6	1
<b>Jungermanniaceae</b>	7	5	4	4	3	3	7	7	...
<b>Radulaceae</b>	8	...	...	...	...	7	7	5	8
<b>Cephaloziellaceae</b>	9	6	6	5	5	...	...	...	...
<b>Plagiochilaceae</b>	9	...	...	...	...	9	7	5	5
<b>Porellaceae</b>	...	...	—	—	—	7	2	6	...

**Обозначения:** «—» – семейство во флоре отсутствует, «...» – семейство во флоре присутствует, но его относительная представленность незначительна.

составляет только флора Приморья, в которой только семейство Scapaniaceae сохраняет лидирующее положение, а семейство Gymnomitriaceae занимает лишь пятое место, что, возможно, связано с неполнотой изученности Приморского края. Во флоре Хонсю первое место занимает семейство Lejeuneaceae, однако далее идут Scapaniaceae и Gymnomitriaceae. Во всех сравниваемых флорах довольно высока и постоянна роль семейства Cephaloziaceae, которое нигде, кроме Хонсю, не опускается ниже 3–4 места. Положение семейств Aneuraceae и Calypogeiaceae нестабильно: в пятерку ведущих они входят только во флорах южных и средних Курил и Хоккайдо, занимая 4–5 места. Обращает на себя внимание высокое положение во флорах средних и северных Курил и более северных флорах Камчатки и Чукотки семейства Jungermanniaceae, которое

занимает 3–4 места (5 во флоре средних Курил). Анализ полученного распределения обнаруживает, что увеличение числа видов этого семейства во флорах происходит за счет кальцефильных представителей рода *Leiocolea*, имеющих ограниченное распространение даже на указанных территориях. Скорее всего, слабая представленность этого рода на Курильских островах (2 вида) связана с отсутствием подходящих субстратов. Во всех регионах, кроме северных Камчатки с Чукоткой и южного Хонсю, на 5 месте (или 4 в Приморье) находится семейство Lophocoleaceae, бореальные представители которого широко распространены в таежной зоне северного полушария.

Особенности таксономической структуры каждого из районов Курил проявляются в концевой части спектра ведущих семейств. Так, флора печеночников южных Курил характеризуется высоким положением семейств Frullaniaceae, Lejeuneaceae и Lepidoziaceae и низким – Serphalozieaceae. Это черта объединяет указанную флору в первую очередь с флорами юга Дальнего Востока. Средние и северные Курилы резко отличаются отсутствием семейств Frullaniaceae и Lejeuneaceae либо слабой представленностью (Lepidoziaceae). По расположению ведущих семейств флоры средних и северных Курил почти идентичны. Однако флору последних отличает отсутствие семейства Calypogeaceae в списке ведущих, что сближает ее с флорами Камчатки и Чукотки. На близость к этим флорам указывает также высокое положение семейств Jungermanniaceae и Serphalozieaceae. От флоры Камчатки и Чукотки флору северных Курил отличает высокое положение семейства Aneuraceae (5 место).

Показатель вклад трех ведущих семейств во флорах средних и северных Курил соответствует флорам печеночников севера Голарктики (Константинова, 1998).

Для оценки места флоры каждого из районов Курильских островов относительно друг друга и в ряду сравниваемых флор Дальнего Востока рассчитаны абсолютное количество сходных видов и коэффициент Жаккара,  $K_{ж}$  (Табл. 3).

Таблица 3

**Сравнение флор печеночников районов Курильских островов с флорами регионов Дальнего Востока**

	<b>Южные Курилы (204)</b>	<b>Средние Курилы (93)</b>	<b>Северные Курилы (125)</b>
<b>Южные Курилы (204)</b>		78 / 0,36	94 / 0,4
<b>Средние Курилы (93)</b>	79 / 0,36		79 / 0,57
<b>Северные Курилы (125)</b>	94 / 0,4	79 / 0,57	
<b>Камчатка (214)</b>	130 / 0,45	88 / 0,40	116 / 0,52
<b>Чукотка (169)</b>	79 / 0,27	70 / 0,36	92 / 0,46
<b>Сахалин (175)</b>	131 / 0,53	73 / 0,39	83 / 0,38
<b>Приморье (175)</b>	110 / 0,41	56 / 0,27	58 / 0,24
<b>Хоккайдо (181)</b>	125 / 0,48	56 / 0,26	60 / 0,24
<b>Хонсю (469)</b>	165 / 0,32	68 / не рассчитан	80 / не рассчитан

**Примечание:** в скобках – число видов во флоре, в числителе – число общих видов, в знаменателе – коэффициент Жаккара.

Флора печеночников южных Курил имеет наиболее тесные связи с флорами Сахалина и Хоккайдо, наименьшие – со средними и северными Курилами и Чукоткой. Полученные результаты свидетельствуют в пользу отнесения южных Курильских островов к Южно-Курильско-Хоккайдскому округу Сахалино-Хоккайдской провинции Восточно-Азиатской области в понимании В.Я. Баркалова (2002). В целом это также согласуется с геологическими данными, свидетельствующими о былой и, сравнительно недавно прервавшейся, тесной связи Сахалина, Хоккайдо и южных Курильских островов, образовывавших некогда единый массив суши (Безверхний и др., 2002).

Расчет коэффициентов сходства для северных Курил показал, что наибольшее число общих видов сближает флору рассматриваемого района с флорой Камчатки (116 общих видов,  $K_{ж} = 0,52$ ) и, в еще большей степени, с ближайшей к ней флорой средних Курил ( $K_{ж} = 0,57$ ). На последних местах по этим показателям стоят флоры Хоккайдо и Приморья. Полученное распределение свидетельствует о тесной связи флоры северных Курил в первую очередь с флорами средних Курил и северных регионов Дальнего Востока – Камчатки и Чукотки и о слабой – с флорами юга Дальнего Востока – Приморья и Хоккайдо. Меньшее таксономическое разнообразие флоры северных Курил по сравнению с Камчаткой и Чукоткой объясняется меньшей общей площадью территории, островным положением, небольшим разнообразием растительных сообществ и местообитаний.

Флора Средне-Курильского района на видовом уровне слабо обособлена от флоры Северо-Курильского района, что проявляется как в высоких показателях флористического сходства, так и в особенностях распространения специфических (не выявленных на южных Курилах) видов, большая часть которых более или менее широко распространена как на средних, так и на северных Курильских островах. Сильная изоляция островов среднего звена Курильской дуги, небольшая площадь островов и невысокое разнообразие подходящих местообитаний, сообществ и субстратов обуславливают значительную бедность их флоры печеночников по сравнению с Южно- и Северо-Курильским районами.

## **ГЛАВА 6. ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ ПЕЧЕНОЧНИКОВ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ**

При географическом анализе флоры печеночников Курильских островов использована модифицированная Н. А. Константиновой (2000) классификация географических элементов А. С. Лазаренко (1956), с некоторыми дополнениями. Основной принцип классификации – географо-генетический.

Во флоре печеночников Курильских островов выделены следующие географические элементы: арктический, арктомонтанный, монтанный, арктобореальномонтанный, бореальный (включая соподчиненный ему бореальномонтанный элемент), неморальный и субтропический (Табл. 4). Семь видов не удалось отнести к какому-либо географическому элементу.

В долготном отношении выделены типы ареалов: циркум-ареал, амфиокеанический, азиатский, азиатско-американский, азиатско-

западноамериканский, евразийский, амфиокеанский, восточноазиатский и дизъюнктивный. *Solenostoma pusillum* и *Lophozia rubrigemma* отнесены к видам с неясным распространением (Табл. 5).

К космополитным видам отнесены *Aneura pinguis*, *Cephalozia bicuspidata*, *Marchantia polymorpha* s.l., *Pallavicinia lyellii*, *Reboulia hemisphaerica*, *Riccia fluitans* и *Blasia pusilla*.

Таблица 4

**Распределение видов по географическим элементам во флоре печеночников районов Курильских островов (в скобках процент от числа видов)**

Район	Курилы в целом	Южные Курилы	Средние Курилы	Северные Курилы
Географический элемент				
Арктобореально-монтажный	54 (23 %)	46 (22,5 %)	41 (44 %)	44 (35 %)
Арктомонтажный	41 (17 %)	26 (13 %)	20 (21,5 %)	33 (26 %)
Бореальный	46 (19,5 %)	45 (22 %)	16 (17 %)	19 (15 %)
Монтажный	28 (12 %)	25 (12 %)	9 (10 %)	17 (14 %)
Неморальный	34 (14 %)	34 (17 %)	2 (2 %)	1 (1 %)
Субтропический	11 (5 %)	11 (5 %)	1 (1 %)	1 (1 %)
Арктический	6 (2,5 %)	1 (0,5 %)	–	5 (4 %)

Таблица 5

**Распределение видов по типам ареала во флоре печеночников районов Курильских островов (в скобках процент от числа видов)**

Район	Курилы в целом	Южные Курилы	Средние Курилы	Северные Курилы
Тип ареала				
Циркум-ареал	129 (55 %)	102 (50 %)	73 (78,5 %)	88 (70 %)
Приокеанический в целом, из них:	92 (40 %)	88 (43 %)	16 (17 %)	29 (23 %)
Восточноазиатский	57 (24%)	57 (28%)	7 (7,5 %)	15 (12%)
Амфиокеанический	25 (11%)	23 (11%)	6 (6,5 %)	11 (9 %)
Амфиокеанский	10 (4 %)	8 (4 %)	3 (3 %)	3 (2 %)
Другие, в том числе:	17 (7 %)	16 (8 %)	–	8 (6 %)
Азиатско-американский	2 (1 %)	2 (1 %)	–	1 (1 %)
Азиатско-западноамериканский	2 (1 %)	2 (1 %)	–	2 (2 %)
Азиатский	2 (1 %)	2 (1 %)	–	–
Евразийский	1 (0,4 %)	1 (0,5 %)	–	–
Дизъюнктивный	1 (0,4 %)	1 (0,5 %)	–	–
Неклассифицированные	9 (4 %)	8 (4 %)	4 (4 %)	5 (4 %)

Самой многочисленной во всех районах Курильских островов является группа арктобореально-монтажных видов, представленная здесь 54 видами (23 % от флоры). Самую большую долю от общего числа видов они составляют на средних Курилах (44 %), на северных Курилах их значительно меньше – 35 %, на южных Курилах – всего 22,5 % (Табл. 4). Печеночники этого элемента отмечены во всех типах местообитаний (леса, болота, тундры, луга, долины ручьев,

скальные обнажения, прибрежные скалы и крутые обрывы, термальные местообитания и др.) и на разнообразных субстаратах (почва, мелкозем, гнилая древесина, кора деревьев, камни и др.). На южных Курилах большинство из них найдено в долинах ручьев (24) и на скальных местообитаниях (24) как вне лесного пояса, так и в прибрежной полосе. Немного меньше видов (22) отмечено в темнохвойных лесах, где они чаще всего обнаруживаются на гнилой древесине и в напочвенном покрове. Флору печеночников термальных местообитаний на южных Курилах слагают в основном именно арктобореально-монтанные виды (17 видов). На средних и северных Курильских островах самое большое количество видов арктобореально-монтанного элемента обнаружено на торфяниках (22 и 28 соответственно). Значительное число их число зафиксировано также на прибрежных скалах и крутых склонах (24 вида на северных Курилах и 19 – на средних) и в долинах горных ручьев (по 22 вида). На средних Курилах арктобореально-монтанные виды также часто поселяются на лугах (17 видов), а на северных Курилах в тундровых сообществах (18).

Арктомонтанные виды наиболее распространены на средних и северных Курилах, где их доля составляет 21,5 и 27 % соответственно. На южных Курилах по распространенности виды этого элемента значительно уступают бореальным и монтанным видам и насчитывают 26 представителей (13 %). Обычными или часто встречающимися видами этого элемента практически на всех островах являются *Anthelia juratzkana*, *Calycularia laxa*, *Gymnomitrium concinnatum*, *Jungermannia polaris*, *J. pumila*, *Lophozia sudetica* var. *sudetica*, *Marsupella commutata*, *Pleurocladula albescens*, *Scapania scandica*, *S. subalpina*, *Solenostoma obovatum*. В подавляющем большинстве случаев арктомонтанные печеночники на южных Курилах встречены в скальных местообитаниях в верхнем поясе гор, либо на прибрежных скалах и обрывах в нижнем поясе. Еще одним местообитанием характерным для видов арктомонтанного элемента являются долины горных ручьев. На средних Курилах виды этого элемента обнаруживаются на различных высотах. В нижнем поясе они приурочены к прибрежным скалам и обрывам (13 видов). Большое число видов (13) встречается в ущельях горных ручьев от истоков и почти до устья. Значительное число (9) отмечено на болотах, где субстратом для них является торфянистая почва. На северных Курилах больше половины видов этого элемента (17) широко распространены, причем в различных сообществах и на разных высотах, из них большинство (18) связаны в своем распространении с долинами горных ручьев, однако многие также встречаются на болотах (14), в тундровых сообществах (13), на крутых прибрежных скалах и обрывах (12) и по обочинам дорог (10).

Виды бореального элемента доминируют на южных Курилах (22 %). Здесь они встречаются в подавляющем большинстве в лесном поясе (69 %), где произрастают на гнилой древесине и, реже, в напочвенном покрове, на коре и в основании деревьев. Также бореальные печеночники встречаются на камнях и мелкозем по берегам ручьев (16 видов), однако редко поднимаются выше 400 м над ур. м. Часто виды этого элемента произрастают на прибрежных скалах и

выходах горных пород в лесном поясе (14 видов), на болотах и сырых заболоченных лугах (16). На северных и средних Курилах бореальные виды немногочисленны и встречаются редко или спорадически. Определенной приуроченности к каким-либо сообществам или местообитаниям здесь не наблюдается. Немного чаще, чем в других местообитаниях бореальные печеночники на средних и северных Курилах встречаются на болотах, сырых лугах и по берегам ручьев.

Среди 28 монтанных печеночников высока доля видов связанных в своем распространении с океаническими и субокеаническими окраинами материков – всего 21 вид или 75 % от всех монтанных видов. На южных Курильских островах на долю монтанного элемента приходится 25 видов (12 % от общего числа), на средних – 9 (10 %) и на северных – 17 видов (14 %). Печеночники монтанного элемента на Курилах встречаются преимущественно в ущельях горных ручьев, причем на южных островах, как правило, от высот 100 м и выше. Кроме того, на южных Курилах эти виды часто могут быть обнаружены на скальных местообитаниях в верхнем поясе гор и в прибрежной полосе, а на северных в кустарничковых тундрах, где преимущественно растут в расщелинах валунов и между камней щебнистых россыпей.

Доля видов неморального элемента на Курильских островах составляет 14 % от общего числа видов и практически все они известны только с южных Курильских островов. Из этой группы только *Calypogeia azurea* и *Liochlaena subulata* известны также на средних Курилах, а *Solenostoma infusum* var. *ovalifolium* – на северных. Как ни в каком другом больше элементе флоры, кроме субтропического, здесь велик вклад видов с приокеаническим типом распространения (восточноазиатские, амфиокеанические и амфиоцифические виды) (79 %). На южных Курильских островах неморальные виды в основном приурочены к хвойным лесам (26). В чистых дубняках, где в подлеске сплошной покров образует курильский бамбук, отмечен только один неморальный вид – *Frullania muscicola*. В лесных сообществах основным субстратом для неморальных видов является гнилая древесина, кора и основания стволов деревьев: на них отмечено 17 и 16 видов соответственно. Встречающиеся в долинах ручьев (в нижнем течении) печеночники (10 видов) поселяются здесь почти исключительно на каменистом субстрате.

Во флоре печеночников Курильских островов выделен также субтропический элемент (11 видов), который включает виды, распространенные в основном в тропических и субтропических регионах Земного шара. 2 печеночника характеризуются смешанным неморально-субтропическим распространением (*Frullania tamarisci* subsp. *obscura* и *Nipponolejeunea subalpina*). Подавляющее большинство неморальных видов (9) имеют приокеаническое распространение. Для северных и средних Курил отмечено всего по 1–2 находки субтропических видов: *Porella grandiloba* (о. Симушир, средние Курилы) и *Riccardia aeruginosa* (о-ва Парамушир и Шумшу, северные Курилы). На южных Курилах субтропические виды тоже крайне редки. Отмечена тенденция

увеличения числа субтропических видов в темнохвойных лесах (6 видов) и на прибрежных скалах, скальных обнажениях вне лесного пояса и в долинах ручьев (по 3 вида). Чаще всего печеночники этой группы обнаруживаются на каменистых субстратах и на коре деревьев (6 и 5 видов соответственно).

Во флоре печеночников Курильских островов выявлены 6 арктических видов (3 % от общего числа) (*Cephaloziella uncinata*, *Lophozia rubrigemma*, *Orthocaulis hyperboreus*, *Scapania hyperborea*, *Scapania obcordata*, *S. tundrae*). Все они чрезвычайно редки, имеют по 1–2 местонахождения, и, за исключением только первого вида, ограничены в своем распространении северными Курилами. Виды арктического элемента обнаружены на северных Курилах преимущественно на низких высотах (до 400 м) и на мелкоземистом субстрате. Определенной приуроченности к сообществам нет. Для всех арктических видов местонахождения на Курильских островах самые южные в мире.

Космополитные виды – *Aneura pinguis*, *Blasia pusilla*, *Cephalozia bicuspidata* и *Marchantia polymorpha* широко встречаются на островах всех групп, а *Pallavicinia lyellii*, *Reboulia hemisphaerica* и *Riccia fluitans* найдены только на южных Курилах, где редки.

Таким образом, в каждом отдельно взятом флористическом районе Курильских островов присутствует весь набор географических элементов, отмеченных для Курил в целом, однако их соотношение на южных, средних и северных Курилах различно. Так, во флоре южных Курил преобладают в первую очередь арктобореально-монтанные и бореальные виды, после них идут неморальные, арктомонтанные и монтанные (см. табл. 4). Субтропические виды имеют вес только на южных Курилах, на остальных островах их доля в составе флоры ничтожно мала. В отношении распределения видов по долготным группам наблюдается та же последовательность, что и для Курил в целом, но с существенной поправкой на то, что виды с циркум-ареалом на южных Курилах составляют только половину от общего числа видов и при этом приблизительно равный вес с ними имеют приокеанические виды (Табл. 5). В целом, анализ флоры печеночников южных Курильских островов показывает, что флора рассматриваемого района носит в настоящее время бореально-неморальный и монтанный характер. Первое связано с широким развитием хвойных лесов на южных Курилах, где бореальные и многие неморальные виды, главным образом, и встречаются, а второе – гористым характером самой Курильской гряды. Обогащение флоры печеночников южных Курил монтанным, неморальным и субтропическим элементом происходило, по-видимому, главным образом, за счет флористического обмена с умеренными флорами Восточной Азии через острова Японского архипелага. На это указывает резкое преобладание в спектре соответствующих широтных групп видов восточноазиатского распространения (57 % для монтанных, 52 % для неморальных видов и 62,5 % для субтропических).

Иное соотношение наблюдается в географических спектрах флоры средних и северных Курильских островов. В первую очередь, очевидно ведущее положение арктобореально-монтанного элемента в формировании флоры этих островов: для



средних Курил их доля составляет 44 %, для северных Курил – 35 %. Во втором районе также велико участие видов арктомонтанного элемента (26 %), в то время как на средних Курилах их доля составляет только 21,5 %. В целом, флора средних Курильских островов характеризуется несколько более выраженными бореальными чертами, чем монтанными, и, наоборот, во флоре северных Курил отчетливо проявляется преобладание видов монтанного элемента (Табл. 4). Такое распределение, где главенствующее положение принадлежит видам монтанного элемента (77 % на средних Курилах и 79 % на северных Курилах) непосредственно связано с горным характером островов. С другой стороны, отсутствие настоящих лесов, особенно хвойных, обуславливает незначительный вклад видов бореального элемента во флору средних и северных Курил.

Еще более заметные различия между южными Курилами с одной стороны, и средними и северными Курилами с другой, наблюдаются при анализе долготных групп во флоре этих районов. Подавляющее большинство видов на средних и северных Курилах имеют циркум-ареал (табл. 5). Доля видов приокеанического распространения на средних Курилах составляет только 17 %. На северных Курилах она несколько увеличивается и составляет 23 %. Значительное преобладание видов с циркум-ареалом – характерная черта флор мохообразных севера Голарктики (Константинова, 1998; Афолина, 2000). Таким образом, несмотря на островное положение территорий и гиперокеанические условия, виды с приокеаническим распространением на средних и северных Курильских островах составляют очень небольшую долю. В основном они отмечены среди монтанных видов, особенно на северных Курилах.

Указанные особенности позволяют предположить, что, скорее всего, флора печеночников средних и северных Курил формировалась в тесной связи с флорами печеночников Северной Америки и материковой части Азии и связь эта осуществлялась через Камчатский полуостров. В пользу этого свидетельствуют и геологические данные, согласно которым северные Курильские острова (точнее Парамушир и Шумшу) и Камчатка образовывали некогда единый массив суши (Безверхний и др., 2002). Молодой возраст островов среднего звена Курильской гряды, их сильная изоляция от островов северного звена, суровые климатические условия способствовали обеднению флоры и заселению островов преимущественно видами с широкими ареалами. Флористический обмен с приокеаническими регионами Восточной Азии через южные Курильские острова по всей вероятности отсутствовал, либо носил случайный характер.

## **ГЛАВА 7. ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕЧЕНОЧНИКОВ НА КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВАХ**

Печеночники, вследствие своих мелких размеров, способны находить подходящие для жизни условия в разнообразных местообитаниях. Следствием этого является широкое распространение многих видов в различных растительных сообществах и частое отсутствие строгой приуроченности к определенным сообществам, местообитаниям и субстратам. Несмотря на то, что

исследованиями были охвачены все основные растительные сообщества и местообитания печеночников, имеющиеся на Курильских островах, их изученность остается неравномерной и все еще недостаточной. Поэтому все нижеследующие выводы и заключения носят предварительный характер и отражают основные тенденции в распределении печеночников по сообществам, местообитаниям и субстратам на Курильских островах.

**7.1. Печеночники растительных сообществ.** Анализ ценотической приуроченности печеночников показал, что наибольшее видовое разнообразие сосредоточено в лесах различного состава, где выявлено 105 видов – 44,5 % всего видового состава печеночников Курил. В лесном поясе южных Курильских островов сосредоточено большинство встречающихся на Курилах видов бореального, неморального и субтропического элементов флоры (70, 80 и 55 % соответственно от видов элемента флоры). Более того, по сравнению с другими сообществами, в лесах преобладают виды этих элементов. Отсутствие лесов на средних и северных Курилах (не считая редкостойных каменноберезняков средних Курил) обуславливает снижение участия представителей перечисленных выше элементов в сложении флоры печеночников этих островов.

Самое большое число видов обнаружено в темнохвойных лесах (93 или 90 % от всех выявленных в лесах видов). На южных Курилах только в темнохвойных лесах встречен 21 вид (23 % от всей флоры темнохвойных лесов). Еще 30 видов (33 %) широко распространены на южных Курилах именно в темнохвойных лесах, в остальных растительных сообществах или в других местообитаниях они встречаются значительно реже. Основным субстратом для печеночников в темнохвойных лесах является гнилая древесина: на ней были обнаружены 59 видов, причем 18 из них были собраны в данных сообществах только на этом субстрате. Следующий по заселяемости субстрат в темнохвойных лесах – это кора живых деревьев и основания стволов (31 вид). Виды семейств Frullaniaceae Lejeuneaceae и Jubulaceae встречаются почти исключительно на этом субстрате. Следует отметить, что виды бореального элемента наиболее часто развиваются на гнилой древесине и значительно реже на коре и в основании стволов деревьев. Арктобореально-монтанные виды также чаще встречаются на гнилой древесине, но при этом они – основные виды напочвенного покрова. Неморальные виды отмечены как на гнилой древесине, так и на коре и в основании стволов деревьев.

Незначительным видовым разнообразием и низкой специфичностью характеризуются остальные лесные сообщества: в лиственничниках отмечено 14 видов (специфичных не выявлено), в дубовых – 12 (1 специфичный вид), в пойменных лесах – 11 (специфичных видов не выявлено) и 9 видов обнаружено в каменноберезняках (специфичны *Barbilophozia hatcheri* и *Bazzania bidentula*). Неморальный элемент растительности, представленный на южных Курилах широколиственными дубовыми лесами, характеризуется бедностью видового состава (12 видов). Вероятно, это связано с небольшим разнообразием субстратов в дубняках южных Курил: отсутствием гнилой древесины, сильным затенением почвы и оснований стволов деревьев сплошным покровом бамбуков, что не

позволяет развиваться напочвенной флоре: печеночники были обнаружены только на коре дуба и на местах с разреженным бамбуковым покровом – на крутых склонах и обрывах. Следует отметить, что богатство флоры печеночников темнохвойных лесов бореальными, неморальными и субтропическими элементами, и незначительное присутствие видов этого элемента в зональном неморальном элементе растительности – широколиственных лесах – особенность присущая также флоре печеночников Приморского края (Бакалин, 2008).

Во флоре средних и северных Курил на первом месте (на втором – во флоре южных Курил) по видовому разнообразию стоят болотные сообщества. Всего здесь было обнаружено 80 видов (34 % от всей флоры Курильских островов). На южных Курильских островах флора печеночников болот насчитывает 30 видов (15 % от выявленного здесь числа видов), на средних – 44 (47 %) и на северных – 60 видов (48 %). Флору печеночников болот различных районов характеризует высокая специфичность по отношению друг к другу: общими для всех трех районов (южного, среднего и северного) являются только 14 видов. На южных Курильских островах только из этого типа сообществ известно 4 вида, на средних Курильских островах – 12 видов, а на северных – 13. Основу флоры болот на Курильских островах составляют арктобореальномонтанные виды, доля которых составляет от 47 % (северные Курилы) до 51 % (средние Курилы) от всех видов выявленных в них. Вклад видов остальных элементов во флору болот каждого района Курильской гряды отражает общий характер рассматриваемой флоры: на болотах южных Курил значительно преобладают виды бореального элемента (37 %), на средних примерно равное соотношение между видами бореального и арктомонотанного элементов (19 и 21 % соответственно), а во флоре северных Курил на первый план выходят представители арктомонотанного элемента (24 %).

Горнотундровые сообщества средних и северных Курил характеризуются относительным богатством и общностью видового состава. Основное разнообразие печеночников наблюдается в кустарничково-лишайниково-моховых тундрах: здесь на средних Курилах был выявлен 21 вид (23 % от общего числа), а на северных 51 (41 %). Тундровая флора печеночников средних Курил по видовому составу почти полностью включается во флору этих сообществ на северных Курилах. Только 4 вида, обнаруженные в этих сообществах на средних Курилах, не были найдены в аналогичных сообществах на северных Курилах. Выявлено 2 специфичных вида на средних Курилах и 6 – на северных. Как правило, это редкие во флоре указанных районов виды. Основным субстратом, на котором встречаются печеночники в тундрах как на средних, так и на северных Курилах, являются участки обнаженной почвы, в том числе стенки бугров образованных кустарничками, чаще *Empetrum sibiricum*. Встречаются печеночники и среди мхов и кустарничков. При наличии щебнистых осыпей и крупных валунов, формируется специфичный набор видов, которые приурочены здесь часто только к каменистым местообитаниям и мелкоземистому субстрату и встречаются в расщелинах между камней, в трещинах и при основании валунов.

В географическом отношении для горнотундровых сообществ средних Курил отмечена ведущая роль печеночников арктобореально-монтажного элемента, в то время как для северных Курил, наравне с арктобореально-монтажными видами, в сложении флоры участвуют арктомонтажные и монтажные виды.

Кедровый стланик (*Pinus pumila*) и ольховый стланик (*Duschekia fruticosa* и *D. maximoviczii*) относятся к фоновым ландшафтными растениям на Курильских островах, однако характеризуются бедностью видового состава и отсутствием специфических видов. Всего в зарослях ольховников на средних и северных Курилах их было обнаружено 13 печеночников, в зарослях кедрового стланика на южных Курилах – 8 (специфичный вид *Solenostoma rotundatum*), на средних и северных – 18. Малое число видов на южных Курилах связано в первую очередь с тем, что здесь эти сообщества специально не изучались, кроме того, часть видов, которые были встречены в поясе зарослей кедрового стланика, но произрастали по обочинам дорог, отнесены нами к последнему местообитанию и рассмотрены отдельно.

## **7.2. Печеночники внепоясных местообитаний Курильских островов.**

К внепоясным местообитаниям на Курильских островах отнесены долины рек и ручьев, прибрежные скалы и скальные местообитания вне лесного пояса, обочины дорог и термальные местообитания. Необходимость выделения таких местообитаний обусловлена тем, что они характеризуются богатой флорой и высокой специфичностью.

Среди изученных внепоясных местообитаний на первом месте во флоре всех трех районов Курильских островов стоят долины ручьев – берега и русла. Здесь были обнаружены 129 видов, или 55 % всей флоры печеночников Курильских островов. На южных Курильских островах долины ручьев, где отмечено 88 видов (43 % от всей выявленной флоры), уступают по видовому разнообразию только лесному поясу, на средних и северных Курилах – это наиболее богатый тип местообитания: на средних Курилах здесь было выявлено 62 вида (67 % от всей флоры), на северных – 68 (54 %). Вероятно, долины ручьев – самое благоприятное для поселения печеночников местообитание, так как здесь отсутствует или значительно снижена конкуренция со стороны сосудистых растений, присутствуют оптимальная для жизнедеятельности влажность воздуха и большое разнообразие субстратов, характеризующихся различной степенью увлажнения. Кроме того, флора таких местообитаний слагается под влиянием различных растительных поясов, каждый из которых, вносит вклад в общее видовое разнообразие.

Только в долинах ручьев на южных Курилах найдены 13 видов, все они очень редки здесь. На средних Курилах только в этом местообитании были отмечены 16 видов, на северных – 17. Географически флора печеночников долин рек и ручьев на южных Курилах очень разнородна, что связано, скорее всего, с большим числом пересекаемых ручьями растительных поясов, каждый из которых вносит свой вклад во флору этого местообитания. Как правило, распространение видов того или иного географического элемента связано с высотой над уровнем моря: до отметки в 400–500 м в долинах ручьев

встречается подавляющее большинство видов арктобореально-монтанного, бореального, неморального и субтропического элементов. Выше этой отметки, где ручьи имеют явно горный характер, встречается большинство представителей арктомонтанного элемента. По всему высотному профилю, но выше 100 м над ур. м. распространены монтанные виды. В целом, по числу видов в долинах рек и ручьев преобладают виды арктобореально-монтанного элемента. Во флоре долин ручьев средних и северных Курил преобладают виды арктобореально-монтанного, арктомонтанного и монтанного элементов, причем высокогорные (арктомонтанные) виды преобладают в географическом спектре флоры долин ручьев на северных Курилах. Субстратами для печеночников в рассматриваемом местообитании служат мелкозем склонов ручьев, расщелины скал и камней, встречающиеся в долине ручья, а также торфянистая почва по заболоченным участкам русла. Некоторые виды поселяются на камнях прямо в русле ручья, будучи почти постоянно омываемыми быстрыми потоками воды.

Своеобразна флора печеночников гидротермальных проявлений вулканов Курильских островов: всего в районах выходов горячих источников и гидросольфатар был обнаружен 51 вид (47 на южных Курильских островах и 16 на северных), что составляет 22 % от всей флоры печеночников Курильских островов. Только в таких местообитаниях на южных Курилах были найдены 6 видов – *Calypogeia arguta*, *Marchantia paleacea*, *Nardia compressa*, *Odontoschisma macounii*, *Schistochilopsis obtusa* и *Solenostoma vulcanicola*. На северных Курилах выявлен только один специфичный вид, облигатный термофил – *Solenostoma vulcanicola*. Для 10 видов термальные источники являются основным или характерным типом местообитания на южных Курильских островах: в других местообитаниях они встречаются значительно реже. Основу флоры этих специфичных местообитаний составляют, в первую очередь, арктобореально-монтанные виды (36 % на южных и 37,5 % на северных островах). Существующие отличия в пропорциях отдельных географических элементов на разных группах островов (например преобладание монтанных видов над бореальными на гидротермах северных Курил) объясняется общим характером флоры этих островов, которая на юге носит преимущественно бореальный характер, а на севере – монтанный.

Среди печеночников обочин дорог было обнаружено 56 видов (41 на южных Курилах и 33 – на северных). Ведущую роль здесь также играют виды арктобореально-монтанного элемента. На южных Курилах их доля составляет 37 %, на северных – 54,5 %. Наряду с ними, на северных Курилах в этих местообитаниях отмечено значительное участие арктомонтанных видов.

Специфичными видами обочин дорог на южных островах являются *Cephaloziella arctogena*, *Diplophyllum andrewsii*, *Phaeoceros carolinianus*, *Riccia fluitans* и *Scapania umbrosa*. На северных Курилах только по обочинам дорог обнаружены *Cephaloziella arctogena*, *Isopaches bicrenatus* и *Scapania hyperborea*.

На прибрежных скалах выявлены 75 видов печеночников, что составляет 32 % от общего их числа во флоре Курил. Особенностью географической структуры флоры печеночников прибрежных скальных местообитаний южных Курил по

сравнению со средними и северными является то, что в формировании флоры этих местообитаний виды разных географических групп принимают почти одинаковое участие. Основная роль принадлежит видам арктобореально-монтажного элемента (24 %), соотношение между горными видами, в том числе высокогорными, с одной стороны, и бореальными, с другой, почти одинаковое (24 и 20 % соответственно). За счет заметного участия неморального и субтропического элементов (в совокупности 18 %), виды в целом более «южного» распространения преобладают во флоре прибрежных скальных местообитаний южных Курил.

Большинство видов печеночников прибрежных скал на средних и северных Курилах – это широко распространенные здесь арктобореально-монтажные и арктомонтажные виды.

Высокими показателями богатства и специфичности характеризуются флора высокогорных участков и скальных местообитаний вне лесного пояса южных Курил: здесь выявлено 65 видов, из них 11 отмечены на южных Курилах только выше отметки 1000 м над ур. м. Наиболее часто в высокогорьях встречаются виды арктомонтажного и монтажного элементов флоры.

## ВЫВОДЫ

1. Во флоре печеночников (Marchantiophyta) Курильских островов на основании собственных сборов, критического изучения гербарных материалов и литературных данных выявлено 235 видов, 2 подвида и 7 разновидностей, относящихся к 78 родам и 36 семействам. Кроме того, для Курильских островов известен 1 представитель отдела антоцеротовых. Впервые для исследуемой территории приводятся 56 видов, в том числе 4 вида (*Cheilolejeunea obtusifolia*, *Microlejeunea ulicina*, *Scapania hirosakiensis*, *S. ligulata*) и 1 род (*Microlejeunea*) выявлены впервые для России, а 2 вида (*Haplomitrium hookeri*, *Trichocolea tomentella*) – впервые для Дальнего Востока России. По числу выявленных видов флора печеночников Курильских островов стоит на первом месте среди региональных флор России.

2. В ходе выполнения работы действительно обнаружены 4 новые номенклатурные комбинации: *Solenostoma vulcanicola* (Schiffn.) Nyushko, *S. bilobum* (S. Hatt.) Potemkin et Nyushko, *S. hattorianum* (Amakawa) Potemkin et Nyushko, *S. otianum* (S. Hatt.) Potemkin et Nyushko.

3. Флору печеночников Курильских островов характеризует довольно высокая специфичность по отношению к флорам других регионов Российского Дальнего Востока: только здесь встречены 30 видов, 6 родов и 2 семейства. Из них 22 вида известны в России только с Курильских островов.

4. Ведущие позиции во флоре печеночников Курильских островов занимают семейства Scapaniaceae, Gymnomitriaceae и Cephaloziaceae. Особенности таксономической структуры каждого района Курильских островов проявляются в концевой части спектра ведущих семейств и выражаются в высоком положении семейств Frullaniaceae, Lejeuneaceae и Lepidoziaceae на южных Курилах, и их отсутствии, а также в высоком положении семейства Jungermanniaceae на средних

и северных Курилах. По своей таксономической структуре и видовому составу флора печеночников южных Курил наиболее сходна с флорами юга Дальнего Востока, а флора средних и северных Курил – с флорами регионов севера Дальнего Востока России – Камчатки и Чукотки.

5. Флора печеночников южных Курил отличается от флор печеночников средних и северных Курил по своей географической структуре и носит бореально-неморальный и монтаный характер, тогда как на средних и северных Курилах, ведущую роль играют арктобореально-монтанные и арктомонтанные виды. В долготном отношении на средних и северных Курилах подавляющее большинство видов (70–80 %) имеют циркум-ареал, а на южных – наряду с видами, имеющими циркум-ареал (50 %), значительную роль играют виды с приокеаническим распространением (43 %).

6. На южных Курилах наибольшее видовое разнообразие представлено в темнохвойных лесах (93 вида), в долинах ручьев (88 видов) и на скальных местообитаниях вне лесного пояса (65 видов). На средних и северных островах наибольшим видовым разнообразием характеризуются долины горных ручьев (62 и 68 видов соответственно), болотные (44 и 60 видов) и тундровые сообщества (21 и 56 видов). Богаты в видовом отношении прибрежные скальные местообитания: на южных Курилах здесь обнаружено 52 вида, на средних – 34, на северных – 37 видов.

#### **СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ<sup>1</sup>**

##### **Статьи в ведущих рецензируемых научных журналах:**

1. Левин Б. В., Фитцхью Б., Бурджуа Дж., Рыбин А. А., Разжигаева Н. Г., Белоусов А. Б., Василенко Н. Ф., Прытков А. С., Фролов Д. И., Нюшко Т. И., Харламов А. А., Коротеев И. Г. Комплексная экспедиция на Курильские острова в 2006 г. (I этап) // Вестник ДВО РАН. 2007. № 1. С. 144-148.
2. Левин Б. В., Фитцхью Б., Рыбин А. В., Разжигаева Н. Г., Накагава М., Пономарева В. В., Василенко Н. Ф., Фролов Д. И., Прытков А. С., Копанина А. В., Жарков Р. В., Козлов Д. Н., Ганзей К. С., Чибисова М. В., Чирков С. А., Нюшко Т. И., Гурьянов В. Б., Коротеев И. Г., Дегтерев А. В., Бурджуа Д. и др. Комплексная экспедиция на Курильские острова в 2008 г. (III этап) // Вестник ДВО РАН. 2009. № 2. С. 134-142.
3. Нюшко Т. И., Потемкин А. Д. Новые и малоизвестные для Сахалинской области печеночники (Marchantiophyta) с Курильских островов // Бот. журн. 2007а. Т. 92, № 12. С. 1939-1946.

##### **Статьи в отечественных журналах:**

4. Нюшко Т. И., Потемкин А. Д. Новые находки печеночников в Сахалинской области. 3. Курильские острова // Arctoa. 2007б. Т. 16. С. 201-202.
5. Bakalin V. A., Cherdantseva V. Ya., Ignatov M. S., Ignatova E. A., Nyushko T. I. Bryophyte flora of the South Kuril Islands (East Asia) // Arctoa. 2009а. Vol. 18. P. 69–114.

---

<sup>1</sup> Все публикации Т. И. Коротеевой вышли под фамилией Нюшко (Nyushko).

6. Nyushko T. I. New hepatic records from Sakhalin Province // *Arctoa*. 2008. Vol. 17. P. 230-231.

7. Nyushko T. I. New hepatic records from Sakhalin Province. 5. The Northern Kuril Islands // *Arctoa*. 2009. Vol. 18. P. 279-280.

**Статьи в сборниках:**

8. Ньюшко Т. И. Печеночники средних и северных Курильских островов: Симушир, Кетой, Расшуа, Шиашкотан, Онекотан // *Комаровские чтения*. Вып. 57. Владивосток, 2010. С. 164-182.

**Работы в материалах конференций:**

9. Ньюшко Т. И. К флоре печеночников и антоцеротовых государственного природного заказника «Остров Монерон» (Сахалинская область, Россия) // Тез. докл. I (XIX) Междунар. конф. молодых ученых «Природные катастрофы на Сахалине и Курильских островах», 15-21 июня 2006, Южно-Сахалинск. Южно-Сахалинск, 2006. С. 168-169.

10. Ньюшко Т. И. О флоре печеночников острова Шикотан (южные Курильские острова) // *Природные катастрофы: изучение, мониторинг, прогноз: Третья Сахалинская молодеж. науч. школа, Южно-Сахалинск, 3-6 июня, 2008 г.: сб. матер.* Южно-Сахалинск, 2009. С. 195-201.

11. Ньюшко Т. И. Печеночники термальных источников вулканов Курильских островов (Российский Дальний Восток) // *Географические и геоэкологические исследования на Дальнем Востоке: сб. науч. статей молодых ученых*. Вып. 6. Владивосток, 2010. С. 33-43.

12. Ньюшко Т. И., Потемкин А. Д. Печеночные мхи Сахалина и Курильских островов: современное состояние изученности // *Тр. междунар. сов. «Актуальные проблемы бриологии»*, посв. 90-летию со дня рожд. А. Л. Абрамовой. СПб, 22-25 ноября 2005. СПб, 2005. С. 135-142.

13. Ньюшко Т. И., Потемкин А. Д. К флоре печеночников и антоцеротовых Сахалина и Курильских островов // *Материалы I (IX) Междунар. конф. мол. ботаников в Санкт-Петербурге (21-26 мая 2006 г.)*. СПб, 2006. С. 330.