

УДК 582.33

doi: 10.25221/kl.65.2

## ФЛОРА ПЕЧЕНОЧНИКОВ (HEPATICAЕ) ПРИРОДНОГО ПАРКА «НАЛЫЧЕВО» (ПОЛУОСТРОВ КАМЧАТКА)

В.А. Бакалин, К.Г. Климова

*Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток, Россия*

Составлен аннотированный список печеночников природного парка «Налычево», включающий 84 вида и 2 разновидности, из которых 33 вида приводятся для территории парка впервые. Каждый таксон аннотирован сведениями об экологических условиях произрастания, высотном диапазоне распространения в парке, данными о сопутствующих видах и перечнем изученных образцов. *Solenostoma rossicum*, *Cordaea flotoviana*, *Marsupella apertifolia* и *Riccardia decrescens* приводятся впервые для Камчатки, при этом последние два – новинки для флоры России. Флора печеночников природного парка значительно отличается от ряда других, хорошо изученных, локальных гепатикофлор Камчатки. Ее специфичность обусловлена присутствием ряда видов связанных с термопроявлениями, пирокластикой, щелочными болотами переходного типа, развитыми поверх травертиновых щитов, а также мягким океаническим климатом. Флора парка содержит ряд редких, как на Камчатке, так и в Азии в целом, видов, а потому вклад этой особо охраняемой природной территории в сохранение таксономического разнообразия печеночников российского Дальнего Востока весьма высок.

**Ключевые слова:** печеночники, Hepaticae, флора, Камчатка, природный парк «Налычево», редкие виды, охрана

## LIVERWORT FLORA OF NATURE PARK “NALYCHEVO” (KAMCHATKA PENINSULA)

V.A. Bakalin, K.G. Klimova

*Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok, Russia*

The liverwort checklist of the Nature Park “Nalychevo” is compiled. It counts 84 species and 2 varieties, including 33 taxa recorded for studied area for the first time. Each species is annotated with the data on ecological habitat, altitudinal diapason, accompanying taxa and list of vouchers. *Solenostoma rossicum*, *Cordaea flotoviana*, *Marsupella apertifolia* and *Riccardia decrescens* are newly reported for Kamchatka, with the latter two are new for Russia too. The high specificity of the liverwort flora in the park (in comparison with other hepatic local floras in Kamchatka Peninsula) is caused by the occurrence of taxa associated with the evidences of hydrothermal activity, pyroclastic substrata, basic

mires developed over travertine deposits as well as with mild oceanic climate. The flora houses a number of rare (both in Kamchatka and Russia) taxa that implies the great importance of the protection of this territory for the conservation of liverwort taxonomic diversity in the Russian Far East.

**Key words:** liverworts, Hepaticae, flora, Kamchatka, Nature Park «Nalychevo», rare taxa, conservation

---

## ВВЕДЕНИЕ

Природный парк «Налычево» расположен на юго-восточном побережье полуострова Камчатка, охватывая весь водосборный бассейн р. Налычева, впадающей в Авачинский залив Тихого океана, вулканы Авачинской и Дзензур-Жупановской групп и верхнее течение р. Пиначева (Чернягина, Якубов, 2001a). Учрежденный как особо охраняемая природная территория регионального значения (Постановление главы администрации Камчатской области от 18.08.1995 № 194), уже в следующем году парк вошел в список Всемирного природного и культурного наследия UNESCO. В 2010 году природный парк «Налычево» был передан в ведение дирекции природного парка «Вулканы Камчатки».

Территория парка относительно хорошо доступна и привлекала внимание ботаников на протяжении последних полутора столетий. Первые попытки его ботанического изучения были предприняты еще в конце 18 века (Якубов, Чернягина, 2001b). При этом основное внимание уделялось изучению флоры сосудистых растений, тогда как сведения о криптогамной биоте до настоящего времени практически отсутствовали. Последнее касается и печеночников. Так, к 2001 году для парка «Налычево» было известно лишь 4 вида, собранных на юго-восточном склоне вулкана Авачинская Сопка (Благодатских, Дуда, 2001). В результате кратковременного исследования, проведенного В.А. Бакалиным на территории парка в 2001 году, флора печеночников пополнилась еще 42 видами (Bakalin, 2003; Bakalin et al, 2011). Разумеется, четыре десятка видов явно не исчерпывают таксономическое разнообразие этой богатой в ландшафтном отношении территории. С целью сбора новой информации в 2015 году В.А. Бакалиным, при участии О.А. Чернягиной (КФ ТИГ ДВО РАН) и О.Ю. Писаренко (ЦСБС СО РАН) было проведено повторное обследование гепатикофлоры парка. С привлечением материалов собранных в 2015 году, было описано два новых для науки вида (Bakalin & Klimova, 2016a, b). Результаты ра-

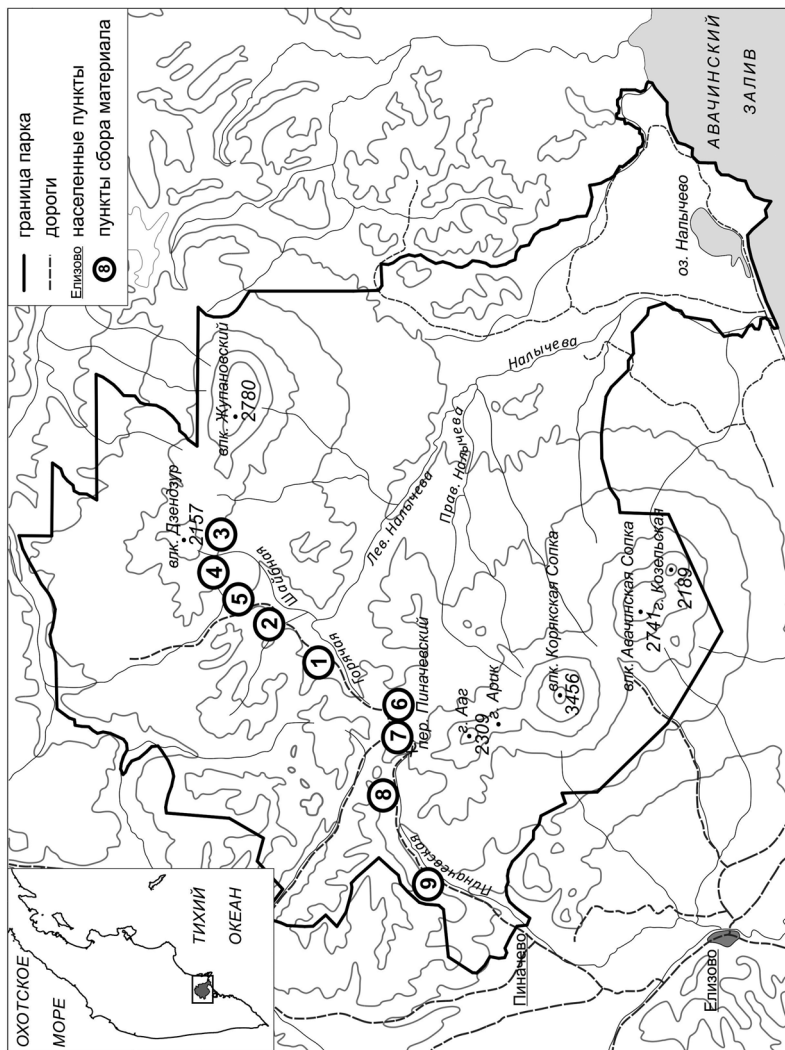
боты, обобщенные с уже имевшимися указаниями, легли в основу настоящей статьи, целью которой является представление современных данных о таксономическом составе и особенностях гепатикофлоры природного парка «Налычево».

### **Физико-географическая характеристика района исследования**

Природный парк "Налычево" (Рис. 1) находится в границах Елизовского административного района Камчатского края, представляя собой фигуру неправильной формы в пределах  $53^{\circ}09' - 53^{\circ}43'$  с. ш. и  $158^{\circ}25' - 159^{\circ}28'$  в. д. и занимающий площадь 286025 га. Абсолютные высоты на территории парка варьируют от уровня моря до 3456 м над ур. м.

Налычевский вулканический центр, большая часть которого находится на территории парка, замыкает с юго-запада Восточный вулканический пояс Камчатки и формирует горное обрамление бассейна реки Налычева. Высочайшими вершинами, ограничивающими парк, являются действующие вулканы: Авачинская Сопка (2751 м над ур. м.), Корякский (3456 м), Жупановская Сопка (2958 м), разрушенный вулкан Дзензур (2157 м), а также потухшие вулканы Козельский (2179 м), Арик (2166 м) и Ааг (2310 м). Долина реки Налычева, простирающаяся в субширотном направлении и разделяющая территорию парка на две приблизительно равные части, относится к одноименной структурной депрессии, имеет сложное геологическое строение и богатую историю вулкано-магматической и гидротермальной деятельности (Масуренков, 1991, цит. по: Якубов, Чернягина, 2001а).

Вулканическая деятельность и экзогенные процессы играли определяющую роль в формировании рельефа Авачинской группы вулканов. Практически все элементы рельефа, как экзогенные, так и эндогенные, образовались в верхнем плейстоцене и голоцене, в то время как более древние образования оказались погребенными под молодыми толщами или разрушенными. При этом аккумулятивные и денудационные процессы привели к широкому развитию экзогенных форм рельефа и отложений, занимающих площади, сопоставимые с площадями вулканогенных образований (История..., 1974). В четвертичный период были созданы крупные стратовулканы Авачинский, Корякский, Козельский, шлаковые и лавовые конусы подножия Корякского вулкана и экструзивные купола в центре вулканической группы. Преобладающими породами, слагающими вулканы, являются андезиты и андезито-ба-



**Рис. 1.** Карта природного парка "Налыччево" с указаниями основных пунктов сбора печеночников [Nature park 'Nalychchevo' with the major points of collection of liverworts].

зальты, реже (Козельский) преимущественно базальты. Для Авачинской группы в целом характерно ярусное строение рельефа с двумя четко выраженными ярусами: верхний – конусы вулканов и нижний – область аккумулятивных равнин и их подножий (История..., 1974).

История формирования Дзедзур-Жупановской группы вулканов во второй половине плейстоцена и голоцене практически не

отличалась от эволюции Авачинской группы вулканов. В среднем-начале верхнего плейстоцена, во время мощной вспышки кислого вулканизма, возник сложенный андезитодацитами и андезитами вулкан Дзензур, к настоящему моменту практически разрушенный. История формирования этого вулкана сходна с таковой вулканов Арик и Ааг Авачинской группы. Концу верхнего плейстоцена и голоцену свойственен андезитобазальтовый вулканизм, сформировавший современные постройки вулканического Жупановского хребта (наивысшая точка – вулкан Жупановский).

Верхнеплейстоценовое оледенение явилось одним из важнейших рельефообразующих факторов на территории этой группы вулканов. Закрыв огромные площади подножий, ледники, по сути, прекратили деятельность других экзогенных процессов, уничтожив имевшуюся гидросеть, которая в начале голоцена была создана заново. Ледниками было снесено и законсервировано колоссальное количество обломочного материала, сформировавшего после деградации оледенения обширные пространства занятые холмисто-котловинным рельефом. Современные ледники имеются на северных склонах Корякского, Козельского и Авачинского вулканов (История..., 1974).

Большая часть территории «Налычево» сложена четвертичными андезитами, базальтами и их туфами (Авачинская группа вулканов, Дзензур-Жупановский вулканический хребет), реже проявляются породы верхнего миоцена и плиоцена (андезиты, дациты, игнимбриты, их туфы и туфогенные песчаники). Восточная низкогорная часть парка от вулкана Жупановская Сопка до побережья сложена, в основном, породами мелового возраста – андезитовыми и базальтовыми порфиритами, туфами, кремнистыми сланцами (Геология СССР..., 1964).

Особенностью природной среды парка является большое количество термальных и холодных минеральных источников. Большая их часть (несколько сотен) сосредоточена на площади около 40 км<sup>2</sup>. Термальные источники имеют на выходе температуру от 14.0 до 75.5°C и обладают суммарным дебитом до 200 литров в секунду (Апрелков, Харченко, 1966, цит. по: Якубов, Чернягина, 2001а). Существование термальных источников (в том числе в исторической ретроспективе) привело к формированию большого количества травертиновых конусов (частью поддерживающихся гидротермальной деятельностью, частью разрушающихся), т.е. субстрата с ярко выраженной щелочной реакцией водной вытяжки.

Территория парка, согласно климатическому районированию Камчатки, располагается на стыке двух климатических районов: юго-восточного побережья и горно-вулканического (Кондратюк, 1974). Климат первого района характеризуется как морской влажный с умеренно холодной и снежной зимой и умеренно теплым и влажным летом. Годовая сумма осадков 1000–1500 мм, высота снежного покрова 1.5–2 м, в низинах и долинах более 3 м. Сложный рельеф района, в сочетании с другими природными факторами является причиной климатических контрастов. Для долины р. Налычева характерна бóльшая континентальность климата, меньшее количество осадков, более теплое лето и более холодная и менее ветреная зима, чем на большей протяженности климатического района юго-восточного побережья. Авачинская группа вулканов и Жупановский хребет защищают долину от резких северо-восточных и юго-западных ветров (Кондратюк, 1974).

Климат горно-вулканического района неоднороден: на восточных склонах Авачинской и Жупановской вулканических групп он более мягок, в то время как на западных склонах характеризуется значительной континентальностью. Для района в целом характерно выпадение половины годовой суммы осадков в зимний период. При этом на восточных склонах и в прилегающих к ним районах, выпадает 1000–1500 мм осадков за год, на западных – около 400 мм. Высота снежного покрова на восточных склонах достигает 2 м и более. На вулканических плато она изменяется от 0.7 до 2.0 м. В течение всего года на восточных склонах господствует пасмурная, дождливая и ветреная погода, обусловленная влиянием циркуляционных процессов, проходящих над Беренговым морем. Вдали от восточных склонов на вулканических плато климат более суровый: зима холоднее на 5–10°C, а лето теплее. Летом нередко бывают ливневые дожди и грозы (Кондратюк, 1974). Средняя годовая температура на побережье составляет 0.7°C, закономерно понижаясь вглубь парка.

### **Растительный покров**

Растительный покров парка формировался под постоянным воздействием активно протекающих вулканических процессов, имеющих место на протяжении всего плейстоцена и голоцена. Вторым фактором, оказавшим драматическое влияние на характер современной флоры, были верхнеплейстоценовые оледенения, которые вкуче с общим похолоданием почти полностью уничто-



жили термофильные элементы. Различные проявления вулканизма и соответствующие стадии восстановления растительного покрова (на протяжении всего высотного пояса, от горных тундр до берега океана) наблюдаются здесь и в настоящее время (Якубов, Чернягина, 2001а).

Наиболее низкие гипсометрические отметки парка расположены на побережье. Их занимают приморские луга, сообщества галофитов, а также тундроподобные группировки, формирование которых обусловлено суровым ветровым режимом. В поймах крупных рек развиты тополевики, чозениевые и ивовые долинные леса, поднимающиеся до высот около 200 м над ур. м. Выше, а нередко и в смеси с пойменными лесами, развиты луга из *Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim., *Senecio cannabifolius* Less., *Heracleum lanatum* Michx., *Cacalia hastata* L. и др., поднимающиеся до 1000 м над ур. м. (на верхнем пределе распространения, представленные уже карликовыми формами перечисленных видов).

Всхолмленная равнина и участки низкогорного рельефа покрыты разреженными или достаточно сомкнутыми каменноберезняками (*Betula ermanii* Cham.) разнотравными и кустарниковыми. В разнотравных каменноберезняках в подлеске обычны *Sorbus sambucifolia* (Cham. & Schltdl.) M. Roem., *Lonicera chamissoi* Bunge ex P. Kir., *L. caerulea* L., *Rosa amblyotis* C.A. Mey., *Spiraea beauverdiana* Schneid, в травяном ярусе – *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Link. s.l., *Artemisia opulenta* Pamp., *Cirsium kamtschaticum* Ledeb., *Thalictrum minus* L., *Geranium erianthum* DC., *Maianthemum dilatatum* (Wood), *Trientalis europaea* subsp. *arctica* (Fisch. ex Hook.) Hultén и др. Для сообществ кустарниковых каменноберезняков характерен развитый подлесок из крупных субальпийских кустарников и стлаников, таких как *Pinus pumila* (Pall.) Regel, *Alnus fruticosa* Pall., *Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem. *Pinus pumila* также формирует монодоминантные сообщества на ветровых хорошо дренируемых склонах. Каменноберезняки доминируют до 600–700 м над ур. м., где постепенно начинают сменяться кедровостланиками, хотя местами проникают до отметок 1000 м над ур. м. и более по защищенным от преобладающих ветров долинам. Кедровостланики и сообщества ольхового стланика доминируют на высотах 600–1000 м над ур. м., выше этого уровня встречаются отдельные куртины или более протяженные группировки в местах, защищенных от ветра. Отдельные кусты кедрового стланика встречаются до высот 1500 м над ур. м. Выше

900–1100 м над ур. м. начинают доминировать горные тундры разного состава (кустарничковые, мохово-кустарничковые, кустарничково-лишайниковые, каменистые моховые и др.), для которых характерны *Vaccinium uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L. s.l., *Empetrum nigrum* L. s.l., *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab., *Dryas punctata* Juz., *Diapensia obovata* (Fr. Schmidt) Nakai, *Rhododendron aureum* Georgi и др. Альпийские луга как поясное явление не выражены, хотя нередко занимают достаточные по протяженности пространства в ложбинах с поздно истаивающим снегом и около снежников-перелетков. Выше 1400–1500 м над ур. м. растительность теряет сомкнутый характер и представлена отдельными куртинами, образованными сосудистыми растениями, мохообразными и лишайниками.

К редким типам растительности относятся белоберезовые леса (*Betula platyphylla* Sukacz.), произрастающие по террасам р. Налычева и ее притоков, растительность минеральных и термальных источников, пепловых и шлаковых полей, лавовых потоков.

## **МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

Основой для настоящей работы послужили материалы, собранные первым автором в ходе экспедиций в 2001 и в 2015 гг. В общей сложности было собрано и обработано более 500 образцов печеночников. Определение коллекции 2001 г. было выполнено на сухом материале, в то время как растения из коллекции собранной в 2015 году были изучены в живом состоянии, когда в клетках листьев сохранялись масляные тельца, что позволило в итоге уточнить статус некоторых таксонов. Основные пункты сбора печеночников приведены в таблице 1.

## **СПИСОК ВИДОВ**

Ниже приводится список печеночников природного парка «Налычево». Виды в списке расположены в алфавитном порядке. Номенклатура и понимание родов соответствует принятым в сводке «Распространение мохообразных на российском Дальнем Востоке. Часть 1. Печеночники» (Bakalin, 2010), с некоторыми изменениями и дополнениями (Söderström et al., 2016; Mamontov et al., 2015; Bakalin & Klimova 2016a, 2016b, Long et al., 2016 и др.). Для каждого вида указываются: 1) пункты сбора (в соответствии с табл. 1), которым предшествует символ L (locality) и высотный предел распространения вида на изученной территории в метрах над



**Таблица 1.** Основные пункты сбора печеночников в природном парке «Налычево» (номера соответствуют рис. 1) [the major points of collection of liverworts in the Nature park 'Nalychevo' (numbers corresponds to those in Fig. 1)].

№	Описание	Координаты	Высота, м над ур. м.	Дата сборов
1	Центральная Налычевская долина, Налычевское проявление термальных вод	53°30'N – 158°45-46'E	370–390	15.VIII.2015
2	Таловские термоминеральные источники	53°33'N – 158°49'E	390–490	10. VIII.2001, 15. VIII.2015
3	Вулкан Дзензур, склон юго-восточной экспозиции, окрестности фумарол и грязевого котла	53°37'N – 158°56'E	1360	16. VIII.2015
4	Верхнее течение р. Таловая	53°34'N – 158°54'E	640–800	16. VIII.2015
5	Краеведческие термоминеральные источники	53°34'N – 158°50'E	400–460	10. VIII.2001, 17. VIII.2015
6	Верхнее течение р. Горячая	53°26'N – 158°39-41'E	550–900	11. VIII.2001, 18. VIII.2015
7	Перевал Пиначевский	53°26'N – 158°38'E	1000–1280	8. VIII.2001, 18. VIII.2015
8	Верхнее течение р. Пиначева	53°26'N – 158°39'E	400–900	8,11,12. VIII.2001, 19. VIII.2015
9	Среднее течение р. Пиначева	53°24'N – 158°26'E	230–250	12.VIII.2001, 19. VIII.2015

ур. м.; 2) экологические условия произрастания и сопутствующие таксоны (если имеются); 3) номера изученных образцов. Виды, указанные для территории парка впервые, отмечены звездочкой. Литературные источники, в которых вид упоминается для территории парка, приводятся в конце описания.

*Aneura pinguis* (L.) Dumort. – L2, 3, 7, 8, 10. 370–1280 м над ур. м. Берега ручьев в заболоченных луговинах; мочажины среди гипновых кочек на эвтрофном болоте развитом поверх травертиновых отложений, среди мхов на плоских термальных болотах (t субстр. ~15–30°C); влажные травертиновые конуса, в том числе под пологом трав; переувлажненные скалы и их расщелины. В чистых куртинках или в смеси с *Calypogeia neo-gaega*, *Mesoptychia rutheana*, *Nardia geoscyphus*, *Odontoschisma macounii*,

*Pellia neesiana*, *Riccardia chamaedryfolia*, *Trilophozia quinquedentata*. K-58-1-15, K-58-8-15, K-58-10-15, K-59-1-15, K-63-1-15, K-63-5-15, K-66-1-15, K-66-16a-15, 57-3-01-VB (Bakalin, 2003).

***Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trevis.** – L3, 4, 6. 800–1360 м над ур. м. Мокрые скалы, влажная глина вдоль водотоков, в том числе нивальных и с большим содержанием серы. В чистых куртинках или в смеси с *Lophozia savicziae*, *Nardia breidleri*, *N. japonica*, *Pleurocladula albescens*, *Pseudolophozia sudetica*, *Scapania subalpina*, *Solenostoma rossicum*, *S. sphaerocarpum*. K-60-1-15, K-60-3-15, K-60-4-15, K-61-5-15, 65-10-01-VB, 65-14-01-VB. (Bakalin, 2003).

**\**Barbilophozia hatcheri* (Evans) Loeske** – L7. 1280 м над ур. м. Расщелина скалы в альпийском поясе. В чистых куртинках. K-66-11-15.

**\**Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dumort. var. *brevirete*** Bryhn et Kaal. – L7. 1280 м над ур. м. Скалы северной экспозиции в альпийском поясе. В смеси с *Frullania subarctica*, *Radula prolifera*. K-66-2-15, K-66-3-15, K-66-13-15.

***Calycularia laxa* Lindb. et Arnell.** – L4. 640 м над ур. м. Ниша в туфовой скале вдоль берега реки. В смеси с *Diplophyllum taxifolium*, *Trilophozia quinquedentata*. K-62-1-15 (Благодатских, Дуда, 2001)

***Calypogeia muelleriana* (Schiffn.) Müll. Frib.** – L 8. 850 м над ур. м. Берег ручья в разреженном высокоотравном каменноберезняке. В смеси с *Cephalozia bicuspidata*, *Marchantia alpestris*, *Pellia neesiana*, *Scapania paludosa*. 59-4-01-VB, 59-8-01-VB (Bakalin, 2003)

***C. neogaea* (R.M. Schust.) Bakalin** – L1, 5, 6. 390–550 м над ур. м. Хвощево-печеночниковое болото на подтоке термальных вод (t субстр. ~35–40°C), микроповышения; переувлажненные травертиновые обнажения на подтоке мышьяковистых термальных вод; мочажины на плоских болотах в долинах ручьев, в том числе термальных (t субстр. ~15–30°C). В чистых куртинках или в смеси с *Aneura pinguis*, *Cephaloziella divaricata*, *Pellia neesiana*, *Scapania irrigua*. K-57-2-15, K-57-5-15, K-63-1-15, K-63-3-15, K-63-4-15, K-64-8-15 (Bakalin et al., 2011).

***Cephalozia bicuspidata* (L.) Dumort.** – L1, 3, 6, 7, 8. 390–1360 м над ур. м. Камни в истоках ручьев в кустарничковой, каменной лишайниковой и моховой тундрах; переувлажненные травертиновые обнажения на подтоке мышьяковистых термальных вод; влажная глина вдоль нивальных ручьев, в том числе с большим содержанием серы. В смеси с *Calypogeia muelleriana*, *Conocephalum salebrosum*, *Gymnomitrium brevissimum*, *Harpanthus flotovianus*, *Lophozia savicziae*, *L. ventricosa*, *L. wenzelii*, *Nardia japonica*, *Pellia neesiana*, *Pleurocladula albescens*, *Pseudolophozia debiliformis*, *P. sudetica*, *Scapania curta*, *S. irrigua*, *S. obcordata*, *S. paludosa*, *S. undulata*, *Solenostoma sphaerocarpum*, *S. subellipticum*. K-57-1-15, K-60-11-15, K-60-13-15, 59-1-01-VB, 59-4-01-VB, 59-8-01-VB, 59-12-01-VB, 60-1-01-VB, 60-3-01-VB, 60-5-01-VB, 60-8-01-VB, 60-9-01-VB, 60-10-01-VB, 65-15-01-VB, 65-17-01-VB, 65-20-01-VB (Bakalin, 2003).

**\**Cephaloziella divaricata* (Sm.) Schiffn.** – L1. 390 м над ур. м. Переувлажненный травертиновый конус, увлажняемый мышьяковистыми тер-

мальными водами. В чистых куртинках или в смеси с *Calypogeia neogaea*. К-57-4-15, К-57-5-15, К-57-6-15, К-57-7-15, К-57-8a-15, К-57-8b-15.

***C. rubella* (Nees) Warnst.** – L8. 400 м над ур. м. Заросли *Pinus pumila*, на лежащей крупной ветви. В смеси с *Lophozia longidens*, *Ptilidium pulcherrimum*. 66-2-01-VB (Bakalin, 2003).

\****C. varians* (Gottsche) Steph.** – L3. 1360 м над ур. м. Влажная глина вдоль нивального ручья в кустарничковой тундре. В чистых куртинках. К-60-27-15.

***Chiloscyphus polyanthos* (L.) Corda** – L8. 600 м над ур. м. Берег ручья в разреженном высокотравном каменноберезняке. В смеси с *Cephalozia bicuspidata*, *Marchantia alpestris*, *Pellia neesiana*, *Scapania irrigua*, *S. paludosa*. 58-3-01-VB, 58-4-01-VB. (Bakalin, 2003).

***Conocephalum salebrosum* Szweik., Buczk. & Odrzyk.** – L1, 7, 8. 370–1000 м над ур. м. Берег ручья в разреженном высокотравном каменноберезняке; камни в истоке ручья в каменистой лишайниковой тундре. В смеси с *Cephalozia bicuspidata*, *Chiloscyphus polyanthus*, *Marchantia alpestris*, *Pellia neesiana*. 58-4-01-VB, 60-9-01-VB, К-58-16-15 (Bakalin, 2003).

\****Cordaea flotoviana* Nees** – L1, 6. 370–550. Эвтрофное болото на травянистых отложениях, мочажины между гипновыми кочками; плоское мезотрофное болото в долине ручья. В смеси с *Mesoptychia rutheana*, *Riccardia decrescens*, *Scapania irrigua*. К-58-3-15, К-58-6-15, К-58-12-15, К-58-13-15, К-58-14-15, К-58-15-15, К-58-18-15, К-64-4-15 К-64-5-15, К-64-7-15.

\****Cryptocolea imbricata* R.M. Schust.** – L7. 1280 м над ур. м. Влажные расщелины в скалах северной экспозиции в альпийском поясе. В чистых куртинках или в смеси с *Diplophyllum albicans*, *Frullania subarctica*, *Radula prolifera*, *Trilophozia quinquedentata*. К-66-4-15, К-66-5-15, К-66-5a-15, К-66-8-15, К-66-14-15, К-66-17-15.

\****Diplophyllum albicans* (L.) Dumort.** – L7. 1280 м над ур. м. Влажные скалы северной экспозиции в альпийском поясе. В смеси с *Cryptocolea imbricata*, *Radula prolifera*. К-66-8-15.

***D. taxifolium* (Wahlenb.) Dumort** – L3, 4, 8. 640–1360 м над ур. м. Камни, ниши в туфовых скалах, влажная глина по берегам рек и ручьев. В чистых куртинках или в смеси с *Calycularia laxa*, *Nardia geoscyphus*, *N. geoscyphus* var. *bifida*, *N. lescurii*, *Pleurocladula albescens*, *Schistochilopsis opacifolia*, *Trilophozia quinquedentata*. К-60-29-15, К-61-7-15, К-61-8-15, К-62-1-15, 59-5-01-VB (Благодатских, Дуда, 2001; Bakalin, 2003).

\****Douinia plicata* (Lindb.) Konstant. & Vilnet.** – L7. 1280 м над ур. м. Расщелина в скале в альпийском поясе. В чистых куртинках. К-66-12-15.

\****Endogemma caespiticia* (Lindenb.) Konstant., Vilnet & A.V. Troitsky** – L3. 1360 м над ур. м. Влажная глина вдоль нивального ручья с большим содержанием серы. В чистых куртинках. К-60-15-15.

***Frullania bolanderi* Austin** – L9. 230–250 м над ур. м. Кора *Alnus hirsuta* Turcz. ex Rupr. в пойменных лесах. В чистых куртинках. К-68-1-15, 67-1-

01-VB (Bakalin, 2003).

\****F. subarctica* Vilnet, Borovich., Bakalin** – L7. 1280 м над ур. м. Влажные скалы северной экспозиции в альпийском поясе. В чистых куртинках или в смеси с *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Cryptocolea imbricata*. К-66-3-15, К-66-4-15, К-66-5-15, К-66-5а-15, К-66-6-15.

\****Fuscocephaloziopsis pleniceps* (Austin) Váňa & L. Söderstr.** – L7. 1280 м над ур. м. Поверх сфагновых подушек в расщелине скалы в альпийском поясе. В чистых куртинках. К-66-9-15.

\****Gymnocolea inflata* (Huds.) Dumort.** – L3. 1360 м над ур. м. Влажная глина вдоль ручьев, в том числе нивальных и с большим содержанием серы. В чистых куртинках или в смеси с *Nardia breidleri*, *Solenostoma rossicum*. К-60-2-15, К-60-8-15, К-60-9-15, К-60-14-15, К-60-22-15.

\****Gymnomitrium alpinum* (Gottsche ex Husn.) Schiffn.** – L3. 1360 м над ур. м. Влажная глина вдоль нивального ручья с большим содержанием серы. В чистых куртинках. К-60-5-15.

\****G. brevissimum* (Dumort.) Warnst.** – L6. 1300 м над ур. м. Камни в истоке ручья в каменистой моховой тундре. В смеси с *Cephalozia bicuspidata*, *Lophozia savicziae*, *Nardia japonica*, *Scapania obcordata*, *Solenostoma sphaerocarpum*, *S. subellipticum*. 65-17-01-VB.

***Harpanthus flotovianus* (Nees) Nees** – L6, 7. 900–1000 м над ур. м. Камни в истоках ручьев в каменистой лишайниковой и моховой тундрах. В чистых куртинках или в смеси с *Cephalozia bicuspidata*, *Scapania paludosa*, *Solenostoma subellipticum*. 60-1-01-VB, 60-5-01-VB, 60-7-01-VB, 60-10-01-VB, 65-8-01-VB (Bakalin, 2003).

\****Hygrobiella intermedia* Bakalin & Vilnet** – L6, 8. 900 м над ур. м. Влажные камни около ручья. В чистых куртинках или в смеси с *Jungermannia pumila*, *Solenostoma subellipticum*. 65-12-01-VB, К-67-10-15. Указание *Hygrobiella laxifolia* (Hook.) Spruce (Bakalin, 2003) относится к *H. intermedia*.

***Isopaches bicrenatus* (Schmid. ex Hoffm.) H. Buch** – L6. 900 м над ур. м. Камни в истоке временного водотока в каменистой моховой тундре. В смеси с *Marchantia alpestris*, *Nardia japonica*, *Pleurocladula albescens*. (Bakalin, 2003).

***Jungermannia atrovirens* Dumort.** – L6. 900 м над ур. м. Камни в истоке ручья в каменистой моховой тундре. В смеси с *Pseudolophozia sudetica*, *Nardia japonica*, *Solenostoma subellipticum*. 65-6-01-VB. (Bakalin, 2003).

***J. eucordifolia* Schljakov** – L6, 7, 8. 850–1000 м над ур. м. Камни в истоках и вдоль берегов ручьев в кустарничковой, каменистых моховой и лишайниковой тундрах. В чистых куртинках или в смеси с *Lophozia sudetica*, *Marchantia alpestris*, *Nardia japonica*, *Pellia neesiana*, *Pleurocladula albescens*, *Scapania paludosa*, *S. undulata*, *Schistochilopsis opacifolia*, *Solenostoma subellipticum*. 59-11-01-VB, 60-2-01-VB, 65-5-01-VB, 65-7-01-VB, 65-13-01-VB, 65-17а-01-VB. (Bakalin, 2003).

\****J. exsertifolia* Steph.** – L5, 6. 460–550 м над ур. м. Влажный камень около

ручья в зарослях *Filipendula camtschatica*. В чистых куртинках. К-63-8-15, К-64-2-15.

***J. pumila* With.** – L6, 8. 850–900. Камни в истоках ручьев в кустарничковой и каменистой моховой тундрах. В смеси с *Hygrobiella laxifolia*, *Solenostoma subellipticum*, *Scapania paludosa*. 59-6-01-VB, 65-12-01-VB. (Bakalin, 2003).

***Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dumort.** – L8. 450 м над ур. м. Берег ручья на осоково-мохово-кустарничковой заболоченной луговине. В чистых куртинках. 57-4-01-VB (Bakalin, 2003).

***L. minor* Nees** – L8. 400–450 м над ур. м. Тропа в зарослях *Pinus pumila*; берег ручья на осоково-мохово-кустарничковой заболоченной луговине. В чистых куртинках. 57-1-01-VB, 66-3-01-VB (Bakalin, 2003).

***Lophozia guttulata* (Lindb. & Arnell) A. Evans** – L5. 550 м над ур. м. Гнилая древесина в каменноберезняке разнотравном. В чистых куртинках. 63а-1-01-VB (Bakalin, 2003).

***L. longiflora* (Nees) Schiffn.** – L6, 7. 900–1000. Камни в истоках ручьев в каменистых моховой и лишайниковой тундрах. В чистых куртинках или в смеси с *Pellia neesiana*, *Schistochilopsis incisa*. 60-4-01-VB, 65-3-01-VB (Bakalin, 2003).

\****L. murmanica* Kaal.** – L3. 1360 м над ур. м. Влажная глина вдоль нивального ручья с большим содержанием серы. В смеси с *Gymnocolea inflata*. К-60-14-15.

***L. savicziae* Schljak.** – L3, 4, 6. 800–1360 м над ур. м. Камни в истоках ручьев в каменистых моховой и лишайниковой тундрах; расщелины среди камней курума; влажный мелкозем по берегу реки. В смеси с *Anthelia juratzkana*, *Cephalozia bicuspidata*, *Gymnomitrium brevissimum*, *Nardia japonica*, *Pleurocladula albescens*, *Solenostoma sphaerocarpum*, *S. subellipticum*, *Pseudolophozia sudetica*, *Scapania obcordata*. К-60-28-15, К-61-3-15, 60-3-01-VB, 65-14-01-VB, 65-17-01-VB (Bakalin, 2003).

***L. ventricosa* (Dicks.) Dumort.** – L8. 850 м над ур. м. Камни в истоке ручья в кустарничковой тундре. В смеси с *Pellia neesiana*, *Schistochilopsis incisa*. 59-1-01-VB (Bakalin, 2003).

***L. wenzelii* (Nees) Steph.** – L3, 6. 900–1360 м над ур. м. Влажная глина по берегу нивального ручья с большим содержанием серы; камни в истоке ручья в каменистой моховой тундре. В чистых куртинках или в смеси с *Cephalozia bicuspidata*, *Pleurocladula albescens*, *Pseudolophozia debiliformis*. К-60-18-15, 65-20-01-VB (Bakalin, 2003).

***Lophozia longidens* (Lindb.) Konstant. & Vilnet** – L2, 8. 400–490 м над ур. м. Гнилая древесина в каменноберезняке разнотравном; лежащие стволы в зарослях *Pinus pumila*. В чистых куртинках или в смеси с *Cephalozia rubella*, *Ptilidium pulcherrimum*. 61-1-01-VB, 66-2-01-VB (Bakalin, 2003).

***Marchantia alpestris* (Nees) Burgeff** – L3, 4, 6. 800–1360 м над ур. м. Камни в истоках ручьев в кустарничковой и каменистой моховой тундрах; берег ручья в разреженном высокотравном каменноберезняке. В чистых

куртинках или в смеси с *Calypogeia muelleriana*, *Chiloscyphus polyanthus*, *Conocephalum salebrosum*, *Isopaches bicrenatus*, *Jungermannia eucordifolia*, *Marchantia alpestris*, *Nardia japonica*, *Pellia neesiana*, *Pleurocladula albescens*, *Scapania paludosa*, *S. undulata*, *Solenostoma subellipticum*. 58-2-01-VB, 58-4-01-VB, 59-11-01-VB, 65-4-01-VB, 65-5-01-VB (Bakalin, 2003).

***M. latifolia* Gray.** – L8. 450 м над ур. м. Берег ручья в осоково-мохово-кустарничковой заболоченной луговине. В чистых куртинках. 57-2-01-VB (Bakalin, 2003).

\****M. quadrata* Scop.** (= *Preissia quadrata* (Scop.) Nees) – L4, 7. 640–1280 м над ур. м. Влажная расщелина в скале в субальпийском поясе; ниша в туфовой скале вдоль берега реки. В чистых куртинках или в смеси с *Sauretia alpina*. К-62-2-15, К-66-15-15.

\****Marsupella apertifolia* Steph.** – L3. 1360 м над ур. м. На влажной глине вдоль нивального ручья; на почве с большим содержанием серы. В чистых куртинках. К-60-7-15.

\****M. condensata* (Ångstr. ex C. Hartm.) Lindb. ex Kaal.** – L3. 1360 м над ур. м. Расщелины среди камней курума. В чистых куртинках. К-60-30-15.

\****M. funckii* (F. Weber et Mohr) Dumort.** – L8. 900 м над ур. м. Песок у временного водотока. В чистых куртинках. К-67-2-15.

\****M. tubulosa* Steph.** – L7. 1280 м над ур. м. Влажные скалы северной экспозиции в альпийском поясе. В чистых куртинках. К-66-7-15.

\****Mesoptychia rutheana* (Limpr.) L. Söderstr. & Vaňa** – L1. 370 м над ур. м. Эвтрофное болото на травертиновых отложениях, мочажины между гипновыми кочками. В чистых куртинках или в смеси с *Aneura pinguis*, *Cordaea flotoviana*, *Riccardia chamaedryfolia*, *Scapania irrigua*. К-58-1-15, К-58-3-15, К-58-4-15, К-58-7-15, К-58-10-15, К-58-11-15, К-58-13-15, К-58-14-15.

***Nardia breidlerii* (Limpr.) Lindb.** – L3, 4, 6. 900–1360 м над ур. м. Камни в истоке ручья в каменистой моховой тундре; влажная глина по берегу нивального ручья с большим содержанием серы. В смеси с *Anthelia juratzkana*, *Gymnocolea inflata*, *Solenostoma rossicum*. К-60-1-15, К-60-3-15, К-60-8-15, К-60-9-15, К-60-10-15, К-60-17-15, К-61-1-15, К-61-2-15, 65-10-01-VB (Bakalin, 2003).

***N. geoscyphus* (De Not.) Lindb. – var. *geoscyphus*** – L4, 7, 8. 850–1280 м над ур. м. Камни в истоке ручья в каменистой моховой тундре; влажная глина по берегу реки; влажные скалы северной экспозиции в субальпийском поясе. В смеси с *Aneura pinguis*, *Diplophyllum taxifolium*, *Solenostoma pusillum*, *Trilophozia quinquedentata*. К-61-6-15, К-66-1-15, 59-5-01-VB (Bakalin, 2003).

\*– **var. *bifida* R.M. Schust.** – L4. 640–800 м над ур. м. Ниши в туфовых скалах и влажная глина по берегам рек. В чистых куртинках. К-61-8-15, К-62-6-15.

***N. japonica* Steph.** – L4, 6, 8. 850–1300 м над ур. м. Камни в истоках ручьев в кустарничковой и каменистой моховой тундрах; влажная почва и глина вдоль водотоков. В смеси с *Anthelia juratzkana*, *Cephalozia bicuspidata*,



*Diplophyllum taxifolium*, *Gymnomitrium brevissimum*, *Isopaches bicrenatus*, *Jungermannia atrovirens*, *J. eucordifolia*, *Lophozia savicziae*, *Marchantia alpestris*, *Nardia geoscyphus* var. *bifida*, *Pleurocladula albescens*, *Pseudolophozia sudetica*, *Scapania obcordata*, *S. paludosa*, *S. subalpina*, *Schistochilopsis incisa*, *S. opacifolia*, *Solenostoma sphaerocarpum*, *S. subellipticum*. 59-2-01-VB, 65-1-01-VB, 65-4-01-VB, 65-6-01-VB, 65-11-01-VB, 65-16-01-VB, 65-17-01-VB, 65-17a-01-VB, 65-18-01-VB, K-61-4-15, K-61-8-15, K-65-15 (Bakalin, 2003).

***N. pacifica* Bakalin** – L8. 900 м над ур. м. Влажный камень около ручья. В чистых куртинках или в смеси с *Pseudolophozia sudetica*, *Scapania subalpina*, *Schistochilopsis pacifica*. K-67-3-15, K-67-4-15, K-67-7-15, K-67-11-15 (Bakalin & Klimova, 2016a).

***Neoorthocaulis attenuatus* (Mart.) L. Söderstr., De Roo & Hedde.** – L8. 400 м над ур. м. Заросли *Pinus pumila*, на лежащем стволе. В чистых куртинках. 66-1-01-VB (Bakalin, 2003).

**\**Odontoschisma macounii* (Austin) Underw.** – L7. 1280 м над ур. м. Влажная расщелина в скале в альпийском поясе. В смеси с *Aneura pinguis*, *Schistochilopsis grandiretis*. K-66-16-15, K-66-16a-15.

***Pellia neesiana* (Gottsche) Limpr.** – L1, 5, 6, 7, 8. 390–1000 м над ур. м. Камни в истоках и по берегам ручьев в кустарничковой, каменистых лишайниковой и моховой тундрах; микроповышения на хвощево-печеночниковом болоте на подтоке термальных вод (t субстр. ~35–40°C); берега ручьев в разреженных высокотравных белоберезняках и каменноберезняках; переувлажненные травертиновые обнажения на подтоке мышьяковистых термальных вод. В смеси с *Aneura pinguis*, *Calypogeia muelleriana*, *C. neogaea*, *Cephalozia bicuspidata*, *Chiloscyphus polyanthus*, *Conocephalum salebrosum*, *Jungermannia eucordifolia*, *Lophozia longiflora*, *L. ventricosa*, *Marchantia alpestris*, *Peltolepis quadrata*, *Pseudolophozia sudetica*, *Scapania curta*, *S. cuspiduligera*, *S. paludosa*, *S. undulata*. K-57-3-15, K-63-1-15, K-63-2-15, 58-2-01-VB, 58-3-01-VB, 58-4-01-VB, 58-5-01-VB, 59-1-01-VB, 59-3a-01-VB, 59-36-01-VB, 59-4-01-VB, 60-4-01-VB, 63-1-01-VB, 65-2-01-VB, 65-5-01-VB, 65-23-01-VB (Bakalin, 2003).

**\**Peltolepis quadrata* (Saut.) Müll. Frib.** – L8. 850 м над ур. м. Камни в истоке ручья в кустарничковой тундре. В смеси с *Pellia neesiana*. 59-3a-01-VB.

***Pleurocladula albescens* (Hook.) Grolle** – L3, 4, 6, 8. 800–1360 м над ур. м. Камни в истоках и по берегам ручьев в кустарничковой и каменистой моховой тундрах; на влажных глинах и почве вдоль водотоков; расщелины среди камней курумов. В смеси с *Anthelia juratzkana*, *Cephalozia bicuspidata*, *Diplophyllum taxifolium*, *Isopaches bicrenatus*, *Jungermannia eucordifolia*, *Lophozia savicziae*, *L. wenzelii*, *Marchantia alpestris*, *Nardia geoscyphus* var. *bifida*, *N. japonica*, *Pseudolophozia debiliformis*, *P. sudetica*, *Scapania paludosa*, *Schistochilopsis opacifolia*. K-60-28-15, K-61-3-15, K-61-7-15, K-61-8-15, K-65-5-15, 59-12-01-VB, 65-4-01-VB, 65-15-01-VB, 65-17a-01-VB, 65-18-01-VB, 65-20-01-VB, 65-24-01-VB (Благодатских, Дуда, 2001; Bakalin, 2003).

***Pseudolophozia debiliformis* (R.M. Schust. & Damsh.) Konstant. & Vilnet** – L3, 6. 900–1360 м над ур. м. Камни в истоке ручья в кустарничковой тундре; влажная глина вдоль нивального ручья с большим содержанием



серы. В чистых куртинках или в смеси с *Cephalozia bicuspidata*, *Lophozia wenzelii*, *Pleurocladula albescens*. K-60-6-15, K-65-1-15, 65-20-01-VB (Bakalin, 2003).

***P. sudetica* (Nees ex Huebener) Konstant. & Vilnet** – L4, 6, 7, 8. 800–1000 м над ур. м. Влажные почва и глина по берегам водотоков, камни в истоках ручьев в кустарничковой, каменистых моховой и лишайниковой тундрах. В чистых куртинках или в смеси с *Anthelia juratzkana*, *Cephalozia bicuspidata*, *Jungermannia atrovirens*, *J. eucordifolia*, *Lophozia savicziae*, *L. ventricosa*, *Nardia japonica*, *N. pacifica*, *Pellia neesiana*, *Pleurocladula albescens*, *Scapania curta*, *S. irrigua*, *S. paludosa*, *S. undulata*, *Schistochilopsis opacifolia*, *Solenostoma subellipticum*, *S. sphaerocarpum*. K-67-8-15, K-67-11-15, 59-1-01-VB, 60-3-01-VB, 60-8-01-VB, K-61-3-15, K-61-5-15, K-65-5-15, 65-1-01-VB, 65-6-01-VB, 65-17a-01-VB, 65-18-01-VB, 65-24-01-VB, K-67-11-15 (Благодатских, Дуда, 2001; Bakalin, 2003).

***Ptilidium pulcherrimum* (Weber) Vain.** – L8. 400 м над ур. м. Заросли *Pinus pumila*, на стволе. В смеси с *Cephaloziella rubella*, *Lophozia longidens*. 66-2-01-VB (Bakalin, 2003).

\****Radula prolifera* Arnell** – L7. 1280 м над ур. м. Влажные расщелины в скалах северной экспозиции в альпийском поясе. В смеси с *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Cryptocolea imbricata*, *Diplophyllum albicans*, *Trilophozia quinquedentata*. K-66-2-15, K-66-8-15, K-66-14-15, K-66-17-15.

\****Riccardia chamaedryfolia* (With.) Grolle** – L1. 370 м над ур. м. Мочажины между гипновыми кочками на эвтрофном болоте развитом поверх травертиновых отложений. В смеси с *Aneura pinguis*, *Mesoptychia rutheana*. K-58-1-15, K-58-2-15, 58-4-15, K-58-7-15.

\****R. decrescens* (Steph.) S. Hatt.** – L6. 550 м над ур. м. Плоское мезотрофное болото в долине ручья. В чистых куртинках или в смеси с *Cordaea flotoviana*. K-64-6-15, K-64-4-15.

***Saccobasis polita* (Nees) H. Buch** – L8. 850. Камни в истоке ручья в кустарничковой тундре. В чистых куртинках. 59-7-01-VB (Bakalin, 2003).

\****Sauteria alpina* (Nees) Nees** – L4, 7. 640–1280 м над ур. м. Ниши в туфовой скале вдоль берега реки; влажная расщелина в скалах. В смеси с *Marchantia quadrata*. K-62-4-15, K-62-7-15, K-66-15-15.

***Scapania curta* (Mart.) Dumort.** – L8. 850 м над ур. м. Камни в истоке ручья в кустарничковой тундре. В смеси с *Cephalozia bicuspidata*, *Lophozia ventricosa*, *Pellia neesiana*, *Pseudolophozia sudetica*, *Scapania undulata*. 59-1-01-VB (Bakalin, 2003).

***S. cuspiduligera* (Nees) Müll. Frib.** – L8. 850 м над ур. м. Камни в истоке ручья в кустарничковой тундре. В смеси с *Pellia neesiana*. 59-36-01-VB (Bakalin, 2003).

***S. irrigua* (Nees) Nees** – L1, 5, 6, 7, 8. 370–1360 м над ур. м. Камни в истоке ручья в кустарничковой тундре; минеральная почва в мочажинах на термальном болоте (t субстр. ~15°C); мочажины между гипновыми кочками на эвтрофном болоте развитом поверх травертиновых отложений;

влажная глина и камни около ручьев в кустарничковой тундре. В чистых куртинках или в смеси с *Calypogeia muelleriana*, *C. neogaea*, *Cephalozia bicuspidata*, *Cordaea flotoviana*, *Mesoptychia rutheana*, *Pellia neesiana*, *Pseudolophozia sudetica*, *Scapania paludosa*, *Schljakovianthus quadrilobus*, *Solenostoma subellipticum*. K-58-5-15, K-58-14-15, 59-4-01-VB, K-60-23-15, K-63-4-15, K-64-7-15, K-65-2-15, K-67-8-15 (Bakalin, 2003).

***S. obcordata* (Berggr.) S.W. Arnell** – L6. 1300 м над ур. м. Камни в истоке ручья в моховой каменистой тундре. В смеси с *Cephalozia bicuspidata*, *Gymnomitrium brevissimum*, *Lophozia savicziae*, *Nardia japonica*, *Solenostoma sphaerocarpum*, *S. subellipticum*. 65-17-01-VB (Bakalin, 2003).

***S. paludicola* Loeske & Müll. Frib.** – L7. 1000 м над ур. м. Камни в истоке ручья в каменистой лишайниковой тундре. В чистых куртинках. 60-6-01-VB (Bakalin, 2003).

***S. paludosa* (Müll. Frib.) Müll. Frib.** – L6, 7, 8. 550–1000 м над ур. м. Камни в истоках и вдоль берегов ручьев в кустарничковой, каменистых моховой и лишайниковой тундрах; берег ручья в разреженном высокотравном каменноберезняке. В чистых куртинках или в смеси с *Calypogeia muelleriana*, *Cephalozia bicuspidata*, *Chiloscyphus polyanthus*, *Harpanthus flotovianus*, *Jungermannia eucordifolia*, *J. pumila*, *Marchantia alpestris*, *Nardia japonica*, *Pellia neesiana*, *Pleurocladula albescens*, *Pseudolophozia sudetica*, *Scapania irrigua*, *Schistochilopsis opacifolia*, *Solenostoma subellipticum*. K-64-3-15, K-65-4-15, K-67-5-15, K-67-6-15, 58-3-01-VB, 59-4-01-VB, 59-10-01-VB, 59-11-01-VB, 60-1-01-VB, 60-7-01-VB, 60-8-01-VB, 65-7-01-VB, 65-9-01-VB, 65-17a-01-VB, 65-19-01-VB, 65-22-01-VB, 65-23-01-VB (Bakalin, 2003).

***S. subalpina* (Nees ex Lindenb.) Dumort.** – L3, 4, 5, 8. 400–1360 м над ур. м. Влажные камни и глина по берегам рек и ручьев; мокрая глина с большим содержанием серы около ручья; берега ручьев в разреженных высокотравных бело- и каменноберезняках. В смеси с *Anthelia juratzkana*, *Nardia japonica*, *N. pacifica*, *Pseudolophozia sudetica*, *Solenostoma sphaerocarpum*. K-60-19-15, K-60-21-15, K-61-5-15, K-67-7-15, K-67-9-15, 58-1-01-VB, 62-1-01-VB (Bakalin, 2003).

***S. undulata* (L.) Dumort.** – L6, 8. 850–900 м над ур. м. Камни в истоках и по берегам ручьев в кустарничковой и каменисто-моховой тундрах. В смеси с *Cephalozia bicuspidata*, *Lophozia ventricosa*, *Pellia neesiana*, *Pseudolophozia sudetica*, *Scapania curta*. 59-1-01-VB, 65-5-01-VB (Bakalin, 2003).

**\**Schistochilopsis grandiretis* (Lindb. ex Kaal.) Konstant.** – L7. 1280. Влажная расщелина в скале в альпийском поясе. В смеси с *Aneura pinguis*, *Odontoschisma macounii*. K-66-16a-15.

***S. incisa* (Schrad.) Konstant.** – L6, 8. 850–900 м над ур. м. Камни в истоках и по берегам ручьев в кустарничковой и каменисто-моховой тундрах. В смеси с *Lophozia longiflora*, *Nardia japonica*. 59-2-01-VB, 65-3-01-VB (Bakalin, 2003).

***S. opacifolia* (Culm. ex Meyl.) Konstant.** – L4, 6. 800–900 м над ур. м. Камни в истоке ручья в мохово-каменистой тундре; влажная глина по берегу реки. В смеси с *Diplophyllum taxifolium*, *Jungermannia eucordifolia*, *Nardia*

*japonica*, *Pleurocladula albescens*, *Pseudolophozia sudetica*, *Scapania paludosa*. К-61-7-15, 65-17а-01-VB (Bakalin, 2003).

***S. pacifica* Bakalin** – L8. 900 м над ур. м. Влажный камень около ручья. В смеси с *Nardia pacifica*. К-67-4-15 (Bakalin & Klimova, 2016b).

**\**Schljakovianthus quadrilobus* (Lindb.) Konstant. & Vilnet – var. *quadrilobus*** – L3. 1360 м над ур. м. Влажная глина вдоль нивального ручья с большим содержанием серы. В смеси с *Scapania irrigua*. К-60-23-15.

– var. ***glareosa* (Jørg.) Konstant. & Vilnet** – L3. 1360 м над ур. м. Влажная глина вдоль нивального ручья в кустарничковой тундре. В чистых куртинках. К-60-26-15.

**\**Solenostoma pusillum* (С.Е.О. Jensen) Steph.** – L4. 800 м над ур. м. Влажная глина в прибрежной полосе реки. В смеси с *Nardia geoscyphus*. К-61-6-15

**\**S. rossicum* Bakalin et Vilnet** – L3. 1360 м над ур. м. Влажная до мокрой глина вдоль нивальных ручьев с большим содержанием серы. В смеси с *Anthelia juratzkana*, *Gymnocolea inflata*. К-60-20-15, К-60-4-15, К-60-8-15, К-60-9-15.

**\**S. sphaerocarpum* (Hook.) Steph.** – L3, 4, 6. 800–1360 м над ур. м. Камни в истоке ручья в моховой каменной тундре; влажная глина около ручья в кустарничковой тундре; влажная глина по берегу реки. В смеси с *Anthelia juratzkana*, *Nardia japonica*, *Pseudolophozia sudetica*, *Scapania subalpina*. К-60-24-15, К-60-25-15, К-61-5-15, 65-17-01-VB.

***S. subellipticum* (Lindb. ex Heeg) R.M. Schust.** – L4, 6, 7, 8. 550–1300 м над ур. м. Камни в истоках и по берегам ручьев в кустарничковой, каменных моховой и лишайниковой тундрах; ниша в туфовой скале на берегу реки. В чистых куртинках или в смеси с *Cephalozia bicuspidata*, *Gymnomitrium brevissimum*, *Harpanthus flotovianus*, *Hygrobiella laxifolia*, *Jungermannia atrovirens*, *J. eucordifolia*, *J. pumila*, *Lophozia savicziae*, *Marchantia alpestris*, *Nardia japonica*, *Pseudolophozia sudetica*, *Scapania obcordata*, *S. paludosa*, *Solenostoma sphaerocarpum*, *S. subellipticum*. К-62-3-15, К-64-1-15, К-65-2-15, К-64-3-15, К-65-3-15, К-67-5-15, К-67-8-15, 59-11-01-VB, 60-1-01-VB, 65-6-01-VB, 65-9-01-VB, 65-12-01-VB, 65-17-01-VB, 65-21-01-VB (Bakalin, 2003).

**\**Trilophozia quinquedentata* (Huds.) Bakalin** – L4, 7. 640–1280 м над ур. м. Ниша в туфовой скале вдоль берега реки; влажные скалы северной экспозиции вдоль реки. В смеси с *Aneura pinguis*, *Calycularia laxa*, *Cryptocolea imbricata*, *Diplophyllum taxifolium*, *Nardia geoscyphus*, *Radula prolifera*. К-62-1-15, К-62-5-15, К-66-1-15, К-66-14-15.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного исследования выявлено 84 вида и 2 разновидности печеночников, среди которых особого внимания заслуживают нижеследующие.

*Calypogeia neogaea* находится в Нальчевском парке на северной границе распространения в Азии. Оба камчатских место-

нахождения вида (дистанция между ними около 15 км по прямой) находятся в пределах Нальчевского природного парка. Кроме Камчатки вид известен в России с Южных Курильских островов, о-ва Сахалин и из Приморского края. При этом во всех местах (кроме Приморского края) вид был встречен вблизи термоминеральных источников, т.е. в местообитаниях никогда зимой не промерзающих и не покрывающихся снегом на длительные промежутки времени. Основная часть ареала лежит в восточной части Северной Америки, где вид приурочен к неморальным сообществам. Это, а также распространение таксона вблизи термальных источников в России подтверждает закономерность, выясненную у мохообразных Z. Iwatsuki (1972) и заключающуюся в том, что виды «восток-восточных» дизъюнкций относятся к неморальному элементу флоры, в отличие от видов с восточноазиатско-западноамериканским распространением, большая часть которых относится к бореальному или арктогорному элементам флоры.

Распространение *Cordaea flotoviana* ограничено, главным образом, районами с океаническим и субокеаническим климатом в бореальной и неморальной зонах. В отличие от Атлантики и западного побережья Северной Америки, на восточной окраине Азии вид, кроме Камчатки, известен только с о-ва Шикотан (южные Курилы). Отсутствие его в неморальной притихоокеанской Азии может объясняться присутствием там других (вероятно, более конкурентоспособных в имеющихся условиях), морфологически и по экологическим предпочтениям сходных таксонов, таких как *Pallavicinia subciliata* (Austin) Steph. и *Cordaea erimonus* (Steph.) Mamontov et al. Если это предположение верно, то становится объяснимым факт присутствия *C. flotoviana* в Восточной Азии севернее границы распространения обоих вышеупомянутых видов. В свою очередь, распространение *C. flotoviana* на острове Шикотан, вероятно, является следствием «островного эффекта», проявляющегося там в нахождении целого ряда и других видов мохообразных известных на Курилах только на указанном острове (Bakalin et al., 2009).

Преимущественно арктогорный амфиберингийский *Cryptocolea imbricata* (встречающийся также на северо-востоке Северной Америки и в Гренландии) ранее повсюду обнаруживался в качестве примеси к другим печеночникам и мхам. Однако, на Пиначевском перевале в Нальчевском парке этот вид, напротив, формиро-

вал значительные по протяженности чистые куртины и нередко встречался с генеративными органами размножения и спорогонами.

Совершенно неожиданной оказалось находка *Frullania subarctica* на Пиначевском перевале. Распространение этого мегабеллингийского арктогорного вида в целом носит дизъюнктивный характер (Vilnet et al., 2014) и приурочено (за одним исключением) к районам, не имевшим покровного оледенения. Генеративные (как и вегетативные) органы размножения у вида неизвестны, несмотря на его «массовость», например, в некоторых районах Магаданской области, что заставляет считать его видом, имеющим реликтовое распространение и постепенно сокращающим ареал. Поэтому неясно, каким образом он мог сохраниться вблизи группы активных вулканов Авачинской группы, неоднократно извергавшихся, в том числе в голоцене и регулярно уничтожавших растительные группировки, особенно в верхних высотных поясах.

*Hygrobrella intermedia* – недавно описанный и потому малоизученный вид, обладающий, скорее всего, курильско-камчатским распространением (Bakalin, Vilnet, 2014). На Камчатке ранее был известен только из Быстринского природного парка. Распространение вида во всех известных местонахождениях приурочено к вулканогенно трансформированным местообитаниям, а потому его находка в Налычевском парке весьма ожидаема.

*Marsupella apertifolia* – критический вид, приводящийся для Камчатки и России впервые. Родственен *M. emarginata*, от которого отличается отсутствием красной окраски, более короткой вырезкой, обычно неравными лопастями листа и масляными тельцами, которые нередко содержат очень мелкую срединную капельку. Статус таксона нуждается в уточнении. Ранее известные местонахождения расположены в Японии (Stephani, 1901), но, вероятно, вид распространен шире и встречается, по крайней мере, еще на Курильских островах и в других районах Камчатки.

*Mesoptychia rutheana* приводилась для Камчатки только в работе Persson (1970) для окрестностей вулкана Анаун в центральной части полуострова, без указания условий произрастания. Настоящая находка – наиболее южная на востоке Азии, где вид распространен в основном на Чукотке и в Магаданской области. Причина редкости вида на Камчатке – редкость щелочных пород и кислая реакция водной вытяжки на болотах переходного типа.

*Nardia pacifica* – недавно описанный таксон, *locus classicus* которого находится в Налычевской долине (Bakalin & Klimova, 2016a).

Вид может быть определен только в живом состоянии, а потому общее распространение, в целом, не вполне ясно. Достоверно он подтвержден для Камчатки и о-ва Итуруп.

*Riccardia chamaedryfolia* ранее был известен на Камчатке только на западном побережье (Бакалин, 2009а, в), хотя, учитывая экологические предпочтения вида, его нахождение на болотах восточного побережья было вполне ожидаемым. К отчасти ожидаемым находкам относится также *R. decrescens*, приводящаяся для Камчатки и России впервые. Возможно, что часть предыдущих указаний *R. aeruginosa* (Бакалин, 2009в) могут относиться к *R. decrescens*. Также, по-видимому, все имеющиеся литературные указания *R. multifida* для российского Дальнего Востока относятся к *R. decrescens*.

*Schistochilopsis pacifica* недавно описан с Восточной Камчатки (вулкан Бакенинг), паратип вида происходит из Налычевского парка (Bakalin & Klimova, 2016b). Вид, скорее всего, характеризуется ярко выраженным гипоарктическим восточноазиатским притихоокеанским распространением.

Впервые для парка приводится *Solenostoma rossicum*, недавно описанный (Bakalin & Vilnet, 2012) приохотоморский гипоарктический вид, близкородственный *S. sphaerocarpum*. При этом ареалы этих видов перекрываются только на п-ове Камчатка, где оба таксона распространены симпатрически.

В целом флору можно отнести к гипоарктическим притихоокеанским, как и флоры южной оконечности Камчатки и северных Курильских островов (Парамушир, Шумшу). Большое количество таксонов, составляющих специфику флоры Налычевского парка, ограничено в распространении в Азии горными гипоарктическими районами вблизи тихоокеанского побережья: *Nardia pacifica*, *Lophozia murmanica*, *Schistochilopsis pacifica*, а также, отчасти, *L. savi-ziaae*, *L. wenzelii* и *Saccobasis polita*.

Типичных восточноазиатских (в смысле имеющих наиболее широкое распространение в Восточноазиатской флористической области) видов во флоре Налычевского парка нет. С некоторой натяжкой к ним можно отнести *Calycularia laxa*, широко распространенного как в Восточноазиатской области, так и севернее (приблизительно до 60 параллели в Магаданской области).

Наибольшее количество видов во флоре относится к арктогорной, гипоарктогорной или (в меньшей степени) бореальной фракции и распространены циркумполярно. Учитывая широтное



положение и рельеф места исследования, подобная закономерность весьма ожидаема.

Фракция берингийских и мегаберингийских видов в парке, хотя и присутствует, но довольно немногочисленна. К таким видам, можно отнести *Cryptocolea imbricata*, *Frullania subarctica* и *Radula prolifera*.

Термопроявления безусловно вносят свой вклад в формирование специфичности за счет действия как фактора «подогрева» поверхности для теплолюбивых видов (*Calypogeia neogaea*), так и за счет специфики минерального состава выпадающих в осадок щелочных соединений, выносимых вместе с термальной водой. Последним фактором объясняется присутствие в Нальчевском парке таких видов как *Cordaea flotoviana*, *Mesoptychia rutheana*, *Riccardia decrescens*, произрастающих на ключевых болотах и болотцах с нейтральной реакцией и развитых поверх травертиновых отложений.

Вулканогенные местообитания (туфы, слежавшаяся пирокластика, отложения серы) предоставляют субстрат для произрастания *Hygrobrella intermedia*, а также ряда других, неспецифичных в этом отношении таксонов.

Решающими факторами, определяющими особенности флоры Нальчевского парка, в сравнении с другими субарктическими флорами северного полушария, являются: 1) вулканические процессы, активно протекающие до настоящего времени, 2) океанический климат, обусловленный географическим положением и особенностями циркуляции воздушных масс и 3) гористый характер местности, со значительными перепадами высот. При этом проявления активного вулканизма способствовали двум разнонаправленным процессам: с одной стороны, за счет образования новых незанятых субстратов и термопроявлений, они приводили к увеличению количества генеративно активных, но слабokonкурентных видов (и, как следствие таксономического богатства флоры), а с другой, вследствие периодических уничтожений растительного покрова в результате пеплопадов и изливания лавы – к его обеднению, за счет «выпадения» видов, редко размножающихся генеративным и вегетативным путем. С учетом упомянутых процессов трудно сделать вывод о степени полноты изученности флоры, что осложнено также тем, что в мире нет данных по гепатикофлорам подобных по положению, особенностям климата, геоморфологии и вулканических явлений рай-



онов. Можно предположить, что видовой состав флоры выявлен на 70–80 % и, несомненно, преодолет 100-видовой рубеж в ходе дальнейших целенаправленных исследований. Однако уже сейчас ясно, что Налычевский парк сосредотачивает на своей территории значительное количество редких, как на Камчатке, так и в Азии в целом, видов печеночников и потому его существование, в целях охраны редких мохообразных, чрезвычайно важно.

## **БЛАГОДАРНОСТИ**

Авторы благодарны к.б.н. О.Ю. Писаренко (ЦСБС СО РАН) и О.А. Чернягиной (КФ ТИГ ДВО РАН), а также дирекции природного парка «Вулканы Камчатки» за помощь при проведении полевых работ. Кроме того, О.А. Чернягиной была оказана неоценимая помощь в подборе литературы по физико-географической характеристике территории парка. Андреасом Донаделем (Andreas Donald) была подготовлена топооснова карты изученного района, за что авторы выражают ему искреннюю признательность. Авторы признательны к.б.н. Е.А. Боровичеву за критическое прочтение рукописи и ценные замечания. Работа частично поддержана грантом РФФИ № 17-04-00018.

## **ЛИТЕРАТУРА**

- Апрелков С.Е., Харченко Ю.И.** Налычевские термы // Вопросы географии Камчатки. 1966. Вып. 4. С. 104–105.
- Бакалин В.А.** Конспект печеночников полуострова Камчатка // Труды Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН. Вып. VII. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009а. С. 8–71.
- Бакалин В.А.** Флористическое районирование Камчатки и прилегающих островов на основе данных по печеночникам (Hepaticae): специфичность на родовом уровне // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы X международной научной конференции, посвященной 300-летию со дня рождения Г.В. Стеллера. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009б. С. 22–26.
- Бакалин В.А.** Флора и фитогеография печеночников Камчатки и прилегающих островов. М.: Изд-во КМК, 2009в. 365 с.
- Бакалин В.А.** Распространение мохообразных на российском Дальнем Востоке. Часть 1. Печеночники. Владивосток: Изд-во Дальневосточного университета, 2010. 175 с.
- Бакалин В.А., Чернягина О.А., Кириченко В.Е.** Особенности флоры печеночников (Hepaticae) термальных местообитаний Камчатки // Сибирский экологический журнал. 2011. № 1. С. 43–50.

- Благодатских Л.С., Дуда Й.** О флоре печеночников полуострова Камчатка // Новости сист. низш. раст. 2001. Вып. 34. С. 218–220.
- Геология СССР.** Камчатка, Курильские и Командорские острова. Т. 31. Ч.1. Геологическое описание. М.: Недра, 1964. 733 с.
- История** развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Камчатка, Курильские и Командорские острова. М.: Наука, 1974. 474 с.
- Кондратюк В.И.** Климат Камчатки. М.: Гидрометеиздат, 1974. 202 с.
- Красная Книга Камчатки.** Т. 2. Растения, грибы, термофильные микроорганизмы. Петропавловск-Камчатский: Камч. печ. двор. Книжн. изд-во, 2007. 341 с.
- Масуренков Ю.П.** Закономерности гипсометрического и латерального распределения действующих вулканов // Действующие вулканы Камчатки. В 2-х т. М.: Наука, 1991. Т. 1. С. 46–53.
- Постановление** Главы администрации Камчатской области от 18 августа 1995 г. № 194 "О создании природного парка "Налычево" (с изменениями от 27 августа 2002 г., 14 мая 2004 г.)
- Потемкин А.Д., Бакалин В.А.** Редкие виды печеночников Камчатки, рекомендованные к включению в Красную книгу Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей (Материалы V научной конференции 18-19 ноября 2004 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2004. С. 84–87.
- Чернягина О.А.** (отв. исп.) Отчет о НИР по теме «Подготовка обоснования для принятия решения о создании природного парка регионального значения в районе реки Налычевой в Елизовском районе Камчатской области». Кам. филиал ФБУ «ТФГИ по Дальневосточному федеральному округу», № 6715. Петропавловск-Камчатский, 1995 г. 236 с.
- Чернягина О.А., Якубов В.В.** Растительность природного парка «Налычево» // Сборник материалов II научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камшат, 2001а. С.103–105.
- Чернягина О.А., Якубов В.В.** Флора природного парка «Налычево» (юго-восточная Камчатка) // Труды Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН. Вып. VI. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор, книжн. изд-во, 2006. С. 148–185.
- Якубов В.В., Чернягина О.А.** Флора природного парка «Налычево». История исследований // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Сборник материалов II научной конференции. Петропавловск-Камчатский: Камшат, 2001б. С.117–118.
- Bakalin V.A.** A Preliminary check-list of hepatics of Kamchatka Peninsula (Russian Far East) // Arctoa. 2003. Vol.12. P. 83–90.
- Bakalin V.A.** New data on distribution of liverworts on Kamchatka Peninsula (North-West Pacific, Russia) // Arctoa. 2005. Vol.14. P. 155–162.

- Bakalin V.A.** Hepatic Diversity Patterns in the Russian Far East // *Botanica Pacifica*. 2013. Vol.2 (1). P. 35–42.
- Bakalin V.A., Klimova K.G.** A note on *Nardia japonica* Steph. (Gymnomitriaceae) // *Botanica Pacifica*. 2016a. Vol. 5(2). P. 43–50.
- Bakalin V.A., Klimova K.G.** Two new species of *Schistochilopsis* (Scapaniaceae, Hepaticae) from North-West Pacific and the key to *Schistochilopsis* taxa in the Pacific Asia // *Botanica Pacifica*. 2016b. Vol. 5(2). P. 51–57.
- Bakalin V.A., Vilnet A.A.** New combinations and new species of *Solenostoma* and *Plectocolea* (Solenostomataceae) from the Russian Far East. // *Bryologist*. 2012. Vol. 115(4). P. 566–584.
- Bakalin V.A., Vilnet A.A.** Two new species of the liverwort genus *Hygrobiella* Spruce (Marchantiophyta) described from the North Pacific based on integrative taxonomy // *Plant Systematics and Evolution*. 2014. Vol.300 (10). P. 2277–2291.
- 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*. 2009. Vol. 18. P. 69–114.
- Iwatsuki Z.** Distribution of bryophytes common to Japan and the United States // *Floristics and paleofloristics of Asia and Eastern North America*. Elsevier, 1972. P. 107–137.
- Long D.G., Forrest L.L., Villarreal J.C. & Crandall-Stotler B.J.** Taxonomic changes in Marchantiaceae, Corsiniaceae and Cleveaceae (Marchantiidae, Marchantiophyta) // *Phytotaxa*. 2016. Vol. 252. Part 1. P. 77–80.
- Mamontov Yu.S., Konstantinova N.A., Vilnet A.A., Bakalin V.A.** On the phylogeny and taxonomy of Pallaviciniales (Marchantiophyta), with overview of Russian species // *Arctoa*. 2015. Vol. 24. P. 98–123.
- Vilnet A.A., Borovichev E.A., Bakalin V.A.** *Frullania subarctica* – a new species of the *Frullania tamarisci* complex (Frullaniaceae, Marchantiophyta) // *Phytotaxa*. 2014. Vol. 173(1). P. 61–72.
- Stephani F.** Species Hepaticarum // *Bulletin de l'Herbier Boissier*. 1901. Sér. 21. P. 140–177.
- Söderström L., Hagborg A., Von Konrat M., Bartholomew-Began S., Bell D., Briscoe L., Brown E. et al.** World checklist of hornworts and liverworts // *PhytoKeys*. 2016. Vol. 59. P. 1–828.

