

Камчатский филиал Тихоокеанского института географии
ДВО РАН

Камчатская Лига Независимых Экспертов

Проект ПРООН/ГЭФ
«Демонстрация устойчивого сохранения биоразнообразия
на примере четырех особо охраняемых природных территорий
Камчатской области Российской Федерации»

СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ

Доклады
VIII международной научной конференции
27–28 ноября 2007 г.

Conservation of biodiversity of Kamchatka
and coastal waters
Proceedings of VIII international scientific conference
Petropavlovsk-Kamchatsky, November 27–28 2007

Петропавловск-Камчатский
2008

Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Доклады VIII международной научной конференции, посвященной 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732–1733 гг.). – Петропавловск-Камчатский : изд-во «Камчатпресс», 2008. – 280 с.

Сборник включает отдельные доклады состоявшейся 27–28 ноября 2007 г. в Петропавловске-Камчатском VIII международной научной конференции по проблемам сохранения биоразнообразия Камчатки и прилегающих к ней морских акваторий. Рассматривается история изучения и современное биоразнообразие отдельных групп флоры и фауны полуострова и прикамчатских вод. Обсуждаются теоретические и методологические аспекты сохранения биоразнообразия в условиях возрастающего антропогенного воздействия.

Редакционная коллегия:

В. Ф. Бугаев, д. б. н., А. М. Токранов, к. б. н. (отв. редактор), О. А. Черныгина

Перевод на английский Т. А. Пинчук

Издано по решению Ученого Совета КФ ТИГ ДВО РАН

БРИОФЛОРА ОСТРОВА МЕДНЫЙ И БРИОГЕОГРАФИЯ АЛЕУТ (СЕВЕРНАЯ ПАЦИФИКА)

В. А. Бакалин, В. Я. Черданцева

Биолого-почвенный институт (БПИ) ДВО РАН, Владивосток

При изучении бриофлоры о. Медный (Командорские острова, Северная Пацифика) выявлено 94 вида печеночников и 92 вида мхов, из которых 12 печеночников и 17 мхов приводятся впервые для Алеутских островов. В целом анализ северопацифического распространения мохообразных, встречающихся на Алеутских островах (Хультения), показывает, что Камчатку с Алеутами роднят в основном восточноазиатские и аркто-монтанные таксоны. В свою очередь, Америку с Алеутами связывают западноамериканские или преимущественно атлантические таксоны, а также теплолюбивые представители родов *Plagiochila*, *Radula* и *Porella*. Почти все представители родов *Radula* и *Porella*, распространенные на Алеутах, но не встречающиеся на Камчатке, в дальнейшем появляются на Южных Курилах и Японском архипелаге. Хультения в настоящее время является как современным путем миграции, так и хранителем реликтов теплых и холодных эпох. Обнаружено, что линия Татевачи (Tatewaki-line), отделяющая Командоры от собственно Алеутских островов, имеет большое значение в фитогеографии мохообразных.

BRYOPHYTE FLORA OF MEDNYJ ISLAND AND BRYOGEOGRAPHY OF ALEUTIANS (NORTH PACIFIC)

V. A. Bakalin, V. Ya. Cherdantseva

Institute of Biology and Soil Sciences of RAS, Vladivostok

94 species of liverworts and 92 species of mosses are reported from Mednyj Island (Commanders, North Pacific). 12 taxa liverworts and 17 ones of mosses are newly recorded in Aleutians. The analysis of north-pacific areas of bryophytes, distributed in Aleutians (*Hultenia*), have shown that the affinities of Kamchatka Peninsula and Aleutians based on taxa with East-Asian and arcto-montane distribution, on the other hand the affinities of Alaska and Aleutians based on taxa with western North American or primarily Atlantic distribution, as well as South Temperate species of *Plagiochila*, *Radula* and *Porella*. Almost always representatives of *Radula* and *Porella*, those distributed on Aleutians, but not existing in Kamchatka are common on Southern Kurils as well as Japanese Archipelago. Hultenia, at present days is migration bridge between Asia and America, as well as keeper of relicts of Cold and Warm Pleistocene epochs. The floristic Tatewaki-line divided Commanders from Aleutians (in narrow sense) have great value in bryophyte geography.

Ранее одним из авторов (Bakalin, 2005a) была опубликована работа по печеночникам о. Беринга. В ней приводится конспект и анализ флоры печеночников этого острова на основании коллекций, собранных им в 2002 г. В последние годы изучение Командорских островов продолжено нами в несколько расширенном формате. В 2004 г. В. А. Бакалин посетил о. Медный (один из двух относительно крупных островов архипелага), где собирал не только печеночники, но и мхи. Результаты обработки этой коллекции легли в основу данной статьи. В настоящее время нам кажется целесообразным уделить основное внимание моховой флоре о. Медный, а также анализу положения бриофлоры Командор внутри Алеутской островной дуги и описанию, в свете имеющихся данных, самого феномена Алеут.

МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И МЕСТО ИССЛЕДОВАНИЯ

В ходе исследований, проведенных В. А. Бакалиным в июле 2004 г. на о. Медном, было собрано около 400 образцов мохообразных. Также при подготовке настоящей статьи учтены сборы мохообразных, сделанные на острове другими коллекторами (Е. М. Мамаев, 60 образцов; О. А. Мочалова, 20 образцов). Посещенные районы отмечены на рис. 1. В дальнейшем работа между авторами распределена следующим образом: В. А. Бакалиным проведено определение и составление конспекта печеночников, а В. Я. Черданцевой выполнено то же самое в отношении мхов. Раздел, посвященный фитогеографии, был написан обоими авторами совместно.



Рис. 1. Места сбора мохообразных на о. Медный: 1 – сборы В. А. Бакалина и О. А. Мочаловой, 2 – сборы Е. М. Мамаева

Описание климата Командор (на примере о. Беринга) было приведено нами ранее (Bakalin, 2005a). Остров Медный обладает настолько сходным климатом, что нет смысла освещать его здесь отдельно. Повторим лишь наиболее характерные черты климата Командор: он океанический, мягкий (амплитуда между средней температурой самого холодного месяца и самого теплого составляет лишь 15 °С), с жестким ветровым режимом, низким количеством ясных дней и частыми, значительными по продолжительности, но небольшими по интенсивности дождями.

Растительность также очень сходна с описанной нами ранее (Bakalin, 2005a), с той лишь разницей, что на о. Медный мы сталкиваемся с еще большей карликовостью форм, отсутствием в поймах рек зарослей кустарниковых ив, по высоте превышающих 1.5 м, широко распространенных на о. Беринга. В геоморфологическом отношении о. Медный более горист, чем о. Беринга (хотя наивысшая точка первого из них составляет лишь 631 м над ур. м., по сравнению с 736 м над ур. м. на втором), и значительные по протяженности выположенные участки здесь отсутствуют, а вместе с ними отсутствуют и соответствующие растительные группировки (значительные по протяженности болота и заболоченные луга). Тем не менее представляется желательным привести краткое описание растительных комплексов о. Медный с тем, чтобы показать участие мхов в сложении флоры различных ценозов.

Берега о. Медный обрываются в океан отвесными уступами, сложенными либо осадочными породами, либо ранее изверженными слежавшимися туфами и туфобрекчиями. Обнажения коренных кристаллических пород на острове отсутствуют. Отвесные скальные уступы варьируют по степени влажности. На приморских скалах и осыпях произрастают *Brachythecium albicans*, *Bryhnia hultenii*, *Herzogiella adscendens* *Myurella julacea*, *Sciuro-hypnum uncinifolium*, *Ulota phyllantha*, *Schistidium maritimum* и др. Изредка небольшие ручьи (в отличие от о. Беринга настолько незначительные, что почти полностью лишены проходной рыбы) прорезают узкие долины в прибрежных скальных ус-

тупах. Тогда в поймах этих ручьев образуются заболоченные луговины, в напочвенном покрове которых участвуют *Campyllum stellatum*, *Pseudobryum cinclidioides*, *Sphagnum lindbergii* и др. Кочкарные тундры, сложенные преимущественно кустарничками *Empetrum nigrum*, *Arctous alpinus*, *Filodoce aleutica*, *Ledum decumbens* и т. п., обладают густым покровом из мхов (*Aulacomnium palustre*, *Calliergon richardsonii*, *Calliergonella lindbergii*, *Campyllum stellatum*, *Hylocomium splendens*, *Loeskyum wickesii*, *Oncophorus virens*, *Pleurozium schreberi* и др. Выше пояса кочкарных тундр растительный покров разреживается, наибольшие площади занимают кустарничково-лишайниковые тундры из вересковых с мелкими листьями (*Diapensia*, *Loiseleuria* и др.), реже с участием мезо-ксерофильных видов родов *Artemisia*, *Oxytropis* и др. Мохообразные также представлены ксерофильными и ксеромезофильными видами, как *Aulacomnium turgidum*, *Bucklandiella sudetica*, *Codriophorus fascicularis*, *Hemenoloma crispulum*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Tetraplodon mnioides* и др. Особую нишу представляют собой разной степени увлажненности скальные уступы и скалы, на них растут *Amblystegium serpens*, *Amphidium lapponicum*, *Didimodon insulanus*, а для скальных уступов в зоне брызг водопадов характерны *Brachythecium rivulare*, *Dicranum polysetum*, *Dicranum undulatum*, *Hygrohypnella bestii*. В истоковых участках ручьев часто формируются небольшие по протяженности ситниково-моховые, осоково-моховые болота, обладающие своеобразной бриофлорой (*Calliergon richardsonii*, *Campyllum stellatum*, *Rhytidiadelphus squarrosus* и др.). На самих побережьях ручьев на мелкозем и кристаллических субстратах мхи особенно разнообразны. Здесь встречены *Brachythecium frigidum*, *Bryum schleicheri*, *Calliergon cordifolium*, *Dichodontium pellucidum*, *Pohlia wahlenbergii*, *Schistidium rivulare*, *Sciuro-hypnum plumosum* и др.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ БРИОФЛОРЫ О. МЕДНЫЙ

История исследований бриофлоры архипелага очень бедна фактами и практически все из них относится к о. Беринга. Для о. Медный А. С. Лазаренко (1940, 1941a, 1941b, 1945) в своем обзоре «Мхи советского Дальнего Востока» приводит *Pleuroziopsis ruthenica* и *Rhizomnium punctatum* Schreb. ex Hedw., позднее переопределенный Т. J. Коронен как *R. magnifolium* (Horik.) Т. J. Кор. Н. Persson (1970) отметил для острова также *Rhizomnium nudum* и *Rhytidiadelphus calvescens* (Kindb.) Broth. (*R. subpinnatus*). Таким образом, к настоящему времени для о. Медный было известно всего 4 вида мхов и ни одного печеночника.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ОСТРОВА МЕДНЫЙ

В результате проведенных исследований для бриофлоры острова было выявлено 94 вида печеночников и 92 вида мхов. Новыми для всей Алеутской дуги явились 12 видов печеночников (*Cephalozia pachycaulis*, *Cephaloziella uncinata*, *Jungermannia polaris*, *Leiocolea gillmanii*, *Lophozia pellucida*, *Marsupella sparsifolia*, *Plectocolea hyalina*, *P. infusca* var. *ovalifolia*, *Riccardia aeruginosa*, *Saccobasis polita*, *Scapania cuspiduligera*, *S. lingulata*) и 17 видов мхов (*Brachythecium udum*, *Bryum capillare*, *B. elegans*, *B. schleicheri*, *Bucklandiella sudetica*, *Didimodon insulanus*, *Dicranum undulatum*, *Herzogiella adscendens*, *Loeshypnum wickii*, *Nipotrichum muticum*, *Oncophorus virens*, *Paludella squarrosa*, *Plagiobryum demissum*, *Plagiomnium medium*, *Polytrichastrum alpinum* var. *fragile*, *Schistidium papillosum*, *Trichostomum crispulum*). Очевидно, что если для печеночников число известных видов отражает около 90 % действительного видового состава, то изученность мхов, по-видимому, достигает лишь около 50–60 %.

В предыдущей работе (Bakalin, 2005a) нами был представлен конспект печеночников, найденных на о. Беринга. Условия произрастания тех же видов на о. Медный очень сходны, и, по-видимому, нет необходимости останавливаться на этом еще раз, тем не менее целесообразно представить описание экологических условий произрастания таксонов печеночников, ранее на Командорах не обнаруженных, а также привести полный конспект флоры мхов о. Медный. Номенклатура и видовые названия таксонов печеночников соответствуют системе, принятой в работе Bakalin (2005b), а по мхам по Checklist... (Ignatov et al., 2006). После видового названия в конспекте указывается наличие в собранных образцах растений с генеративными органами (для мхов отмечается только наличие спорогонов), высота над уровнем моря, на которой был собран вид, экологические условия произрастания, сопутствующие таксоны и гербарные номера избранных образцов. Все цитируемые образцы собраны В. А. Бакалиным, за исключением имеющих в окончании номера символы ЕМ (собрал Е. Мамаев), а также номеров К-37 и К-69 – К-73 (собрала О. Мочалова). Виды в списке распределены в алфавитном порядке.

Hepaticae (перечисляются только приводимые для Командор впервые)

Calycularia laxa Lindb. & H. Arnell – 14 м над ур. м. – Ниша туфового останца в долине ручья, в тени. Вместе с *Blepharostoma trichophyllum*, *Diplophyllum taxifolium*, *Radula prolifera*. К-67-5-04.

Cephaloziella arctica Bryhn & Douin – 100 м над ур. м. – Поверх отмирающих мхов куртины, лежащей на горизонтальной стенке уступа. Вместе с *Plagiochila arctica* и *Riccardia latifrons*. К-34-03-ЕМ.

C. uncinata Schust. – 50–137 м над ур. м. – По краю пятен мелкозема в лишайниковых тундрах и в тенистых и влажных скальных расщелинах каньонообразных уступов к ручьям. Чаще с *Anthelia juratzkana*, реже с *Cephalozia bicuspidata*, *Diplophyllum taxifolium*, *Gymnomitrium concinnatum* и *Nardia scalaris*. К-43-1-04 К-53-12-04.

Leiocolea gillmanii (Aust.) Evans – растения с периантиями, спорогонами, антеридиями и архегониями – 82 м над ур. м. – Среди мохообразных влажной куртины, нависающей над ручьем с уступа скалы каньонообразной долины ручья. Вместе с *Cephalozia pleniceps*, *Chiloscyphus fragilis* и *Jungermannia exsertifolia*. К-54-4-04.

Lophozia pellucida Schust. – 50 м над ур. м. – Влажный камень на дне каньона временного водотока. Вместе с *Blepharostoma trichophyllum* и *Diplophyllum taxifolium*. К-53-19-04.

Marsupella alpina (Gott. ex Limpr.) H. Bern – 245–400 м над ур. м. – На мелкоземе среди камешков в щебнистых пустошах и в нивальных местообитаниях или на скалах и камнях останцов-уступов. Обычно с *Anthelia juratzkana* и *Gymnomitrium apiculatum*, реже с *Lophozia sudetica*. К-46-2-04 К-47-2-04 К-64-10-04.

M. sparsifolia (Lindb.) Dum. – растения с периантиями – 10–268 м над ур. м. – Пятна мелкозема в кустарничково-лишайниковых тундрах, среди камешков на мелкоземе в щебнистых пустошах, в скальных расщелинах приморских утесов и туфов. Чаще всего с *Anthelia juratzkana*, реже с *Plagiochila porelloides* и *Scapania hyperborea*. К-63-03-ЕМ К-28-7-04 К-29-3-04 К-52-1-04 К-61-2-04 К-68-1-04.

M. sprucei (Limpr.) H. Bern. – растения с антеридиями и архегониями – 245–335 м над ур. м. – Мезкозем среди камешков в щебнистой пустоши и в нивальных местообитаниях. Вместе с *Anthelia juratzkana*, реже с *Nardia scalaris*. К-46-4-04 К-47-3-04.

Plagiochila arctica Bryhn & Kaal. – 100 м над ур. м. – Среди отмирающих мхов куртины, лежащей на горизонтальном участке скалистого уступа. Вместе с *Cephaloziella arctica* и *Riccardia latifrons*. К-34-03-ЕМ.

Plectocolea hyalina (Lyell) Mitt. – 100 м над ур. м. – На тонкозернистой почве по берегу ручья. Вместе с *Scapania lingulata*. К-56-03-ЕМ.

P. infusca Mitt. var. *ovalifolia* Amak. – 300 м над ур. м. – На торфянистой почве по берегу озера. Вместе с *Diplophyllum taxifolium*. К-42-7-04.

Porella platyphylla (L.) Pfeiff. – 50 м над ур. м. – На влажном камне на дне временного водотока в каньонообразной долине. К-53-15-04.

Radula prolifera Arnell – 14–82 м над ур. м. – Влажная расщелина в стенке вертикального уступа в небольшом каньоне или на камне на берегу ручья. Чаще с *Diplophyllum taxifolium*, реже с *Blepharostoma trichophyllum*, *Calycularia laxa*, *Cephalozia bicuspidata*, *Eremonotus myriocarpus*, *Marsupella emarginata*, *Nardia geoscyphus*. К-54-12-04 К-67-4-04.

Riccardia aeruginosa Furuki – растения с антеридиями и архегониями – 40 м над ур. м. – Низкотравно-осоково-моховая тундра с провальными мочажинами, по влажным краям мочажин. Вместе с *Chiloscyphus fragilis*, *Jungermannia exsertifolia*, *Pellia neesiana*, *Saccobasis polita*. К-24-4-04.

Saccobasis polita (Nees) H. Buch – 40–200 м над ур. м. – По краю мочажин и во влажных западинках в низкотравно-осоково-моховых и кустарничково-травяных тундрах. Обычно с *Aneura pinguis*, *Odontoschisma elongatum*, *Scapania paludosa*, реже с *Anthelia juratzkana*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Riccardia aeruginosa*. К-24-3-04 К-63-10-04.

Sauteria alpina (Saut.) Mull. Frib. – 400 м над ур. м. – Тенистые, относительно сухие расщелины в скальных уступах северной экспозиции. К-64-8-04.

Scapania cuspiduligera (Nees) Mull. Frib. – 100 м над ур. м. – Скальные расщелины в уступах юго-восточной экспозиции. Вместе с *Cephaloziella divaricata*. К-32-03-ЕМ.

S. hyperborea Joerg. – 14–247 м над ур. м. – Во влажных расщелинах утесов, сложенных осадочными породами или туфами, а также в микропонижениях осоково-разнотравно-моховых заболоченных луговинах. В скальных расщелинах вместе с *Anthelia juratzkana*, *Marsupella sparsifolia*, *Plagiochila porelloides*. На луговинах вместе с *Cephalozia bicuspidata*, *Gymnocolea inflata*, *Lophozia silvicola*, *Orthocaulis kunzeanus*. К-68-2-04 К-29-3-04 К-35-1-04.

S. lingulata Buch – 100 м над ур. м. – На гумусе вдоль берега ручья. Вместе с *Plectocolea hyalina*. К-56-03-ЕМ.

Musci

Amblystegium serpens (Hedw.) Bruch et al. со спорогонами – 0–300 м над ур. м. – На влажной почве среди разнотравья, в расщелинах влажных и затененных скал северной экспозиции и на приморских осыпях. Вместе с *Bartramia ithyphylla*, *Bryhnia hultenii*, *Pohlia cruda*, *Trachycystis flagellaris* К– 36-ЕМ-03, К-51-ЕМ-03, К-49-13-04, К-49-21-04, К-49-22-04; К-49-24-04; К-49-25-04; К-49-26-04; К-49-28-04.

Amphidium lapponicum (Hedw.) Schimp. со спорогонами – 15, 400 м над ур. м. – В тенистых и влажных расщелинах на скалах и скальных выходах. К-49-15-04, К-64-2-04.

Andreaea rupestris Hedw. var. *papillosa* (Lindb.) Podp. – 13–300 м над ур. м. – На сухом мелкоземистом грунте, камнях с мелкоземом в кустарничково-лишайниково-моховой и каменной лишайниковой тундрах. К-40-3-04, К-43-7-04.

Anomobryum julaceum (Schrad. ex P. Gaertn., B. Mey & Scherb.) Schimp. var. *concinatum* (Spruce) J.E.Zetterst. – 80 м над ур. м. – На пятнах мелкозема среди разнотравья. К-48-ЕМ-03.

Arctoa fulvella (Dicks.) Bruch et al. – 247 м над ур. м. – В расщелинах скал на мелкоземе. Вместе с *Myurella julacea*. К-29-5-04.

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwägr. – 40–54 м над ур. м. – На осоково-моховых кочках в низкотравных осоково-моховых тундрах. Вместе с *Dicranum majus* var. *orthophyllum*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus loreus*. К-24-23-04, К-25-3-04.

A. turgidum (Wahlenb.) Schwägr. – 170 м над ур. м. – В покрове мохово-лишайниковой группировки и кустарничково-лишайниково-моховой сухой тундре. Вместе с *Dicranum spadiceum*, *Pleurozium schreberi*. К-58-5-04, К-58-6-04.

Bartramia ithyphylla Brid. – 200–300 м над ур. м. – Во влажных до очень влажных расщелинах скал. Вместе с *Amblystegium serpens*, *Pohlia cruda*. К-32-7-04, К-49-14-04, К-49-19-04, К-49-28-04.

Brachythecium albicans (Hedw.) Bruch et al. – 14 м над ур. м. – На приморских скалах и осыпях. К-72-2-04. Собрала О. А. Мочалова.

B. frigidum (Müll. Hal.) Besch. (= *B. asperrimum* (Mitt. ex Müll. Hal.) Sull.) – 15–30 над ур. м. – На переувлажненном местообитании в истоках ручья и камнях, омываемых водой, и на сырых скалах по берегу р. Преображенка. К-12-ЕМ-03, К-50-1-04.

B. rivulare Bruch et al. – 15–170 м над ур. м. Во влажных до очень влажных расщелинах на скалах северной экспозиции и на скальных уступах в зоне брызг водопада. К-49-9-04; К– 49-10-04, К-59-3-04.

B. udum I. Hagen – 50 м над ур. м. – На берегу ручья. К-69-5 04.

Bryhnia hultenii E.V. Bartram – 15 м над ур. м. – Во влажных до очень влажных расщелинах на приморских скалах. Вместе с *Amblystegium serpens*, *Trachycystis flagellaris*. К-49-13-04.

Bryum amblyodon Müll. Hal. – 15 м над ур. м. – Во влажных до очень влажных расщелинах на скалах северной экспозиции. К-49-25-04.

B. capillare Hedw. – 30 м над ур. м. – На влажных пятнах мелкозема среди разнотравья. К-37-ЕМ-03.

B. creberrimum Taylor – растения со спорогонами – 15–50 м над ур. м. – Во влажных до очень влажных расщелинах на скалах северной экспозиции и на пятнах мелкозема среди разнотравья. К-50-ЕМ-03, К-49-16-04; К-49-18-04.

B. elegans Nees – 30 м над ур.м. – На задернованном участке скалы. К-9-ЕМ-03.

B. schleicheri DC. – 22–30 м над ур. м. – На переувлажненном местообитании в истоке ручья, в микропонижениях на осоково-мохово-разнотравном заболоченном лугу и в мочажинах на болотах. К-13-ЕМ-03, К-35-4-04, К-55-4-04.

Bucklandiella laeta (Besch. & Cardot) Bednarek-Ochyra & Ochyra (*Racomitrium laetum* Besch. & Cardot) – 300 м над ур. м. – На сухом мелкозернистом грунте по обочине очень старой тропы в кустарничково-лишайниково-моховой тундре. К-40-4-04.

B. sudetica (Funck) Bednarek-Ochyra & Ochyra (= *Racomitrium sudeticum* (Funck) Bruch & et al. / 300 м над ур. м. – На пятнах мелкозема и в моховом покрове в кустарничково-мохово-лишайниковой тундре и на сухом мелкозернистом грунте на обочине очень старой тропы. Вместе с *Kiaeria starkei*, *Racomitrium lanuginosum*. К-4-ЕМ-03, К-31-11-04, К-31-20, К-40-1-04.

Calliargon cordifolium (Hedw.) Kindb. – 30 м над ур. м. – По берегам ручья. К-37-1-04. Собрала О. А. Мочалова.

C. richardsonii (Mitt.) Kindb. со спорогонами – 22–40 м над ур. м. – На пятнах вымокания во влажной осоково-моховой тундре с небольшой примесью *Salix arctica* и на плоской поверхности ситнико-

во-осоково-сфагнового болота. Вместе с *Philonotis fontana*, *Warnstorfia exannulata*. К-23-3-04, К-23-6-04, К-55-1-04.

Calliergonella lindbergii (Mitt.) Hedenäs – 40 м над ур. м. – По влажным краям мочажин в низкотравно-осоково-моховых тундрах. К-24-12-04.

Campylium stellatum (Hedw.) С.Е.О. Jensen – 40–112 м над ур. м. – По влажным краям мочажин в низкотравно-осоково-моховой тундре и влажной ситниково-осоково-моховой луговине. Вместе с *Fissidens adianthoides*, *Scorpidium revolvens*. К-24-13-04, К-45-2-04, К-68-11-04.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. – растения со спорогонами – 10 м над ур. м. – На гнилой древесине на лугу. К-60-4-04.

Claopodium bolanderi Best – 100 м над ур. м. – На незначительном повышении в довольно сухих условиях на заболоченном участке. К-33-3-04.

Codiophorus fascicularis (Hedw.) Bednarek-Ochyra & Ochyra (= *Racomitrium fasciculare* (Hedw.) Brid. – 100–300 м над ур. м. – На продуктах разрушения скалы и на сухом мелкозернистом грунте по обочине очень старой тропы в кустарничково-лишайниково-моховой тундре. К-1-ЕМ-03, К-2-ЕМ-03, К-26-ЕМ-03, К-40-2-04, К-40-4-04.

Conostomum tetragonum (Hedw.) Lindb. – растения со спорогонами – 200 м над ур. м. – На переувлажненных пятнах мелкозема в кустарничково-лишайниковой тундре. К-4-ЕМ-03.

Cratoneuron filicinum (Hedw.) Spruce – 50 м над ур. м. – На приморских скалах и осыпях. К-72-6-04. Собрала О. А. Мочалова.

Dichodontium palustre (Dicks.) M. Stech – 93 м над ур. м. – В мочажинах на осоково-моховом болоте в пойме реки. К-57-2-04.

D. pellucidum (Hedw.) Schimp. – 30, 200 м над ур. м. – На увлажненных и переувлажненных местообитаниях в истоке ручья; на песчаном берегу в долине реки; в скальных расщелинах влажного склона к ручью и на скальных вертикальных уступах в зоне брызг водопада. Вместе с *Sciurohypnum plumosum*, *Pohlia wahlenbergii*, *Sanionia uncinata*. К-11-ЕМ-03, К-16-ЕМ-03, К-20-ЕМ-03, К-23-7-04, К-23-8-04, К-32-6-04; К-59-4-04.

Didimodon insulanus (De Not.) M. O. Hill – 15 м над ур. м. – В расщелинах затененных и влажных скал северной экспозиции. К-49-20-04.

D. majus Turner. var. *orthophyllum* A. Braun ex Milde – 40 м над ур. м. – По влажным краям мочажин и на довольно сухих осоково-моховых кочках в низкотравно-осоково-моховых и в кустарничково (*Empetrum*, *Rhododendron*)-травяной (*Calamagrostis*, *Lusula*, *Anaemone*) тундрах. Вместе с *Aulacomnium palustre*, *Loeskyrium wickesii*, *Pleurozium schreberi*, К-24-20-04, К-24-23-04, К-51-1-04.

D. polysetum Sw. – 170 м над ур. м. – На скальных вертикальных уступах в зоне брызг водопада. К-59-1-04.

D. spadiceum J.E. Zetterst. – В покрове мохово-лишайниковой и шикшево-моховой тундрах и на почве на тропе. К-58-7-04, К-71-1-04.

D. undulatum Schrad. ex Brid. – 170 м над ур. м. – На скальных вертикальных уступах в зоне брызг водопада. К-59-1-04.

Distichium capillaceum (Hedw.) Bruch & et al. – 100 м над ур. м. – На продуктах разрушения (крупный песок) скалы. К-25-ЕМ-03.

D. flexicaule (Schwägr.) Hampe – 100 м над ур. м. – На продуктах разрушения (крупный песок) скальных обнажений. К-27-ЕМ-03.

Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst. – 40 м над ур. м. – По влажным краям мочажин в низкотравно-осоково-моховых тундрах. К-24-04.

Fissidens adianthoides Hedw. – 40 м над ур. м. – По влажным краям мочажин в низкотравно-осоково-моховой тундре с провальными мочажинами. К-24-13-04.

F. bryoides Hedw. – 14 м над ур. м. – На мелкоземе по берегу пересохшего водотока. К-67-1-04.

Herzogiella adscendens (Lindb.) Z. Iwats. – 14–30 м над ур. м. – На пятнах мелкозема по краю дернины и во влажных (до очень влажных) затененных расщелинах на приморских скалах и осыпях. К-6-ЕМ-03, К-31-ЕМ-03, К-49-13-04, К-49-27-04, К-73-2-04.

Hygrohypnella bestii (Renauld & Bryhn) Ignatov & Ignatova (= *Hygrohypnum bestii* (Renauld & Bryhn) Broth. – 170 м над ур. м. – На скальных вертикальных уступах в зоне брызг водопада. К-59-2-04.

H. ochracea (Turner ex Wilson) Ignatov & Ignatova (= *Hygrohypnum ochraceum* Turner ex Wilson) Loeske) – 22–54 м над ур. м. – На камнях в русле ручья в осоково-моховой тундре с примесью низкотравья и на скальном уступе над ручьем. К-25-1-04, К-55-5-04.

Hylocomium splendens (Hedw.) Bruch et al. – 40 м над ур. м. – По влажным краям мочажин в низко-

травно-осоково-моховых тундрах с провальными мочажинами. Вместе с *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Sanionia uncinata*. К-24-22-04.

Hymenoloma crispulum (Hedw.) Ochyra (= *Dicranoweisia crispula* (Hedw.) Milde) – 137 м над ур. м. – На камнях по пятнам мелкозема в сухой каменистой лишайниковой тундре. К-43-6-04. Со спорогониями.

Kiaeria starkei (F. Weber & D. Mohr) I. Hagen – 54–300 м над ур. м. – На мелкоземе в кустарничково-мохово-лишайниковой тундре. Вместе с *Bucklandiella sudetica*. К-31-11-04.

Lescuraea baileyi (Best & Grout) E. Lawton – 268 м над ур. м. – На веточках *Vaccinium ovalifolium* в кустарничково-моховой тундре. К-48-7-04.

Loeskyrium wickesii (Grout) Tuom. – 40–200 м над ур. м. – По влажным краям мочажин и в западинах в низкотравно-осоково-моховых и кочковато-кустарничково (*Empetrum*)-травяной (*Parageum*) тундрах. Вместе с *Dicranum majus* var. *orthophyllum*, *Scorpidium revolvens*, *Pleurozium schreberi*. К-24-20-04, К-63-4-04, К-63-6-04, К-63-7-04.

Myurella julacea (Schwägr.) Bruch & et al. – 14–247 м над ур. м. – В расщелинах на мелкоземе в каменисто-песчаной пустоши и на приморских скалах и осыпях. Вместе с *Arctoa fulvella*. К-29-5-04, К-72-3-04.

Niphotrichum canescens (Hedw.) Bednarek-Ochyra & Ochyra – 100 м над ур. м. – На продуктах разрушения скалы и на пятнах мелкозема по краю тропы. К-28-ЕМ-03.

N. ericoides (F. Weber ex Brid.) Bednarek-Ochyra & Ochyra – На мелкоземе по краю тропы, в травяно-шикшево-лишайниковой тундре. К-62-ЕМ-03.

N. muticum (Kindb.) Bednarek-Ochyra & Ochyra – По краю пятна вымерзания в кустарничково-разнотравно-злаковой тундре и на мелкоземе по бортику влажной обочины старой тропы. К-26-7-04, К-41-2-04.

Oncophorus virens (Hedw.) Brid. – 40–200 м над ур. м. – По влажным краям мочажин и в мочажинах в низкотравно-осоково-моховых и кочковато-кустарничково (*Empetrum*)-травяной (*Parageum*) тундрах. Вместе с *Campyllum stellatum*, *Fissidens adianthoides*, *Loeskyrium wickesii*, *Scorpidium revolvens*. К-24-13-04, К-63-4-04.

Paludella squarrosa (Hedw.) Brid. – 40 м над ур. м. – По влажным краям мочажин на низкотравно-осоково-моховых тундрах. Вместе с *Philonotis fontana*, *Scorpidium revolvens*. К-24-9-04, К-24-10-04.

Philonotis arnellii Husn. – 22 м над ур. м. gemm. – На осыпавшемся песчаном склоне к реке, покрытом разнотравьем. К-55-10-04.

P. tomentella Molendo – 250 м над ур. м. – На торфянистом берегу озера. К-42-1-04.

Philonotis fontana (Hedw.) Brid. – растения со спорогониями – 40–50 м над ур. м. – На влажных пятнах вымокания в осоково-моховой (с небольшой примесью *Salix arctica*) и в низкотравно-осоково-моховой тундрах; на мелкоземе в микропонижении по левому притоку р. Черная. Вместе с *Calliargon richardsonii*, *Paludella squarrosa*, *Scorpidium revolvens*. К-23-6-04, К-24-9-04, К-24-10-04.

Plagiobryum demissum (Hook.) Lindb. – 100 м над ур. м. – На продуктах разрушения скалы. К-41-ЕМ-03.

Plagiomnium medium (Bruch et al.) T.J. Кор. – 30–100 м над ур. м. – На пятнах мелкозема под пологом разнотравья. К-22-ЕМ-03, К-46-ЕМ-03.

Plagiothecium cavifolium (Brid.) Z. Iwats. – 400 м над ур. м. – В относительно сухих и тенистых расщелинах скальных выходов северной экспозиции. К-64-3-04.

P. denticulatum (Hedw.) Bruch et al. – 14 м над ур. м. – В тенистой нише туфового останца по берегу ручья. К-67-6-04. Отдельные стебельки среди печеночников.

Pleuroziopus ruthenica (Weinm.) Kindb. ex E. Britton – 50–300 м над ур. м. – В моховом покрове в кустарничково-мохово-лишайниковой тундре и на плоской части уступа туфовой гряды. Вместе с *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus loreus*. К-31-21-04, К-31-22-04, К-68-11-04.

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. – 40, 300 м над ур. м. – На довольно сухих мохово-осоковых кочках в низкотравно-осоково-моховых, осоково-моховых, кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах. Вместе с *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Dicranum majus* var. *orthophyllum*, *D. spadiceum*, *Loeskyrium wickesii*, *Pleuroziopsis ruthenica*, *Rhytidiadelphus loreus*. К-24-20-04, К-24-23-04, К-27-11-04.

Pohlia cruda (Hedw.) Lindb. – 15–30 – В трещинах скальных обнажений; в расщелинах скал и на почве по краю приморского обрыва. Вместе с *Amblystegium serpens*, *Bartramia ithyphylla*. К-8-ЕМ-03, К-23-ЕМ-03, К-37-3-04, К-49-11-04, К-49-28-04.

Pohlia wahlenbergii (F. Weber & D. Mohr) A.L. Andrews – 30 м над ур. м. – На пятнах мелкозема в истоках ручья. К-16-ЕМ-03, К-18-ЕМ-03, К-24-ЕМ-03.

Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm. – 22 м над ур. м. – На осыпающемся, покрытом разнотравьем, песчаном склоне к реке. К-55-7-04.

P. alpinum var. *fragile* (Bryhn) D.G. Long – 50–160 м над ур. м. – На пятнах мелкозема среди разнотравья и на плоской части уступа туфовой гряды. К-3-ЕМ-03, К-68-11-04.

Pseudobryum cinclidioides (Huebener) T.J. Кор. – 100 м над ур. м. – В осоково-моховой группировке на выположенном, заболоченном участке. К-33-2-04.

Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not. – 300 м над ур. м. – В покрове кустарничково-мохово-лишайниковой тундры. К-31-17-04.

Racomitrium lanuginosum (Hedw.) Brid. – 247–300 м над ур. м. – В расщелинах на мелкоземе в каменисто-песчаной пустоши, в моховом покрове кустарничково-мохово-лишайниковых тундр и на сухом мелкозернистом грунте по обочине старой тропы. Вместе с *Bucklandiella sudetica*. К-29-10, К-31-20-04, К-40-1-04.

Rhizomnium magnifolium (Horik.) T.J. Кор. – 40–50 м над ур. м. – На влажной почве по берегу небольшого ручейка; по влажным краям мочажин в низкотравно-осоково-моховых тундрах и на болоте. К-69-ЕМ-03, К-24-8-04, 70-4-04.

Rhytidiadelphus loreus (Hedw.) Warnst. – 54, 300 м над ур. м. – В покрове в осоково-моховой и кустарничково-мохово-лишайниковой тундрах. Вместе с *Aulacomnium palustre*, *Pleurozium schreberi*. К-25-3-04, К-31-21-04.

R. squarrosus (Hedw.) Warnst. (including *Rhytidiadelphus subpinnatus* (Lindb.) T.J. Кор.) – 40–93 м над ур. м. – На довольно сухих мохово-осоковых кочках в низкотравно-осоково-моховых тундрах и в мочажинах на осоково-моховых болотах. Вместе с *Hylocomium splendens*, *Sanionia uncinata*. К-24-22-04, К-24-24-04, К-57-1-04, К-69-4-04.

R. triquetrus (Hedw.) Warnst. – 50 м над ур. м. – На приморских скалах и осыпях. К-72-8-04. Собрала О. А. Мочалова.

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske – 30 м над ур. м. – На пятнах мелкозема среди разнотравья, в скальных расщелинах и по влажным краям мочажин в низкотравно-осоково-моховых тундрах. Вместе с *Dichodontium pellucidum*, *Pohlia wahlenbergii*. К-16-ЕМ-02, К-30-ЕМ-03, К-68-4-04 К-68-11-04.

Schistidium maritimum (Sm. ex R. Scott) Bruch et al. – 30–50 м над ур. м. – На приморских скалах и осыпях. К-8-ЕМ-03, К-10-ЕМ-03, К-73-4-04.

S. papillosum Culm. – 247 м над ур. м. – На мелкоземе в расщелинах среди камней в каменисто-песчаной пустоши. К-29-6-04.

S. rivulare (Brid.) Podp. – растения со спорогонами – 268 м над ур. м. – В русле ручья в кустарничково-моховой тундре. К-48-2-04.

Sciuro-hypnum plumosum (Hedw.) Ignatov & Huttenen (*Brachythecium plumosum* (Hedw.) Bruch et al.) – 40 м над ур. м. – На берегу небольшого ручейка во влажной осоково-моховой тундре с небольшой примесью *Salix arctica*. Вместе с *Dichodontium pellucidum*. К-23-7-04.

S. uncinifolium (Broth. & Paris) Ochyra & Zarnowiec (= *Brachythecium uncinifolium* Broth. & Paris) – 30–100 м над ур. м. – На пятнах мелкозема, камне и скальном обнажении в приморских травянистых сообществах. К-5-ЕМ-02, К-7-ЕМ-03, К-29-ЕМ-03.

Scorpidium revolvens (Sw. ex anon.) Rubers (*Limprichtia revolvens* (Sw. ex anon.) Loeske – 40, 200 м над ур. м. – По влажным краям мочажин и влажным западинам на низкотравно-осоково-моховой и кочковато-кустарничково (*Empetrum*)-травяной (*Parageum*) тундрах. Вместе с *Campylium stellatum*, *Fissidens adianthoides*, *Loeskyllum wickesii*, *Oncophorus virens*, *Paludella squarrosa*, *Philonotis fontana*. К-24-10-04, К-24-13-04, К-63-6-04, К-63-7-04.

Sphagnum compactum Lam. & DC. – 54, 300 м над ур. м. – В покрове осоково-моховой и кустарничково-мохово-лишайниковой тундрах и на сухом мелкозернистом грунте на обочине старой тропы. К-25-4-04, К-31-18-04, К-40-5-04.

S. girgensohnii Russow – 22, 300 м над ур. м. – В покрове кустарничково-мохово-лишайниковой тундры. К-31-18-04.

S. lindbergii Schimp. – 30 м над ур. м. – В микропонижениях во влажном осоково-мохово-разнотравном лугу. К-35-3-04.

S. teres (Schimp.) Ångstr. – 100–300 м над ур. м. – В осоково-моховом понижении на заболоченном участке; на ситниково-осоково-сфагновом болоте. К-33-1-04, К-55-2-04.

S. warnstorffii Russow – 22, 112 м над ур. м. – По краям мочажин и на плоской поверхности на ситниково-осоково-моховых болотах. К-45-3-04, К-55-3-04.

Tetraplodon mnioides (Hedw.) Bruch et al. – растения со спорогнонами – 137–170 м над ур. м. – На мелкозем в сухих каменистой лишайниковой и кустарничково-лишайниково-моховой тундрах. К-43-2-04, К-58-15-04.

Trachycystis flagellaris (Sull. & Lesq.) Lindb. – 15–50 м над ур. м. – На приморских скалах и осыпях. Вместе с *Amblystegium serpens*, *Bryhnia hulthenii*. К-49-13-04, К-49-21-04, К-72-5-04 5.VII. 04.

Trichostomum crispulum Bruch – На пятнах мелкозема среди разнотравья, во влажных расщелинах на приморских скалах и осыпях. Вместе с *Amblystegium serpens*, *Bryhnia hulthenii*. К-40–ЕМ-03, К-47–ЕМ-03, К-49-21-04, 49-К-17 2.VII. 04; К-72-5-04.

Ulota phyllanta Brid. – 50 м над ур. м. gemm – На приморских скалах и осыпях. К-73-4-04. Собрала О. А. Мочалова.

Warnstorfia exannulata (Bruch et al.) Loeske – 22 м над ур. м. – На ситниково-осоково-сфагновом болоте. К-55-1-04. Вместе с *Calliergon richardsonii*.

БРИОГЕОГРАФИЯ АЛЕУТ

При изучении распространения мохообразных в Северной Пацифике, постоянно сталкиваешься с ареалами, неожиданно прерывающимися на переходе Азия–Америка и наоборот, хотя современные природные условия по ту сторону океана вполне позволяли бы этим видам произрастать там. Так, *Gyrothya underwoodiana* М.А. Howe, *Ulota phyllantha* достигают западной части Алеутской дуги, но не проникает в Азию, *Jungermannia exsertifolia* Steph. s. str., *Brachythecium udum* встречаются на Командорах, но не обнаружены восточнее и т. д. Наблюдаются причудливые разрывы, когда вид, распространенный в Америке, включая Аляску и некоторые острова Алеутской гряды, не встречается в Азии севернее 44 параллели (например *Radula obtusiloba* Steph., *Kindbergia praelonga* (Hedw.) Ochya). Такие факты отражают как геологическую и климатическую историю развития региона, так и историю миграций конкретных видов. Фактически мы сталкиваемся с двумя противоположными процессами: сокращение площади, занятой конкретным видом, и ее увеличение. Эти процессы могут идти одновременно, но в разных частях ареала.

При всем разнообразии северопацифических видовых ареалов, охватывающих как Азию, так и Америку, даже при беглом анализе выявляется три группы таксонов, различающиеся распространением, а в большинстве случаев и экологическими предпочтениями. У одних азиатские и американские части ареала связываются через Берингию, у других – через Хультецию (Tatewaki, 1963a), флористическую провинцию, охватывающую Алеутские острова. Виды, свойственные каждой из групп, весьма значительно различаются по экологическим предпочтениям. Это или арктические, как *Mesoptychia sahlbergii* Lindb., *Cinclidium arcticum*, распространенные в арктической Пацифике, или бореальные и неморальные, как виды родов *Porella* и *Radula*, *Cladopodium pellucinerve*. Кроме того, остается еще одна, наиболее крупная группа таксонов – распространенных как в районе Берингии, так и на Алеутской дуге.

Современный флористический состав и миграция видов по Алеутской дуге тесно связаны и даже являются частью истории заселения Алеут в целом. За исключением возможности дальнего переноса, при котором вид мог непосредственно, например из Японии попасть на Алеуты, выделяются два типа перемещения, противоположные друг другу: западное и восточное. Однако при кажущейся простоте (всего два типа перемещения) рассмотрение этого вопроса обрастает определенными сложностями, а именно необходимостью разрешения следующих вопросов: откуда вид попал на Камчатский полуостров или на полуостров Алеутского хребта? Не наблюдаем ли мы двустороннюю недавнюю миграцию одних и тех же видов с запада на восток и с востока на запад? Не совершалась ли изначально миграция вида через Берингию, а заселение Алеут – результат одностороннего (или двустороннего) перемещения видов в направлении противоположного континента – является лишь вторичным заполнением разрыва? К сожалению, лишь в единичных случаях мы можем ответить на эти вопросы однозначно.

Интересные данные об изменении ареала *Selaginella selaginoides* (L.) Link. в течение позднего плейстоцена и голоцена приводят С. J. Heusser и Y. Igarashi (1994). Так, в настоящее время этот вид известен в Северной Пацифике из Японии (горные районы Хонсю и Хоккайдо), Южной Камчатки и Северных Курил, Алеутских островов, южной части штата Аляска и Британской Колумбии. Однако в позднем плейстоцене вид известен лишь из Хоккайдо и штата Вашингтон. При более детальном рассмотрении выясняется, что Японско-Американский разрыв ареала заполнялся неоднократно,

и каждый раз заполнение разрыва происходило от континентов к центру Алеутской дуги. Важным следствием этой работы является очевидность того, что без привлечения палеоботанических доказательств распространения таксона заключения о направлении миграций в настоящее время (или вообще их наличии) могут оказаться ошибочными.

Иными словами, распространение вида могло происходить через Берингийский мост лишь во время существования определенных условий, обусловленных климатом и орографическим строением территории, имевших место во время существования самого моста. В дальнейшем, при погружении моста и значительном изменении климатических условий как в оставшейся части Берингии, так и на прилегающих территориях, вид исчезает в местах своего первоначального распространения, но начинает распространяться по Командоро-Алеутской дуге. Таким образом, создается впечатление первичности его миграции именно по этому пути. Справедливость этой точки зрения косвенно подтверждается находениями некоторых видов сосудистых растений на мелких островах вблизи Берингова пролива (о-ва Прибылова и др.), но отсутствии их на Чукотке и северной Аляске (Крестов, 2004). Такое распространение заставляет считать те же виды на Алеутах лишь нашедшими свою нишу реликтами, некогда имевшими сплошное распространение. Ранее конца плейстоцена миграции, несомненно, происходили, ареалы прерывались, и до нашего времени остались лишь такие обрывки информации, как точечные находения *Metacalypogeia cordifolia* (Steph.) H. Inoue, *Acrobolbus ciliatus* (Mitt.) Schiffn., *Taxiphyllum deplanatum* (Bruch & Schimp. ex Sull.) Fleisch. на Атту. Также ряд видов (например из рода *Porella*) широко распространены в Северной Америке и Юго-Восточной Азии, но отсутствуют или лишь слегка заходят на Алеуты. Единый ареал этого вида был давно расчленен, а их нынешнее распространение – явление реликтовое либо связанное с вторичным заполнением некогда образовавшегося разрыва. Однако уже сам факт наличия разрывов в ареале или прерывания ареала, при наличии подходящих условий произрастания, заслуживает описания и позволяет лучше понять специфику азиатской и американской частей Северной Пацифики.

Сильно затрудненное проникновение видов на отдельные, далеко отстоящие от континентов острова, с одной стороны, приводит к более низкому количеству видов на острове, чем это могло бы быть, если он находился бы рядом с побережьем. Однако, с другой стороны, небольшое количество попадающих видов теоретически должно приводить к ослаблению межвидовой конкуренции, а значит, и сохранению малоконкурентоспособных (в современных условиях) таксонов в географически изолированных от своего основного ареала местонахождениях, даже в чуждых им сообществах. Только этим, видимо, можно объяснить нахождение на о. Атту печеночника *Acrobolbus ciliatus*, встречающегося в Северной Америке на востоке – в Аппалачах (Schofield, 1988) и имеющего основной ареал в Китае (Сикким, Гималаи, Тайвань) и Японии (о-ва Хонсю, Кюсю) (Yamada, Iwatsuki, 2006).

Алеутская дуга, характеризующаяся на большей своей части активным современным вулканизмом (хотя на Командорах проявления вулканизма позднее нижнего миоцена отсутствуют), вряд ли представляет благоприятное место в качестве миграционного моста или для произрастания видов неактивных в генеративном отношении. Такую точку зрения высказывает П. В. Крестов (2004). Основным выводом, сделанный автором по этому вопросу, сводится к тому, что считать Хультению «... вообще сколь-нибудь значимым путем миграции азиатской и североамериканской флор (Tatewaki, 1963a) представляется сомнительным в силу ряда геологических и климатических процессов в истории формирования суши в Северной Пацифике, нашедших отражение в современном состоянии флоры региона» (Крестов, 2004, с.1757).

Действительно, активный вулканизм, имеющий место на Алеутах, препятствует не только миграциям, но и развитию биоты вообще; разобщенность островов глубокими проливами, достигающими 3 000 и более метров глубины, не осушавшимися даже в периоды наибольших регрессий океана, как бы «ставит крест» на возможности миграций через Хультению. Однако все эти препятствия относительно легко преодолеваются мохообразными. Перечислим их некоторые широко известные особенности. Прежде всего, это мелкие размеры, дающие возможность находить экологические микрониши, в которых они переживают периоды катаклизмов. В отношении современного вулканизма это было нами ранее показано на примере Ключевской группы вулканов на Камчатке (Бакалин, 2006). Во-вторых, пойкилогидричность мохообразных позволяет переносить длительное пересыхание, и, таким образом, даже сильные локальные колебания климата могут не оказывать на них значительного воздействия. Наконец, в-третьих, большая легкость и более мелкие размеры спор мохообразных по сравнению с семенами сосудистых растений и, соответственно, облегченный перенос зачатков мохо-

образных как ветром, так и птицами по сравнению с семенными растениями. Перечисленные факторы показывают, что значение Хультении в качестве миграционного пути для мохообразных может оказаться значительно большим, чем для сосудистых растений. Кроме того, необходимо отметить, что наряду с очевидными «минусами» этого пути (разобщенность, вулканизм) Алеуты обладают и очевидными «плюсами» – менее суровым, чем на Чукотке и севере Аляски, и мягким климатом. Последнее оказывается особенно важным для распространения и сохранения теплолюбивых таксонов. К сказанному необходимо добавить, что перечисленные климатические особенности Алеут, островной эффект способствуют не только миграциям (в настоящее время или в прежние эпохи), но и сохранению таксонов в качестве реликтов исчезнувших флористических комплексов.

Алеутская дуга, протянувшаяся от Камчатского п-ова до п-ва Аляска на более чем 2 500 км, в геоморфологическом плане представляет собой вздымание Беринговоморской плиты, напозающей на Тихоокеанскую платформу. В топографическом (и, как следствие, флористическом, ср.: Tatewaki, 1963б) плане на протяжении дуги выделяются три отграниченные группы островов:

– Командоры (наиболее крупные о-ва Беринга и Медный). Отстоят от Камчатки на 180 км, а от Атту на 300 км.

– Ближние о-ва (Атту–Агатту). Отстоят от Командор на 300 км, от ближайшего на востоке о. Киска, на 230 км.

– группа о-ов Киска–Уникак. Последний отделен от п-ова Аляска узким проливом. Наиболее крупные о-ва: Киска, Амчитка, Атка, Адак, Амля, Умнак, Акутан, Уникак.

Происходящие гляциоэвстатические трансгрессии и регрессии моря объединяли и разъединяли отдельные острова, но никогда не приводили к образованию сплошного моста суши «Камчатка – Аляска». Это объясняется тем, что группы островов на Алеутской дуге отделены друг от друга проливами со средней глубиной от 200 до 1 000 м, а глубина пролива, отделяющего Командоры от остальной части Алеутской дуги, вообще превышает 3 400 м. В историческом аспекте климат Алеут существенно отличался от современного: сурового по ветровому режиму, влажного и относительно мягкого (2,1–4,7 °С – средняя годовая температура), с незначительными перепадами температур между зимними и летними месяцами (Viereck, Little, 1975). Во времена плейстоценовых оледенений Тихий океан, по некоторым данным (Heusser et al., 1985), покрывался океаническими льдами на 1 500–1 800 км южнее современной границы распространения и на юге достигал японского о. Хоккайдо. Последнее свидетельствовало, вероятно, о существовании континентального и довольно сухого климата. С другой стороны, имеются противоположные сведения о том, что даже на южной стороне Берингийского моста в фазы наибольших похолоданий климат был относительно мягкий и летом влажный, с годовой амплитудой около 15 градусов (Сергин, Щеглова, 1976). Повышенная в целом влажность воздуха способствовала формированию значительных по протяженности ледников. Причем на полуострове Алеутского хребта и даже на ближайшем к нему о. Уникак оледенение было покровным (Viereck, Little, 1975), а на других островах, включая Командоры (Камчатка..., 1974), заметны следы горно-долинного оледенения. На фоне происходящих гляциоэвстатических колебаний моря, а также развития и деградации ледников возрастала вулканическая активность Алеутской дуги (Wood, Kienle, 1990).

В рамках описания феномена флоры печеночников Алеутской дуги, в основе работы лежало составление списков видов по каждому из островов Алеут и последующий анализ закономерностей распространения. Нами были использованы собственные неопубликованные материалы, предоставленный доктором W. B. Schofield (Канада) неопубликованный список печеночников о. Атту, а также литературные источники (Bartram, 1938; Clark, Frye, 1942, 1946, 1948; Davison, Smith, 1992; Evans, 1914; Eyerdam, 1952; Hattori et al., 1974; Person, 1946, 1947, 1962, 1963, 1968, 1969; Persson, Gjaerevoll, 1961; Schofield, 1988, 2004; Sharp, Hattori, 1967). При рассмотрении распространения видов на сопредельных территориях (Камчатка, Чукотка, Аляска) нами были использованы работы V. A. Bakalin (2005) и I. V. Chernyadjeva (2005) по Камчатке, О. М. Афониной и Й. Дуды (1993) и Афониной (2004) по Чукотке, W. C. Steere и Н. Inoue (1978), I. Worley и Z. Iwatsuki (1970) и Worley (1970) по Аляске, а также ряд небольших статей дополняющих сведения, изложенные в вышеперечисленных публикациях (Константинова, Кузьмина, 2002; Potemkin, 1995) и многочисленные гербарные образцы, большей частью собранные автором, хранящиеся в крупнейших гербариях печеночников России: VLA и КРАBG. Также были использованы работы Н. А. Константиновой (2000) и R. M. Schuster and N. A. Konstantinova (1996), содержащие карты распространения некоторых видов, встречающихся на Алеутах и сопредельных территориях.

В итоге выяснилось, что для о. Беринга известно 103 вида печеночника и 23 вида мхов, для о. Медный – 94 и 92, Атту – 92 и 136, Агатту – 4 и 2, Бульدير – 2, Киска – 4 и 4, Амчитка – 53 и 84, Адак – 6 и 9, Атка – 15 и 27, Амля – 5 и 1, Умнак – 4 и 2, Уналашка – 24 и 59, Акутан – 16 и 4, Унимак – 11 и 14. Разумеется, несмотря на небольшие размеры, активный вулканизм, удаленность от континента и, как следствие, обедненность флоры, приводимые в литературе для *некоторых* островов списки по 4–5 видам составляют не более 10 % действительного их количества. Достоверные сведения имеются по печеночникам лишь по о-вам: Беринга, Медный, Атту и Амчитка, а по мхам: Медный, Атту и Амчитка.

Как отмечает П. В. Крестов (2004), происходящие трансгрессии и регрессии уровня океана не могут сравниться по степени влияния на биоту с активным вулканизмом, а отбор видов во флору острова шел преимущественно по критерию степени генеративной активности. Предположение Крестова, высказанное на основе анализа распространения и особенностей флоры сосудистых растений, может быть верно и для мохообразных. Так, исследования печеночников различных районов активного вулканизма и современной ледниковой деятельности на Камчатке и Курильских островах (Бакалин, 2006 и др.) показало ту же тенденцию, а именно: смещение спектра в сторону видов генеративно активных и существенного снижения таксономического разнообразия флоры в целом, по сравнению с флорами прилегающих горных систем без проявления активного вулканизма. Попутно, однако, отметим, что в условиях островных флор крайне трудно отделить причины снижения разнообразия на том или ином острове: с влиянием ли вулканизма или с трудностью заноса зачатков растений. Так, например, ряд неактивных в генеративном отношении видов (*Tetralophozia setiformis* (Ehrh.) Schljakov и др.) не известен как на Алеутах, в узком смысле, так и на Командорах, хотя на последних активный вулканизм в «надводную» фазу существования отсутствовал.

Нами был проанализирован список видов печеночников, общих для четырех наиболее хорошо изученных островов Алеутской дуги. Это 25 видов разной экологии, причем высокая генеративная активность (или частое образование вегетативных органов размножения) в настоящее время свойственна лишь половине из них: *Blasia pusilla* L., *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dumort., *Diplophyllum albicans* (L.) Dumort., *D. taxifolium* (Wahlenb.) Dumort. и др., но совершенно не свойственна *Conocephalum conicum* (L.) Underw., *Nardia scalaris* S. Gray, *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe и др. Из мхов общими для трех наиболее хорошо изученных островов (Медный, Атту и Амчитка) общими являются 34 вида, из которых частое образование спорогонов свойственно 12 видам (35 %). Эти данные показывают относительность значимости генеративной активности для формирования островных бриофлор, но могут считаться косвенным доводом в пользу возможности сохранения реликтов на островах.

Рассмотрим северопацифические части ареалов некоторых видов, интересных в фитогеографическом плане.

Anastrepta orcadensis (Hook.) Schiffn. встречается в Японии (Хонсю), дальше, при продвижении на северо-восток, появляется на Алеутских о-вах (Атту, Акутан), далее найден на тихоокеанском побережье северо-западной Северной Америки южнее п-ова Аляска и на Аляскинском хребте (Persson, 1946, Evans, 1914). Таким образом, очевидно, что его распространение в Северной Америке привязано к району оконечности Алеутской дуги.

Anastrophyllum sphenoloboides R.M. Schust. имеет преимущественно циркум-арктический ареал, но проникает на юг по горным цепям. Обмен между американскими и азиатскими частями ареала, вероятно, осуществлялся по берингийскому мосту суши. Наиболее южные местонахождения в мире зарегистрированы на п-ове Камчатка (Срединный хребет; Bakalin, 2003) и на о. Амчитка. На п-ове Аляска вид отсутствует, а встречается только в арктической части Северной Америки.

Американские и азиатские части ареала некоторых неморальных видов имеют изолированные местонахождения на Алеутской дуге. Примером видов этой группы является *Bazzania tricrenata* (Wahlenb.) Trev., известный с о. Атту и о. Амчитка (рис. 2).

Cladopodiella francisci (Hook.) H. Buch ex Jørg. не известен ни на Чукотке, ни на Аляске. В Америке ведет себя как амфиатлантический вид. Широко распространен в бореальной и умеренной западной Пацифике: Камчатка, Курильские о-ва, Япония (Хоккайдо). Обнаружен на о. Беринга.

Conocephalum japonicum (Thunb.) Grolle – вид обычный на востоке Азии, включая ее субтропическую часть. R. M. Schuster (1992) указывает, что его распространение часто связано с человеком и он встречается даже в центре загрязненного Токио. На севере ареала эта связь с антропогенными местообитаниями постепенно теряется. Еще на Южной Камчатке этот вид иногда обнаруживается на обочинах дорог, однако севернее он приурочен к сухим или влажным приморским скалам или

к разного рода местам с нарушенным в результате естественных процессов напочвенным покровом, как, например, травертиновые купола в местах выходов горячих источников в Центральной и Северной Камчатке. Самое северное его местонахождение находится на Чукотском п-ове (Афонина, Дуда, 1993) (рис. 3).

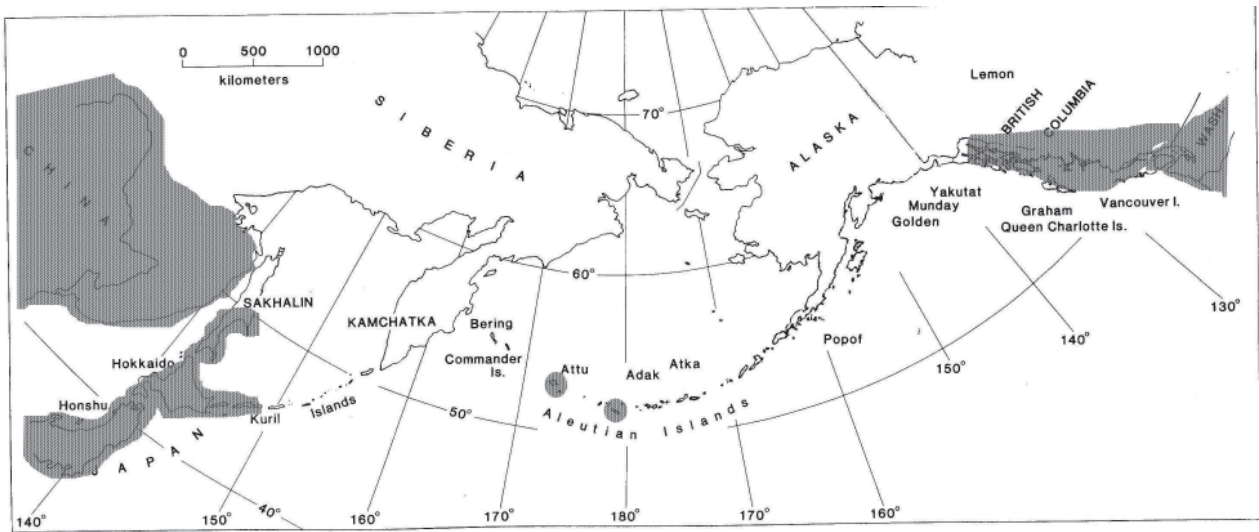


Рис. 2. Распространение *Vazzania tricrenata* (Wahlenb.) Trev. в Северной Пацифике

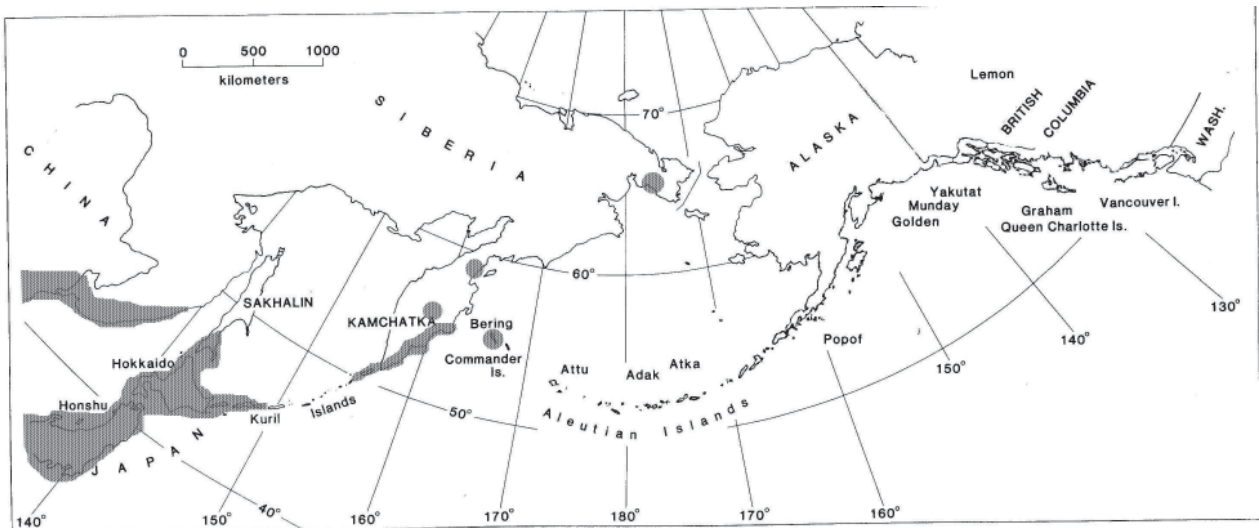


Рис. 3. Распространение *Conocerphalum japonicum* (Thunb.) Grolle в Северной Пацифике

Crossogyna autumnalis (DC) Schljakov – широко распространен в западной части Северной Америки, заходит даже в Арктику. С другой стороны Тихого океана вид начинает часто встречаться южнее 47° с. ш., но весьма редок севернее. Отсутствует на Чукотке и известен лишь из двух точек на Камчатке. Не найден он и на Командорах, но на Алеутах обнаружен на о-вах Уналашка и Акутан.

Frullania nisqualensis Sull. – вид, широко распространенный в Арктике, и связь между азиатскими и американскими популяциями осуществлялась через Берингию. В Америке распространен в северо-западной ее части (штат Аляска). В Азии это Чукотка и северная Якутия. Южнее (на Камчатке) вид не известен, но распространен на Алеутах (Атту, Киска, Амля, Умнак, Уналашка). Не является ли его нахождение на Алеутах реликтовым периодов оледенений?

Eremonotus myriocarpus (Carrington) Lindb. & Kaal. ex Pearson – Н. А. Константинова (Konstantinova, 2001) характеризовала распространение вида, известного в Пацифике из северо-восточного Китая, Японии, Корякского нагорья и Чукотки – в Азии и из Британской Колумбии – в Америке, как монтанное дизъюнктивное. Недавние, лишь частью опубликованные исследования автора (Bakalin, 2005;

Bakalin, Cherdantseva, 2006) показали, что он довольно широко распространен на Курильских о-вах и Камчатке, а также является обычным видом на Командорах, известен и на о. Атту.

Gyrothyrta underwoodiana M. Howe – представитель монотипного рода, часто приводящийся как пример эндемичного семейства (*Gyrothyraeaceae*) северо-западной Северной Америки. Последнее описание его распространения, снабженное картой, было опубликовано W. B. Schofield (2004). Вид распространен от оконечности п-ва Аляска, с небольшими перерывами до о. Атту, однако дальше на запад не встречается. Ареал охватывает юг штата Аляска и далее вытягивается на юг вдоль тихоокеанского побережья. Возможно, мигрирует в западном направлении, поскольку его распространение на о. Атту привязано в основном к азональным местообитаниям, как обочины дорог.

Herbertus aduncus (Dicks.) S. Gray – вид, широко распространенный в Берингии и проникающий южнее по горным цепям, где встречается, однако, значительно реже. Редкий на Камчатке (где встречается только на западном побережье и, вероятно, является третичным реликтом), совсем не найден на Командорах, однако известен на Алеутах с о-вов Атка, Амля, Уналашка, Акутан. Природные условия вполне могли бы позволить ему расти и на Командорах, и отсутствие его там, видимо, объясняется временным фактором и затрудненностью переноса зачатков.

Hygrobliella laxifolia (Hook.) Spruce – в Америке распространение разорвано на две части – Атлантическую и Тихоокеанскую, однако притихоокеанский ареал не охватывает штат Аляска. Отсутствует вид и на Чукотке, но часто встречается на Камчатке и Курильских о-вах. Также известен из Японии. Найден на Командорах и о. Атту.

Jungermannia exsertifolia Steph. s. str. – вид (или подвид, при принятии более широкой трактовки), распространенный в Восточной Азии. Ранее был известен из Китая, Кореи и Японии (Vana, 1973). Исследования последних 15 лет показали наличие его и значительно севернее: Курильские о-ва, Камчатка (Bakalin, 2003), Корьякское нагорье (Константинова, Кузьмина, 2001) и Чукотский п-ов (Афонина, Дуда, 1993). В Америке вид не известен.

Kurzia makinoana (Steph.) Grolle s. lat (including *K. sylvatica* (A. Evans) Grolle) распространен в восточной части Северной Америки, в странах Западной Европы (где редок), также известен из Японии и юго-восточного Китая. Недавно также был выявлен на Камчатке и Курильских островах. Очевидно, что в распространении наблюдается разрыв между азиатской частью и восточноамериканской. Нами обнаружен на о. Беринга.

Kurzia pauciflora (Dicks.) Grolle представляет пример распространения зеркально противоположного *K. makinoana*. В Азии пока не известен, но произрастает в северо-западной части Северной Америки. Обнаружен и на западной оконечности п-ва Аляска, а далее появляется на о. Атту (рис. 4).

Lophocolea cuspidata (Nees) Limpr. – распространение этого вида в Пацифике исключительно интересно неравномерностью проникновения на север. В азиатской части ареала он не проникает се-

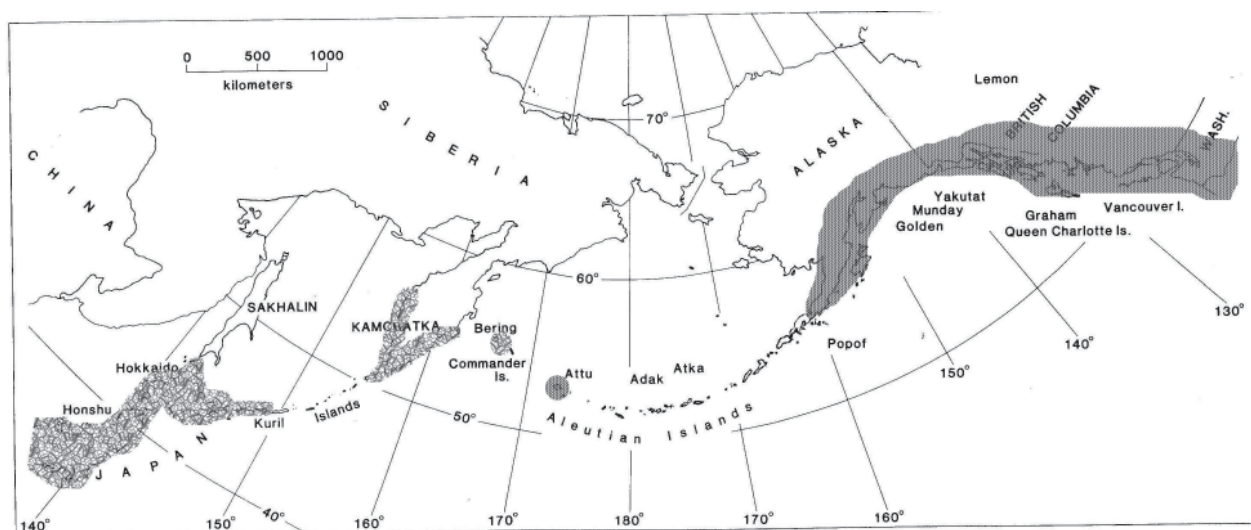


Рис. 4. Распространение *Kurzia makinoana* (Steph.) Grolle (неправильная сетка) и *Kurzia pauciflora* (Dicks.) Grolle (зигзагообразная штриховка) в Северной Пацифике

вернее 44° с. ш. (Приморский край и Южные Курилы), в то время как в Америке доходит до средних частей штата Аляска (60–65° с. ш.). Через п-ов Аляска вид достигает о. Амчитка.

Lophozia silvicoloides Kitag. и *L. lacerata* Kitag. – виды с преимущественно восточноазиатским распространением, в Америке не известные. Встречаются на Камчатке и известны на Командорах.

Macrodiplophyllum imbricatum (M. Howe) Perss. представляет собой самый наглядный пример западного проникновения. Вид распространен повсюду вдоль побережья п-ова Аляска и несколько южнее, хотя становится редок уже в Британской Колумбии, южнее острова Ванкувер. Проникает на запад по Алеутской дуге (о-ва Унимак, Акутан, Атка, Атту, Беринга), достигая таким образом Восточного полушария, но не переходя на Камчатку (рис. 5).

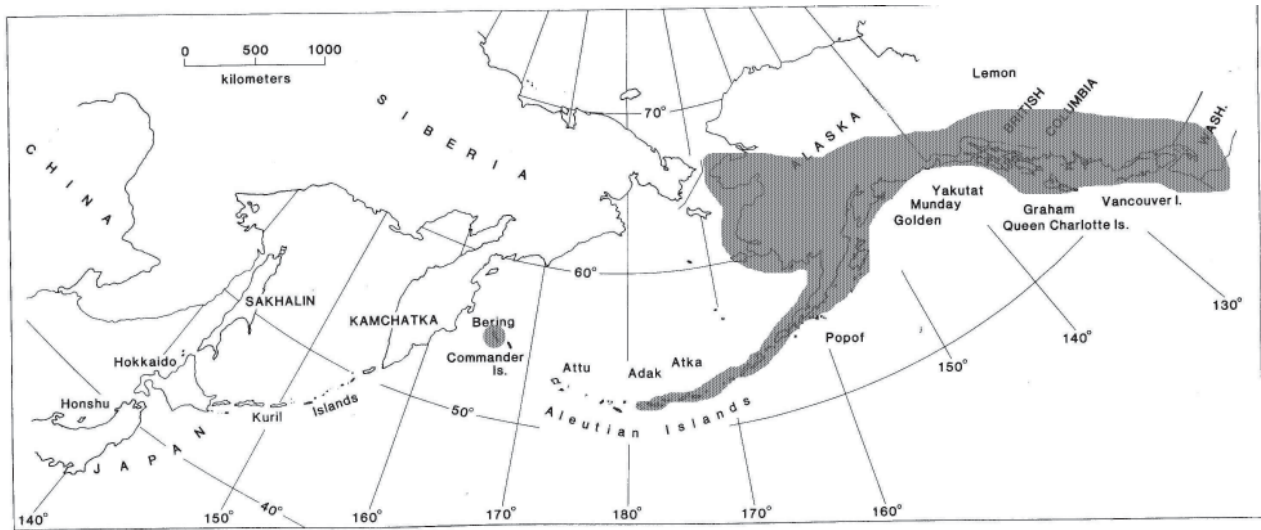


Рис. 5. Распространение *Macrodiplophyllum imbricatum* (M. Howe) Perss. в Северной Пацифике

Marsupella boeckii (Austin) Lindb. ex Kaal. – в Северной Америке вид привязан в распространении к северо-востоку, встречаясь в Гренландии и штате Майн. В то же время он широко распространен в северо-восточной Азии, хотя всюду тяготеет к районам с океаническим климатом. Обнаружен на о-вах Беринга и Медный.

Marsupella brevissima (Dumort.) Grolle – в Америке очень редок и обнаружен в штате Аляска (в том числе арктической его части), в Британской Колумбии и Гренландии. В северо-западной Пацифике довольно широко распространен на Чукотке и в горах Камчатки. Достигает Командор и встречается на о. Атту.

Metacalypogeia cordifolia – таксон распространен в Юго-Восточной Азии (Япония, Китай, Корея, южная часть Приморского и Хабаровского краев России). Нахождение на Алеутах отстоит более чем на 2 500 км от основного ареала и является результатом дальнего переноса или реликтовым остатком ареала существовавшего до начала плейстоцена (рис. 6).

Moerckia blyttii (Moerck.) Brockm. до последнего времени не был известен в Азии вовсе. Лишь в 1985 г. было опубликовано его нахождение из гор северной части о. Хонсю (Япония) (Inoue, 1985). В Америке вид относительно нередок в Британской Колумбии и на Аляске. В настоящее время выявлено, что *M. blyttii* встречается также на Курильских о-вах, Командорах, Атту и Южной Камчатке (рис. 7).

Mylia taylorii (Hook.) S. Gray – распространен на севере Берингии – на Чукотке и в арктической Аляске, широко распространен и южнее, однако в западной Пацифике наблюдается промежуток в распространении. Так вид не выявлен на Камчатке и на Северных Курилах. Ближайшие местонахождения лежат в Приморском и Хабаровском краях Дальнего Востока России (Konstantinova et al., 2002). На Алеутской дуге вид известен на о-вах Амчитка и Атту.

Ряд видов роднят Камчатку с Командорами, но не известны далее на Алеутах в узком смысле и обнаруживаются уже лишь на Аляске. Это *Nardia breidlerii* (Limpr.) Lindb., *Saccobasis polita* (Nees) Schiffn., *Scapania cuspiduligera* (Nees) Mull. Frib., *S. hyperborea* Jørg.

Plagiochila schofieldiana H. Inoue и *P. semidecurrens* Lehm. et Lindenb. var. *alaskana* (A. Evans) H. Inoue продвигаются по Алеутской дуге в западном направлении, однако не достигают даже Командор. В Восточной Азии оба таксона не известны. Первый из них еще известен на о. Атту, а второй достигает лишь о. Уналашка.

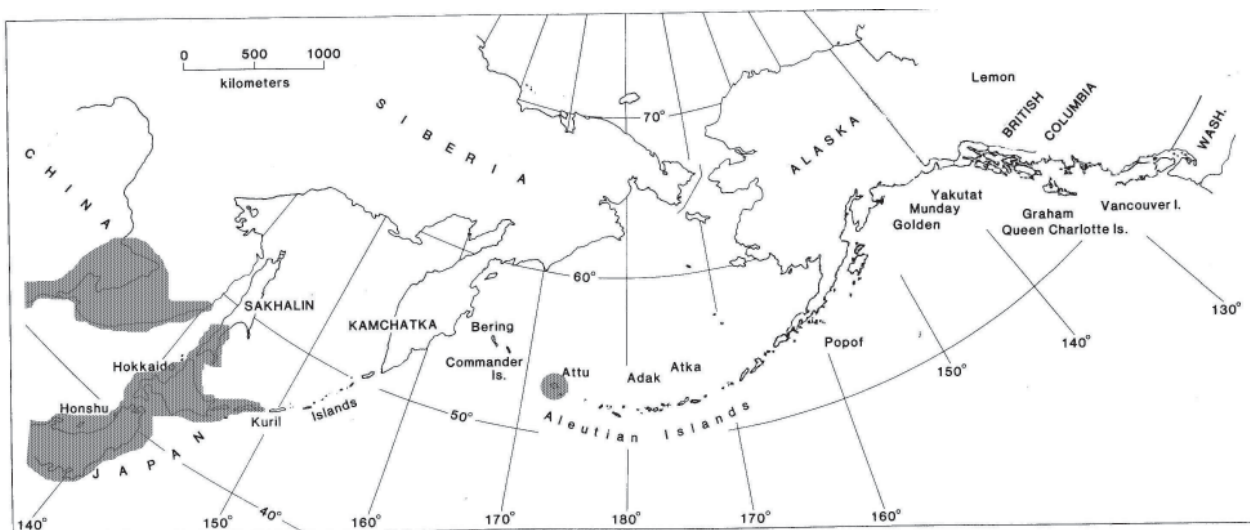


Рис. 6. Распространение *Metacalypogeia cordifolia* в Северной Пацифике

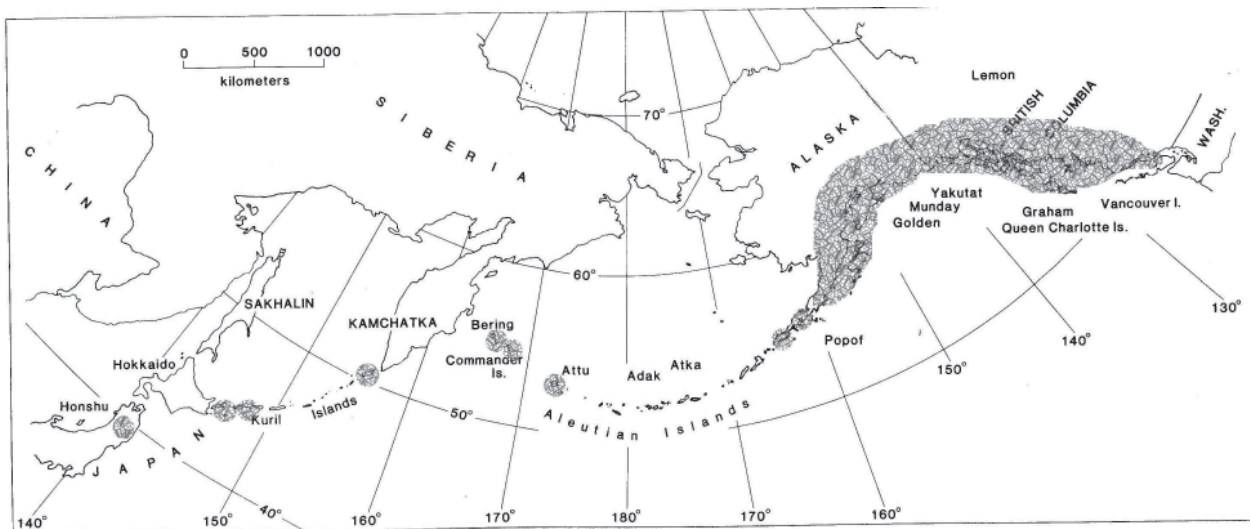


Рис. 7. Распространение *Moerckia blytti* (Moerck.) Brockm. в Северной Пацифике

Plectocolea infusca Mitt. var. *ovalifolia* Amakawa – таксон в Америке не известный. В Восточной Азии ареал охватывает Японию, Курильские о-ва, Камчатку и Командоры (о. Медный). Однако отметим, что таксон чрезвычайно близок к *Plectocolea obscura* A. Evans (= *Jungermannia evansii* Vana), распространенной в Северной Америке, и возможно даже, что названия их – синонимы. Такая постановка вопроса сводит «на нет» рассуждения о степени проникновения вида в восточном направлении.

Porella cordeana (Huebener) A. Evans, *P. fauriei* (Steph.) S. Hatt, *P. vernicosa* Lindb. – не распространяющиеся севернее 44° с. ш. в Восточной Азии (Приморский край) достигают 60° на Аляске и встречаются на Алеутской дуге, не доходя до Командор. Ареал всех этих видов обрывается на о. Атту. *P. platyphylla* также не известен в северо-восточной Азии: ни на Камчатке, ни на Чукотке, хотя в Америке достигает даже арктической части штата Аляска. Проникает по Алеутам до Командор, где обнаружен на о. Медный. Сходное распространение наблюдается у *Radula obtusiloba* Steph., известного в Восточной Азии южнее 44° с. ш. (Приморский край, Россия) (рис. 8).

Radula prolifera Agnell широко распространен в арктической Берингии (в том числе на севере штата Аляска), южнее, уже в азиатской части, проникает по горным хребтам Камчатки до 55° с. ш. и встречается на Командорах, о-вах Атту, Амчитка и п-ве Аляска.

Riccardia aeruginosa Furuki – восточноазиатский вид, сравнительно недавно описанный из Японии (Furuki, 1991), и распространение его пока еще слабо изучено. В последние годы был выявлен нами на Курильских о-вах и на Командорах, при этом не обнаружен на Камчатке. Сходным распространением характеризуется и *R. chamaedryfolia* (With.) Grolle, достигающий о. Атту и известный

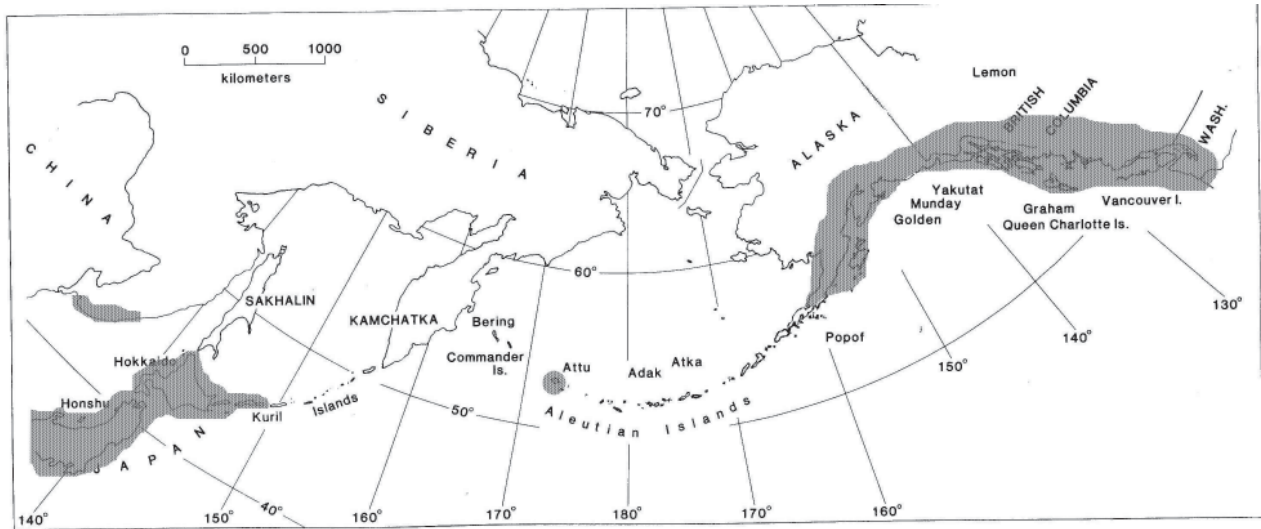


Рис. 8. Распространение *Radula obtusiloba* Steph. в Северной Пацифике

на Камчатке из реликтового местонахождения на западе полуострова, но не встречающийся на остальных островах Алеутской дуги и даже на п-ове Аляска.

Bryhnia hultenii E. V. Bartram in Grout. – распространен в Восточной Азии, а также известен на западной оконечности штата Аляска (рис. 9).

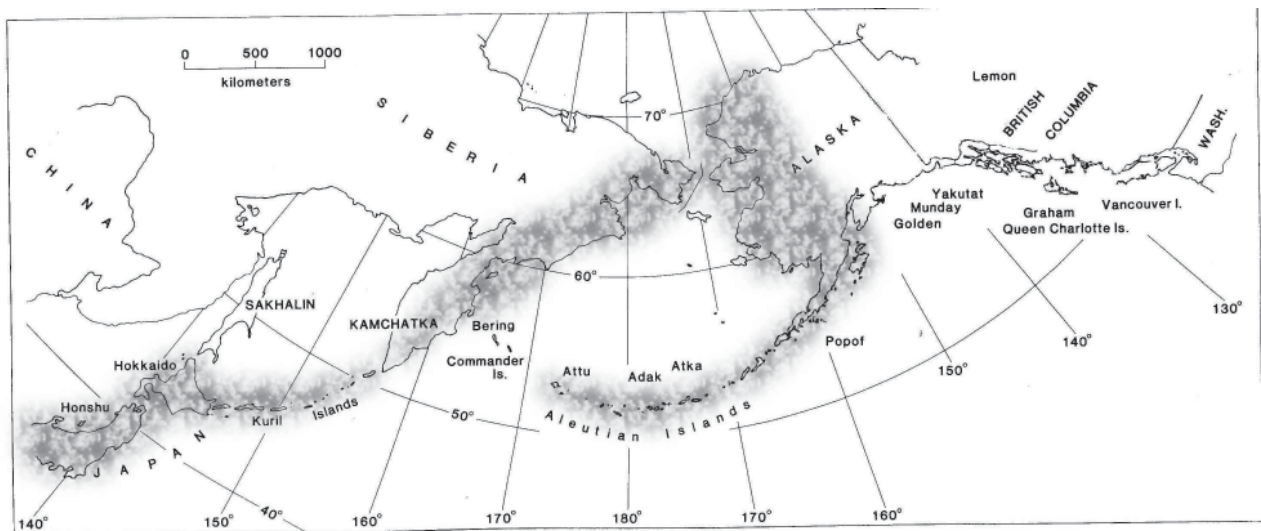


Рис. 9. Распространение *Bryhnia hultenii* E.V. Bartram in Grout в Северной Пацифике

Claopodium bolanderi Best – широко распространен на западном побережье Северной Америки, встречается на Алеутской дуге на о-вах Медный и Атту (рис. 10)

Dicranum howellii Ren. & Card. – распространен на западном побережье Северной Америки (Аляска, Британская Колумбия, Вашингтон, Орегон, Айдахо, Монтана, Калифорния), на Алеутах встречен на Амчитке. В Азии отсутствует.

Driptodon patens (Hedw.) Brid. – дизъюнктивный бореальный вид, встречается в Пацифике на западном побережье Северной Америки, в Азии отсутствует. На Алеутской дуге обнаружен на Атту и Уналашке.

Herzogiella adscendens (Lindb.) Z. Iwats. & W. B. Schofield – восточноазиатско-западно-североамериканский вид. На Алеутах известен с о. Медный, а в Америке из изолированного местонахождения на п-ве Аляска.

Hydrohypnum smithii (Sw. in Lilj.) Broth. – распространен в приатлантических районах Европы и Северной Америки, в Пацифике встречается на западном побережье Северной Америки, но отсутствует в северо-восточной Азии и появляется только на Северных Курилах (Парамушир, 50° с. ш.). На Алеутах встречен только на о. Атту.

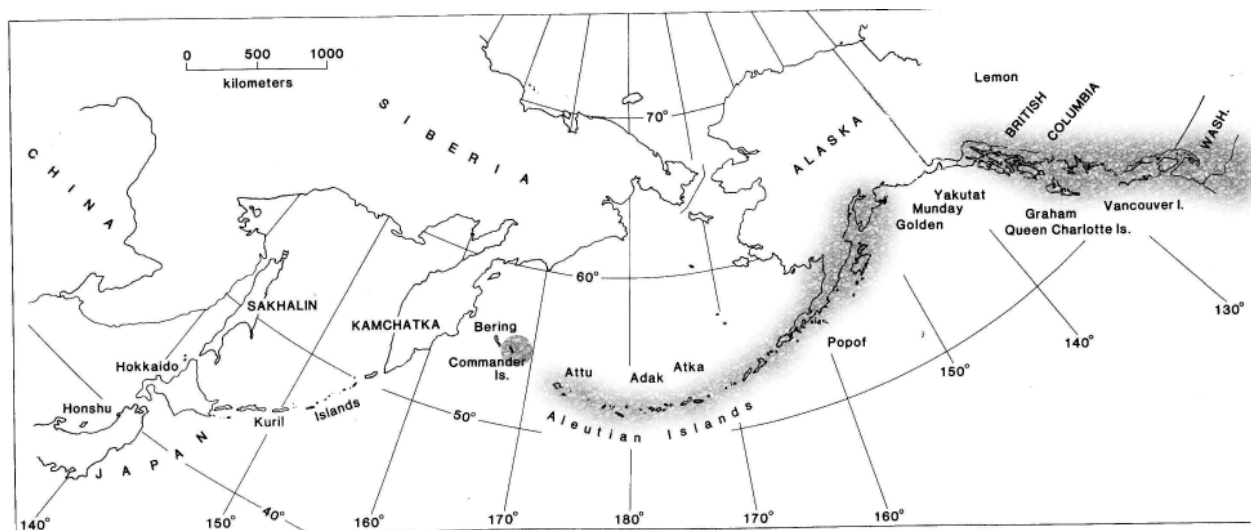


Рис. 10. Распространение *Claopodium bolanderi* Best в Северной Пацифике

Hygrohypnum bestii (Ren. & Bryhn in Ren.) Broth. – широко распространен на западном побережье Северной Америки, а на востоке Азии встречен на Камчатке, Северных Курилах и на Алеутах.

Philonotis americana Dismier. – распространен на западном побережье Северной Америки, в Азии не встречается. На Алеутах широко распространен до о. Атту.

Plagiomnium insigne (Mitt.) T. Кор. и *Rhizomnium glabrescens* (Kindb.) T. Кор. встречаются на западном побережье Северной Америки. На Алеутах достигают средней части дуги.

Pseudoleskea baileyi Best & Grout in Grout – распространен на западном побережье Канады и США, проникает по Алеутам на запад до о. Атту (рис. 11).

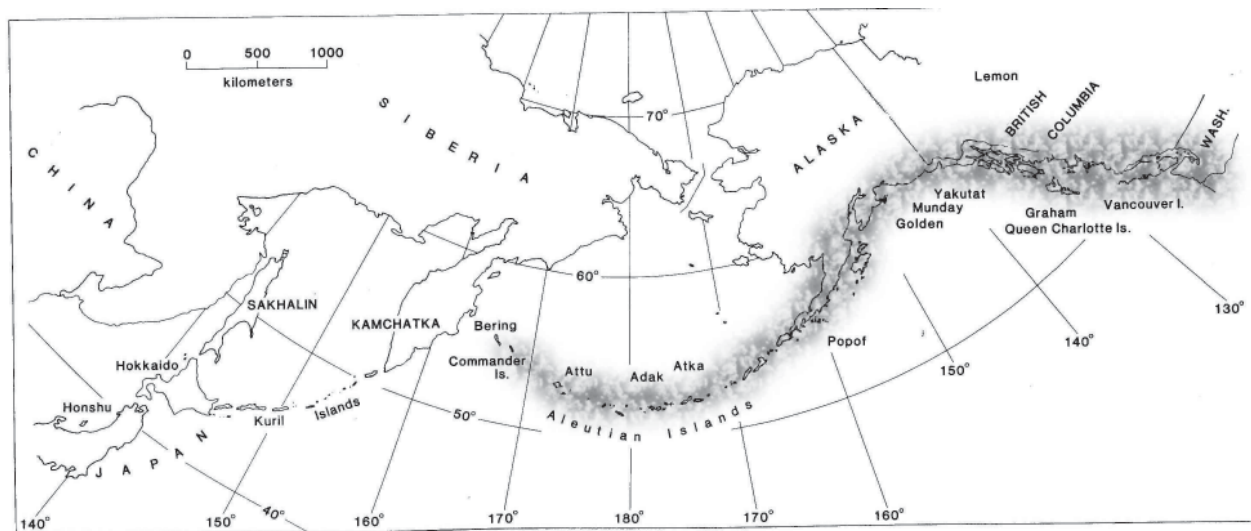


Рис. 11. Распространение *Pseudoleskea baileyi* Best & Grout in Grout в Северной Пацифике

Sciurohypnum uncinifolium (Broth. et Paris.) Ochyra et Zarnoihevch – восточноазиатский вид, широко распространенный от Японии и Китая до Камчатки. На Алеутах встречен на о. Медный.

Trachicistis flagellaris (Sull. et Lesq.) Lindb. – широко распространен в Юго-Восточной Азии и известен из единичных местонахождений из северо-восточной ее оконечности. На Алеутах известен из Атту, Уналашки и достигает Америки, встречаясь на п-ве Аляска.

Таким образом, по имеющимся в настоящее время данным, на Алеутской дуге зарегистрирован 161 вид печеночников. На прилегающих территориях (Аляска, Чукотка, Камчатка) из этого количества не найдено 9 видов. На крайнем севере Пацифики (северная часть штата Аляска и Чукотка) не обнаружено 45 видов; к этому числу необходимо добавить 13 видов, которые, кроме Алеут, известны только на севере п-ва Аляска, и 24, известных только на Чукотке. Таким образом, ареал 82 видов пре-

рывается на территории, оставшейся от собственно Берингийского моста. В то же время из алеутской флоры на Камчатке (несмотря на то что печеночники этого региона изучены очень хорошо) не зарегистрировано лишь 23 вида (не включая 9, не известных на рассматриваемой территории нигде за пределами островной дуги), та же ситуация наблюдается и на п-ве Аляска – 23 вида.

По имеющимся в настоящее время данным, на Алеутской дуге зарегистрирован 221 вид мхов. На прилегающих территориях (Аляска, Чукотка, Камчатка) из этого количества не найдено 11 видов. На крайнем севере Пацифики (северная часть Аляски и Чукотка) не обнаружен 21 вид. Таким образом, ареал 32 видов прерывается на территории, оставшейся от собственно Берингийского моста. В то же время из алеутской флоры на Камчатке не зарегистрировано лишь 12 видов, а на Аляске – 7 видов.

При детальном рассмотрении списка алеутских мохообразных, не встречающихся на Камчатке (или северной Аляске), но распространенных на противоположной оконечности Алеутской дуги, выясняется, что Камчатку с Алеутами роднят в основном восточноазиатские (*Lophozia lacerata*, *L. silvicoloides*, *Conocephalum japonicum*, *Jungermannia exertifolia* и др.) и северные (*Jungermannia polaris*, *Marsupella boeckii*, *Nardia breidlerii*, *Peltolepis quadrata* (Sauter) Mull. Frib., *Scapania obscura* (Arnell et C.E.O. Jensen) Schiffn. и др.) таксоны. В свою очередь, Америку с Алеутами связывают западно-американские или преимущественно атлантические таксоны (*Douinia ovata* (Dicks.) H. Buch, *Gyrothyra underwoodiana*, *Macrodiplrophyllum imbricatum*, *Claopodium bolanderi*, *Philonotis americana* и др.), а также теплолюбивые представители родов *Claopodium Plagiochila*, *Radula* и *Porella*. Причем интересно, что практически все представители родов *Radula* и *Porella*, распространенные на Алеутах, но не встречающиеся на Камчатке, в дальнейшем появляются на Южных Курилах и Японском архипелаге. Вероятно, в данном случае имеет место вторичный разрыв ареала, обусловленный изменениями климата в конце плейстоцена.

Обобщая предположения о реликтовом и миграционном распространении мохообразных на Алеутах в настоящее время, видимо, придется ограничиться лишь самыми общими замечаниями. Миграции по Алеутам в настоящее время, видимо, совершает ограниченное количество видов, как *Conocephalum japonicum*, *Gyrothyra underwoodiana*, *Macrodiplrophyllum imbricatum*, часто занимающие места с нарушенным напочвенным покровом (или даже антропогенные местообитания). Более или менее очевидные реликты, чьи местонахождения на Алеутах находятся в отрыве от основного ареала (обычно либо далеко на север, либо далеко на юг), разделяются на две группы: реликты теплых и холодных эпох. К первым относим виды с неморальным ареалом из родов *Porella*, *Radula*, а также *Metacalypogeia cordifolia*, *Acrobolbus ciliatus*, *Taxiphyllum deplanatum* а ко вторым – арктические таксоны, как *Frullania nisqualensis* и *Anastrophyllum sphenoloboides*, *Andreaea blyttii*. К сожалению, этим скудным перечнем и ограничивается список видов, относительно типа распространения которых можно говорить более или менее определенно.

Также сделаем несколько замечаний о фитогеографическом значении линии Татеваки (Tatewaki-line), отделяющей Командоры от Алеут в узком смысле (Tatewaki, 1963b). Известными на Командорах, но не найденными на остальной части Алеутской гряды оказываются 66 видов (43 печеночника и 23 мха), из которых 5 (*Riccardia aeruginosa*, *Plagiobryum denissum*, *Polytrichastrum fragile*, *Tayloria tenuis*, *Trichostomum crispulum*) не встречается на Камчатке, а 26 (17 печеночников и 9 мхов) – на Аляске (*Brachythecium udum*, *Bryum archangelicum* и др.). Известны на Алеутах, в узком смысле, но не встречаются на Командорах – 148 видов (38 печеночников и 110 мхов), из которых на Аляске не встречаются *Metacalypogeia cordifolia* и *Acrobolbus ciliatus*, а на Камчатке не известен 55 видов (21 печеночник и 34 мха). Для 4 восточноазиатских видов (*Conocephalum japonicum*, *Lophozia lacerata*, *Plectocolea infusca*, *Riccardia aeruginosa*) Командоры – форпост распространения в восточном направлении. Для 8 североамериканских таксонов (*Gyrothyra underwoodiana*, *Plagiochila schofieldiana*, *P. corniculata* (Dumort.) Dumort., *P. semidecurrens*, *Radula polyclada* A. Evans, *Philonotis americana*, *Plagiomnium insigne*, *Rhizomnium glabrescens*) Алеуты, в узком смысле, являются пределом в распространении на запад. Таким образом, линия Татеваки является значительным фитогеографическим барьером, отделяющим азиатскую флору от американской.

В заключение отметим, что значение Хультения как связующего звена между флорами печеночников Азии и Америки весьма велико. В то же время для ряда видов Алеуты – форпост их западной или восточной оконечности ареала. В качестве миграционного пути для печеночников Хультения, возможно, играла значительную роль, но указать точное количество видов не представляется возможным. Некоторые таксоны имеют на Алеутской дуге изолированные, оторванные от основного ареала

местонахождения и, скорее всего, являются там реликтами более теплых эпох.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны профессору W. B. Schofield (Канада) за предоставление неопубликованного списка печеночников о. Атту, д-ру N. G. Miller (США) за присылку ряда малоизвестных и редких публикаций, д. б. н. П. В. Крестову за ценные замечания, высказанные при подготовке рукописи. Работа частично поддержана грантами РФФИ (№ 06-05-64137), ДВО РАН (№№ 06-III-A-06-153, 06-III-B-06-190, 07-III-D-06-044) и Фондом содействия отечественной науке.

ЛИТЕРАТУРА

- Афони́на О. М.** 2004. Конспект флоры мхов Чукотки. С-Пб. : Изд-во Издательско-полиграфического техникума. – 259 с.
- Афони́на О. М., Дуда Й.** 1993. Печеночные мхи Чукотки // Ботанический журн. Т. 78. № 1. С. 77–93.
- Бакалин В. А.** 2006. Экологические особенности и закономерности формирования флоры печеночников под влиянием активного вулканизма и современной ледниковой деятельности (на примере вулкана Ушковский, Камчатка) // Экология. Т. 37. С. 16–22.
- Камчатка, Курильские и Командорские острова / (ред. И. В. Лучицкий) М. : Наука. 1974. – 474 с.
- Константи́нова Н. А.** 2000. Анализ ареалов печеночников Севера Голарктики // Arctoa. Vol. 9. P. 29–94.
- Константи́нова Н. А., Кузьмина Е. Ю.** 2001. К флоре печеночников Корякии (северо-восток России) // Arctoa. Vol. 10. P. 103–114.
- Крестов П. В.** 2004. Растительный покров Командорских островов // Ботанический журн. Т. 89. № 11. С. 1740–1762.
- Сергин С. Я., Щеглова М. С.** 1976. Климат Берингии в ледниковые эпохи как следствие влияния местных и глобальных факторов // Берингия в Кайнозой (Матер. Всесоюзн. симпозиума). Владивосток. С. 9–27.
- Хопкинс Д. М.** 1976. История уровня моря в Берингии за последние 250 тыс. лет // Берингия в Кайнозой (Матер. Всесоюзн. симпозиума). Владивосток. С. 9–27.
- Юрцев Б. А.** 1976. Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в свете ботанико-географических данных // Берингия в Кайнозой (Матер. Всесоюзн. симпозиума). Владивосток. С. 101–120.
- Bakalin V. A.** 2003. A preliminary check-list of the Hepaticae of Kamchatka Peninsula (Russian Far East) // Arctoa. Vol. 12. P. 83–90.
- Bakalin V. A.** 2005a. The liverwort flora of Bering Island (North-West Pacific, Russia) // Lindbergia. Vol. 30. № 2. P. 79–92
- Bakalin V. A.** 2005b. New data on distribution of liverworts on Kamchatka Peninsula (North-West Pacific, Russia). // Arctoa. Vol. 14. P. 155–162.
- Bakalin V. A., Cherdantseva V. Ya.** 2006. The bryophyte flora of the northern Kurils // Arctoa. Vol. 15. P. 137–156.
- Bartram E. B.** 1938. Mosses of the Aleutian Islands, Alaska // Botaniska Notiser. P. 244–256.
- Chernyadjava I. V.** 2005. A check-list of the mosses of Kamchatka Peninsula (Far East) // Arctoa. Vol. 14. P. 13–34.
- Clark L., T. C. Frye.** 1942. Some Hepaticae of Alaska // Bryologist. Vol. 45. № 3. P. 63–71.
- Clark L. & T. C.** 1946. Frye Attu Island Hepaticae collected by Hardy // Bryologist. Vol. 49. P. 59–65.
- Clark L. & T. C.** 1948. Frye Attu Island Hepaticae collected by Howard // Bryologist. Vol. 51. P. 252–255.
- Davison, P. G., D. K. Smith** 1992. *Calycularia crispula* (Hepaticae) in the American Islands and Pacific Northwest of North America // Bryologist. Vol. 95. № 3. P. 266–269.
- Evans A. W.** 1914. Report on the Hepaticae of Alaska // Bill. Torrey Bot. Club. Vol. 41. P. 577–616.
- Eyerdam W. J.** 1952. Alaskan and Aleutian Island hepatics // Bryologist. Vol. 55. P. 26–35.
- Furuki T.** 1991. A taxonomical revision of the Aneuraceae (Hepaticae) of Japan // J. Hattori Bot. Lab. № 70. P. 293–397.
- Hattori S., Iwatsuki Z., Mizutani M., Inoue S.** 1974. Speciation of Takakia // J. Hattori Bot. Lab. № 38. P. 115–121.
- Heusser C. J., Heusser L. E., Peteet D. M.** 1985. Late-Quaternary climate change on the American North Pacific coast // Nature. Vol. 315. P. 485–487.
- Heusser C. J., Igarashi Y.** 1994. Quaternary Migration Pattern of Selaginella selaginoides in the North Pacific. // Arctic and Alpine Research. Vol. 26. № 2. P. 187–192.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. M.** 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. Vol. 15. P. 1–130.
- Inoue H.** 1985. Studies on Pallaviciniaceae and Allisoniaceae (Metzgeriales) in Japan, 2. The genus Moerckia Gott // Bull. Natl. Sci. Mus. [Tokyo], Ser. B. Vol. 11(1). P. 1–10.
- Konstantinova N. A., Bakalin V. A., Potemkin A. D., Ignatov M. S.** 2002. Hepatic flora of the Upper Bureya River (Russian Far East) // Arctoa. Vol. 11(1). P. 393–398.

- Konstantinova N. A.** 2001. *Eremonotus myriocarpus* (Carr.) Lindb. et Kaal. – an addition to the hepatic flora of Russia // *Arctoa*. Vol. 10. P. 115–120.
- Persson H.** 1946. Some Alaskan and Yukon Bryophytes // *Bryologist*. Vol. 49. № 2. P. 41–58.
- Persson H.** 1947. Further notes on Alaskan-Yukon Bryophytes // *Bryologist*. Vol. 50. № 3. P. 279–310.
- Persson H.** 1952. Critical or otherwise interesting bryophytes from Alaska-Yukon // *Bryologist*. Vol. 55. № 1. P. 1–25.
- Persson H.** 1962. Bryophytes from Alaska collected by E. Hulten and others // *Svensk Bot. Tidskr.* Bd. 56. H. 1. P. 1–35.
- Persson H.** 1963. Bryophytes of Alaska and Yukon Territory collected by Hansford T. Shacklette // *Bryologist*. Vol. 66. № 1. P. 1–26.
- Persson H.** 1968. Bryophytes from the Aleutian Islands, Alaska, collected mainly by Hansford T. Shacklette // *Svensk Botanisk Tidskrift*. Bd. 62. H. 2. P. 369–387.
- Persson H.** 1969. Vegetation of Amchitka Island, Aleutian Islands, Alaska: Hepaticae. – Geological Survey Professional Paper 648. Washington, US Government Printing Office. P. 40–44.
- Persson H. & O. Gjaerevoll.** 1961. New records of Alaskan bryophytes // *Det KGL Norske Videnskabers Selskabs skrifter*. № 2. P. 1–26.
- Potemkin A. D.** 1995. Contribution to the knowledge of the liverworts of North America // *Fragm. Flor. Geobot.* Vol. 40. № 1. P. 323–338.
- Schofield W. B.** 1988. *Acrobolbus ciliatus* (Mitt.) Schiffn. in Southeastern Alaska // *Nova Hedwigia*. Vol. 90. P. 177–178.
- Schofield W. B.** 2004. Endemic genera of bryophytes of North America (north. of Mexico) // *Preslia*. Vol. 76. P. 255–277.
- Schuster R. M.** 1992. The Hepaticae and Anthocerotae of North America Vol. 6. Chicago, Field Museum of Natural History. – 937 p.
- Schuster R. M., Konstantinova N. A.** 1996. Studies on the distribution of critical arctic/subarctic Hepaticae with special reference to taxa found in Russia // *Lindbergia*. Vol. 21. P. 26–48.
- Sharp A. J., S. Hattori** 1968. *Acrobolbus ciliatus* from Attu of the Aleutian Chain // *Journ. Jap. Bot.* Vol. 43. P. 311–315.
- Steere W. C., Inoue H.** 1978. The Hepaticae of Arctic Alaska // *Journal of the Hattori Bot. Lab.* № 44. P. 251–345.
- Tatewaki M.** 1963a. *Hultenia* // *Journ. Faculty of Agriculture Hokkaido University*. Vol. LIII. Pt. 2. P. 131–199.
- Tatewaki M.** 1963b. Phytogeography of the Islands of the North Pacific Ocean // Tenth Pacific Scientific Congress (21 August – 6 September 1961, Honolulu) Symposium: Pacific Basin Biogeography. Honolulu, Bishop Museum Press. P. 23–28.
- Vana J.** 1973. Studien uber die Jungermannioideae (Hepaticae) 2. *Jungermannia* subg. *Jungermannia* // *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha. Vol. 8. P. 255–309.
- Viereck L. A., Little E. L.** 1975. Atlas of United States Trees. Vol. 2. Alaska Trees and Common Shrubs. United States Department of Agriculture, Forest Service. Washington, D.C. iii+19 pp., + 82 maps.
- Wood C. A., Kienle J.** 1990. Volcanoes of North America – United States and Canada. New York. – 354 p.
- Worley I. A.** 1970. A Checklist of the Hepaticae of Alaska // *Bryologist*. Vol. 73. № 1. P. 32–38.
- Worley I. A., Iwatsuki Z.** 1970. A Checklist of the mosses of Alaska // *Bryologist*. Vol. 73. № 1. P. 59–71.
- Yamada K., Iwatsuki Z.** 2006. Catalog of the hepatics of Japan // *J. Hattori Bot. Lab.* №. 99. P. 1–106.